

Ніжинський державний університет
імені Миколи Гоголя

Г. М. Лисенко

ЗАГАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ

*Навчально-методичний посібник
для студентів біологічних спеціальностей*

Ніжин
2017

УДК 575.17
Л63

Рекомендовано Вченою радою
Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя
(НДУ ім. М. Гоголя)
Протокол № 5 від 21.12.2017 р.

Рецензенти:

Лобань Л. О. – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології
Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя;

Пасічник С. В. – кандидат біологічних наук, доцент кафедри
біології Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя

Лисенко Г. М.

Л63 Загальна екологія : навч.-метод. посіб. для студ. біологічних спе-
ціальностей / Г. М. Лисенко. – Ніжин : НДУ ім. М. Гоголя, 2017. –
103 с.

Даний посібник призначений для студентів біологічних спеці-
альностей НДУ ім. Миколи Гоголя

Мета посібнику – допомогти студентам у вивченні загальної
екології. Навчальне видання містить теоретичні матеріали та ме-
тодичні рекомендації щодо виконання лабораторних робіт.

УДК 575.17

© Г. М. Лисенко, 2017

© НДУ ім. М. Гоголя, 2017

ЗМІСТ

ВСТУП.....	4
Лекція 1. КОРОТКА ІСТОРІЯ ЕКОЛОГІЇ. ФАКТОРИ СЕРЕДОВИЩА. ЗАГАЛЬНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ ЇХ ВПЛИВУ НА ОРГАНІЗМИ.....	5
Лекція 2. НАЙВАЖЛИВІШІ ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ ТА АДАПТАЦІЇ ДО НИХ ОРГАНІЗМІВ	12
Лекція 3. ОСНОВНІ СЕРЕДОВИЩА ЖИТТЯ ТА АДАПТАЦІЇ ДО НИХ ОРГАНІЗМІВ	22
Лекція 4. БІОЛОГІЧНІ РИТМИ. ЖИТТЄВІ ФОРМИ.....	33
Лекція 5. БІОТИЧНІ ВЗАЄМОВІДНОСИНИ.....	41
Лекція 6. ПОПУЛЯЦІЇ. ОСНОВНІ ПОПУЛЯЦІЙНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ. ПОПУЛЯЦІЙНІ СТРУКТУРИ. ДИНАМІКА ТА ГОМЕОСТАЗ ПОПУЛЯЦІЙ.....	47
Лекція 7. БІОЦЕНОЗИ. ТИПИ БІОТИЧНИХ ЗВ'ЯЗКІВ. БІОЦЕНОТИЧНІ СТРУКТУРИ.....	60
Лекція 8. ЕКОЛОГІЧНІ СИСТЕМИ.....	66
Лекція 9. БІОСФЕРА. ОСНОВНІ БІОГЕОХІМІЧНІ ЦИКЛИ. СТАБІЛЬНІСТЬ БІОСФЕРИ ТА ЇЇ РЕГУЛЯТОРНІ МЕХАНІЗМИ	76
Лекція 10. ЕКОЛОГІЯ ТА ДІЯЛЬНІСТЬ ЛЮДИНИ	82
ПЕРЕЛІК ЛАБОРАТОРНИХ РОБІТ	85
ТЕСТИ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ	91
ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ	97
СЛОВНИК-МІНІМУМ ЕКОЛОГІЧНИХ ТЕРМІНІВ	99
СПИСОК РЕКОМЕНДАВНОЇ ЛІТЕРАТУРИ	103

ВСТУП

Метою навчального курсу "Загальна екологія" є вивчення фундаментальних теоретичних засад морфогенезу, функціонування та еволюціонування біологічних об'єктів різних ієрархічних рівнів – від організм енного до біосферного, а також пошук методів, стратегії і тактики вирішення глобальних екологічних і ресурсо-галузевих екологічних проблем на локальному, національному і глобальному рівнях. Основними завданнями вивчення дисципліни є:

- ✓ вивчення загального стану сучасної біосфери, умов і чинників його формування, причин і обсягів змін під впливом різних природних і антропогенних чинників;
- ✓ прогнозування динаміки стану екосистем і біосфери у часі і просторі;
- ✓ розробка способів гармонізації взаємовідносин суспільства і природи, збереження здатності біосфери до саморегуляції і самовідновлення внаслідок оптимізації антропогенних навантажень на природні системи.

Згідно з вимогами освітньо-професійної програми студенти повинні знати та вміти:

- основні теоретичні положення сучасної екології;
- основні екологічні терміни, поняття, фактори, закони;
- особливості будови біосфери, закономірності її функціонування;
- роль всезагальних взаємозв'язків усіх природних процесів і явищ, методи моделювання та прогнозу екологічних процесів і умов у біосфері;
- причини і наслідки розвитку локальних, регіональних і глобальних екологічних криз;
- стан природних ресурсів та їх використання, основні форми й особливості антропогенного впливу на довкілля;
- основи раціонального природокористування та охорони компонентів біосфери;
- особливості екологічного стану природних і антропогенних об'єктів і регіонів України;
- причини виникнення кризових екологічних явищ в основних регіонах України;
- особливості і значення міжнародних зусиль у вирішенні міжнародних проблем націй, регіонів і світу;
- міжнаціональний характер сучасних еколого-соціальних і екологічних криз та надзвичайних ситуацій;
- значення екологічної освіти та виховання у покращенні стану довкілля.
- застосовувати базові фундаментальні екологічні знання при формуванні особистого відношення до об'єктів природи і суспільства;
- виконувати нескладні екологічні узагальнення (розрахунки), робити висновки щодо конкретних екологічних ситуацій;
- визначати приблизний ступінь екологічного ризику;
- ефективно користуватися екологічними довідниками, нормативними документами та іншою екологічною документацією;
- користуватися матеріалами національних доповідей України про стан довкілля;
- користуватися матеріалами національних і міжнародних природоохоронних документів для прийняття екологічно-виважених рішень у сфері екополітичних питань локального та регіонального масштабу при участі в природоохоронних акціях, експертизах, громадських обговореннях, "Зелених рухах" тощо;
- вести природо-виховну роботу серед населення.

Лекція 1.

КОРОТКА ІСТОРІЯ ЕКОЛОГІЇ. ФАКТОРИ СЕРЕДОВИЩА. ЗАГАЛЬНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ ЇХ ВПЛИВУ НА ОРГАНІЗМИ.

У біологічних науках виділяють різні рівні організації життя: макромолекулярний рівень належить до сфери молекулярної біології; клітинний – до цитології; органний, або функціональний, є об'єктом фізіології; рівень окремо взятих особин розглядається морфологією, анатомією, систематикою; рівень популяцій, видових комплексів, екосистем та біосфери є предметом екології.

Екологія – це наука про взаємовідношення живих організмів між собою та з оточуючим їх середовищем; про зв'язки в надорганізменних системах, про структуру та функціонування цих систем.

Термін "екологія" вперше було використано німецьким біологом Ернстом Геккелем в 1866 в роботі "Загальна морфологія організмів".

Слово екологія утворено від грецьких слів "ойкос" – що означає дім, або помешкання та "логос" – наука. Таким чином, вивчення нашого "природного дому" охоплює вивчення всіх організмів та функціональних процесів, які властиві цьому дому та роблять його придатними до життя.

Іншими словами, екологія – це наука про організми, які живуть у себе вдома; наука, що особливу увагу приділяє "сукупності", або характеру зв'язків між організмами та оточуючим їх середовищем.

На сучасному етапі розвитку суспільства екологія вирішує широке коло проблем, користуючись методами та принципами, які виходять далеко за межі суто біологічних наук (але про це мова буде йти далі). Все це призвело до того, що екологія нині сформувалась в принципово нову інтегральну дисципліну, яка поєднує всі природничі, точні, гуманітарні та суспільні науки.

Існує кілька тлумачень екології. Приведемо деякі з них:

1. Екологія – розділ біології, що вивчає закономірності взаємовідносин організмів з навколишнім середовищем, а також організацію та функціонування надорганізменних систем (популяцій, біоценозів, екосистем, біосфери).

Таке визначення подає "Біологічний словник" п/р Ситника.

2. Екологія – наука, яка вивчає умови існування живих організмів та взаємозв'язки між організмами та оточуючим середовищем.

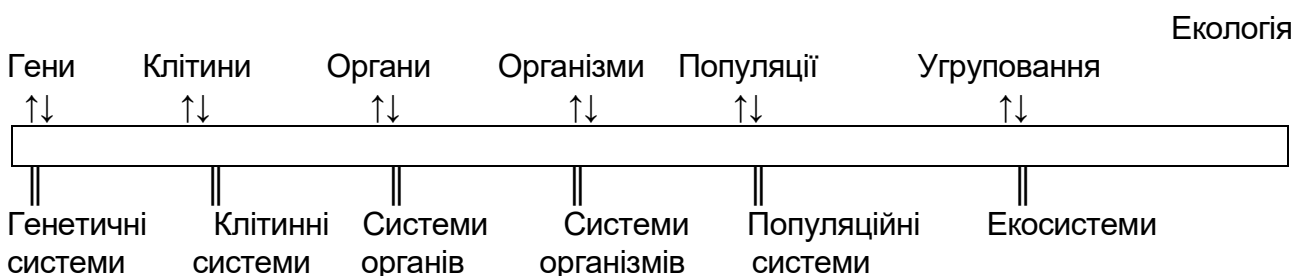
"Основи екології" Р.Даждо

3. Екологія – синтетична біологічна наука про взаємозв'язки між живими організмами та навколишнім середовищем.

"Основы экологии" Ю.Одум

4. Екологія – це наука про взаємовідносини живих організмів між собою та оточуючим середовищем неорганічного походження, про зв'язки в надорганізменних системах, про структуру та функції цих систем.

"Экология" Чернова Н.М., Былова А.М.



Екологія вивчає рівні в правій частині спектру, тобто системи вище рівня організму.

Добре відомо, що люди, самі часто того не підозрюючи, займаються екологічними дослідженнями. Наприклад, кожен рибалка знає, що форель ловиться в річках з швидкою течією, а короп тримається у вільно текучих або стоячих водоймах.

Такими емпіричними відомостями про умови життя різних тварин або рослин володіла вже доісторична людина. Елементи екології можна знайти в роботах античних вчених, чому передували накопичення інформації про спосіб життя різних організмів, їх залежності від зовнішніх умов, характеру розподілу рослин і тварин в просторі.

Так, **Аристотель** (384 – 322 рр до н.е.) чи не першим спробував узагальнити результати своїх спостережень в природі. Він описав понад 500 відомих йому тварин, акцентуючи увагу на їх поведінці. Його послідовник та учень **Теофраст** (371 – 280) наводить далі про специфіку різних видів рослин та їх зв'язок з ґрунтово-кліматичними умовами.

Прийнято вважати, що період середньовіччя характеризується занепадом наук природничого циклу, але і в ці часи люди продовжували нагромаджувати величезні масиви екологічної інформації, адже екологія – наука кмітливих та спостережливих.

Саме ці якості людського характеру зіграли головну роль в період географічних відкриттів епохи Відродження. Розширення меж імперій, колонізація нових континентів спричинили поштовх до бурхливого розвитку систематики, адже значну емпіричну інформацію потрібно було якось систематизувати. Систематики того часу – **Андреа Цезальпіні** (1519 – 1603), **Джон Рей** (1627 – 1705), **Жозеф Турнефор** (1656 – 1708) окрім простого опису рослин додавали відомості про умови місцезростання.

У XVII – XVIII ст. екологічні відомості складали значну частину в наукових працях, наприклад, в працях **Рене Реомюра** про комах або **Абраама Трамбле** в роботі про гідр.

Накопиченням екологічної інформації характеризувались експедиційні звіти мандрівників, географів, натуралістів (**С.П.Крашенінников, І.І.Лєпєхін, П.Паллас**).

Проблема впливу зовнішніх умов на будову тварин була поставлена в другій половині XVIII ст. в працях **Жоржа Луї Бюффона**, який, на відміну від **Ліннея**, вважав за ймовірне зміну видів під впливом умов середовища (температури, клімату, якості їжі тощо).

Автор першого еволюційного вчення **Ж.Б.Ламарк** вважав, що вплив "зовнішніх обставин" – це одна з найважливіших причин адаптації організмів.

Подальшому розвитку екологічного мислення сприяв розвиток біогеографії, а саме наукові праці **А.Гумбольдта**. З'являються перші вузькоспеціальні роботи, присвячені впливу кліматичних факторів на розповсюдження та біологію тварин (**Глогер, Жан Анрі Фабр, Бергман**).

Альфонс Декандоль в своїй праці "Географія рослин" (1855) досить детально описав вплив окремих екологічних факторів(температура, ґрунт, вологість тощо) на рослини.

Російські вчені **К.Ф.Рульє** та його учень **Н.А.Северцов** широко пропагували необхідність розвитку особливого напрямку в зоології, основним завданням якого було вивчення життєдіяльності тварин, їх складних взаємовідносин з навколишнім середовищем.

Одним з піонерів екології був **Ч.Дарвін**. Згадаємо його роботу про роль дощових черв'яків у формуванні ґрунту. Монографія "Походження видів ..." чітко пояснює що таке боротьба за існування, під якою він розумів всі форми зв'язків видів з умовами зовнішнього середовища. Стало зрозуміло, що вивчення взаємозв'язків живих організмів з неорганічними компонентами середовища – є великою самостійною областю досліджень.

В 1869 році завдяки **Ернсту Геккелю** всі вище зазначені форми натуралістичних досліджень отримали назву екології. Поряд з цим, необхідно відмітити наукові пошуки німецького гідробіолога **Мебіуса**, який за результатами вивчення устричних банок обґрунтував поняття біоценозу як закономірного поєднання організмів в певних умовах, яке зумовлено тривалим співіснуванням та пристосуванням видів один до одного, а також до схожих зовнішніх умов.

Вчення про рослинні угруповання згодом відокремилось в особливу галузь ботанічної екології (фітосоціологія), яка пізніше була названа фітоценологією, а потім – геоботанікою.

Подальший бурхливий розвиток екології на початку ХХст. викликав необхідність дещо систематизувати напрямки досліджень. Саме тому III Ботанічний конгрес (1910, Брюссель) і став тим форумом науковців, на якому екологія рослин офіційно розділилась на екологію особин (аутоекологію) та екологію угруповань (синекологію). Цей поділ розповсюдився і на екологію тварин.

Подальшому розвитку екології сприяли фітоценологічні дослідження **Сукачева, Келлера, Альохіна, Раменського, Шеннікова, Погребняка, Клементса (США), Браун-Бланке (Швейцарія), Раункієра (Данія), Елленберга**.

Значна роль у розвитку екології належить **Д.Н.Кашкарову**, який у 1933 році опублікував монографію "Среда и сообщество", а через 5 років перший підручник з основ екології тварин.

В 30-х роках ХХст. завдяки дослідженням **Елтона** (Англія) сформувалась нова галузь екології – популяційна екологія, адже Ельтон акцентує увагу на популяціях як на окремому об'єкті досліджень.

З початку 40-х років в екології виник принципово новий підхід до вивчення глобальних природних систем. У 1942 році **Сукачев** обґрунтував поняття **біогеоценозу**. З цього періоду розвиток екосистемного аналізу призвів до відродження на новій основі вчення про біосферу, яке розробив Вернадський.

Структура, напрями, підходи та завдання екології.

Поряд з тим як існує багато визначень екології, існує декілька класифікацій її основних складових. Одні автори головну увагу приділяють загально філософським та культурним аспектам, другі – соціальним, треті – економико-екологічним, четверті – біоекологічній деталізації.

Сучасна екологія складається з таких складових: загальна екологія (вивчає закономірності зв'язку з природою, що властиві всім групам організмів на всій території Землі), екологія Землі (екологія ґрунтів, екологія атмосфери тощо), екологія космосу, біоекологія (екологія тварин, екологія рослин, екологія грибів тощо), соціоекологія, геоекологія, техноекоекологія.

Основним **змістом сучасної екології** стає дослідження взаємовідносин організмів з середовищем на популяційно-біогеоценотичному рівні і вивчення біологічних макросистем більш високого рангу: екосистем, біосфери, їх продуктивності та енергетики.

Правильне розуміння екологічної обстановки передбачає одночасний облік усіх факторів, які діють в даному місці. Екологи у своїх дослідженнях застосовують один з декількох **основних підходів**:

- екосистемний підхід, вивчення угруповань (синекологія);
- популяційний підхід (аутекологія);
- аналіз середовища існування;
- еволюційний підхід
- історичний підхід.

Ці п'ять підходів часто перекриваються і взаємодіють. Найбільший інтерес викликають екосистемний та популяційний підходи щодо вивчення угруповань, які складають сутність предмета екології.

При **екосистемному підході** в центрі уваги еколога виявляється потік енергії та кругообіг речовин між біотичними і абіотичними компонентами екосфери; функціональні зв'язки (наприклад, ланцюги живлення) живих організмів між собою і з довкіллям. Екосистемний підхід висуває на перший план спільність організації всіх угруповань незалежно від місця існування та систематичного положення. В екосистемному підході застосовується концепція гомеостазу (саморегуляції), з якої стає зрозумілим, що порушення регуляторних механізмів, наприклад, внаслідок забруднення середовища, може призводити до біологічного дисбалансу. Екосистемний підхід важливий також щодо розробки у майбутньому науково-обґрунтованої практики ведення сільського господарства.

При **популяційному підході** в центрі уваги знаходиться аутекологія. В сучасних популяційних дослідженнях використовуються математичні моделі росту, зміни чисельності тих чи інших видів. Побудова цих моделей пов'язана з низкою важливих понять, таких як народжуваність, виживання та смертність. Популяційна екологія забезпечує теоретичну базу для розуміння спалахів чисельності шкідників і паразитів, що має значення для сільського господарства та медицини, і відкриває можливості боротьби з ними за допомогою біологічних методів (наприклад, використання хижаків та паразитів шкідників), а також дозволяє оцінювати критичну чисельність виду, що необхідна для його виживання. Останнє особливо важливо при організації заповідників, веденні мисливського господарства, а в теоретичному плані – при вивченні питань еволюційної та історичної екології.

Коло **завдань сучасної екології** дуже широке й охоплює практично всі питання, що торкаються взаємовідносин людського суспільства та природного середовища:

1. Дослідження закономірностей функціонування живих систем різного рівня організації, в тому числі у зв'язку з антропогенними впливами на природні системи і біосферу в цілому.

2. Створення наукової основи раціональної експлуатації природних ресурсів, прогнозування змін природи під впливом діяльності людини, збереження середовища існування людини.

3. Розробка шляхів гармонізації взаємовідносин людського суспільства та природи, збереження здатності біосфери до самовідновлення і саморегулювання з урахуванням основних екологічних законів і загальних законів оптимізації взаємозв'язків людського суспільства та природи.

4. Розробка системи заходів, які забезпечують мінімум застосування хімічних засобів боротьби із шкідниками та бур'янами.

5. Екологічна індикація при визначенні властивостей тих чи інших компонентів та елементів ландшафту, в тому числі індикація забруднення природного середовища.

6. Відновлення зруйнованих природних систем, в тому числі рекультивація виведених з користування сільськогосподарських угідь, відновлення пасовищ, родючості ґрунтів, продуктивності водойм тощо.

7. Збереження (консервація) еталонних ділянок біосфери.

Із суто біологічної науки екологія перетворилася на багатогранну комплексну науку, головною метою якої є розробка наукових основ порятунку людства і середовища його існування – біосфери планети, раціонального природокористування та охорони природи. Пізнання законів гармонії та краси природи допомагає людству знайти вірні шляхи виходу з екологічної кризи. Змінюючи й надалі природні умови люди будуть змушені робити це обдуманно, передбачаючи далеку перспективу й опираючись на знання основних екологічних законів.

Фактори середовища. Загальні закономірності їх дії на організми.

Середовище існування – це та частина природи, яка оточує живий організм і з якою він безпосередньо взаємодіє. Будь-яка жива істота живе в складному і мінливому світі, постійно пристосовуючись до нього і регулюючи свою життєдіяльність відповідно до його змін.

Пристосування організмів до середовища називаються **адаптаціями**. Здатність до адаптацій – одна з основних властивостей життя взагалі, бо забезпечує саму можливість його існування, можливість організмів виживати і розмножуватися.

Екологічним фактором (ЕФ) називають будь-який елемент середовища, який спроможний справляти прямий вплив на живі організми, протягом хоча б однієї з фаз їх індивідуального розвитку.

ЕФ впливають на організми по-різному:

- видаляють деякі види з території, а саме змінюють їх географічне поширення;
- змінюють величини кількості особин різних видів шляхом впливу на розвиток кожної з них, іншими словами, змінюють щільність популяції;
- сприяють появі адаптивних модифікацій

Фактори середовища дуже різноманітні. Вони можуть бути вкрай необхідними, або ж навпаки, летальними для організмів. Серед ЕФ виділяють три великі групи:

1. **Абіотичні фактори** – температура, вологість, світло, радіоактивне випромінювання, тиск, сольовий режим води, вітер, течія, рельєф – все це фактори неживої природи, які прямо або опосередковано впливають на живі організми.

2. **Біотичні фактори** – всі форми впливу живих організмів один на одного. Кожен організм відчуває на собі прямий або опосередкований вплив інших, вступає в зв'язок з представниками свого виду та інших видів, залежить від них, одночасно впливаючи на інші організми.

3. **Антропогенний фактор** – всі форми діяльності людини, які призводять до зміни оточуючого середовища існування інших видів, або прямо відбивається на їх житті.

Деякі властивості середовища залишаються відносно незмінними протягом тривалих періодів часу. Це гравітаційні сили, сонячне світло, сольовий склад океану, газовий склад атмосфери та ін. Але більшість ЕФ – температура, вологість, вітер, опади,

наявність їжі, схованок, паразитів, конкурентів – надзвичайно варіабельні в просторі і в часі. До того ж надзвичайно варіює їх адаптивна дія на організми. Зміна величини одного ЕФ досить часто є поштовхом для зміни величин цілого ряду факторів.

Зміни факторів середовища в часі можуть бути:

- 1) регулярно-періодичними (циркадні);
- 2) нерегулярними (зміни погоди);
- 3) направленими (випас худоби, рубка лісу).

За характером впливу на організм розрізняють екологічні фактори, які діють прямо (безпосередньо впливають на обмін речовин, розвиток) та опосередковано (впливають на організм через зміну інших факторів). Але один і той же фактор може діяти як прямо (дія тепло на ріст), так і опосередковано (дія тепла на вологість ґрунту і через неї – опосередковано – на водний режим рослини).

Одні екологічні фактори – ведучі, справляють більш сильний вплив, інші – другорядні, діють слабше. Можна уявити загальну схему дії екологічного фактора так. Якщо на графіку по осі абсцис відкладена **інтенсивність фактора**, (наприклад, температури), а по осі ординат – **реакція організму на екологічний фактор** в кількісному вираженні (це може бути інтенсивність того чи іншого фізіологічного процесу – фотосинтезу, росту; морфологічна характеристика – висота рослини, розмір листків; показник, який характеризує популяцію – чисельність особин на одиницю площі (щільність) і частоту перебування особин на ній (зустріваність) тощо.

Діапазон дії екологічного фактора обмежений точками мінімуму і максимуму, які відповідають крайнім значенням даного фактору, при яких можливе існування організму. Точка на осі абсцис, що відповідає найкращим показникам життєдіяльності організмів, означає оптимальну величину фактора – це **точка оптимуму**. Частіше говорять про **зону оптимуму**, або – у більш широкому значенні – про зону комфорту. Крайні ділянки кривої, що показують стан пригнічення при різкій нестачі або надлишку фактора, називають **зонами мінімуму (песимуму)**. Поблизу критичних точок лежать абсолютні величини фактора, а за межами зони дії фактора – летальні.

Межі витривалості між критичними точками називають **екологічною валентністю**. Представники різних видів дуже відрізняються за екологічною валентністю. Так, наприклад, песці у тундрі можуть витримувати коливання температури повітря у діапазоні близько 80°C (від +30°C до -55°C), тоді як тепловодні рачки витримують зміни температури води в інтервалі не більше 6°C (від 23 до 29°C).

Види з низькою екологічною валентністю можуть переносити лише обмежені варіації ЕФ. Їх називають **стенотопними (стенотермними, стенобарними тощо)**. Види, що здатні заселяти різноманітні екотопи, які характеризуються широкою амплітудою величин ЕФ називають **евритопними (евритермними, евригалінними)**.

Екологічна валентність безпосередньо регулює здатність організмів до розселення по території планети, часто відмічають, що евритопні види характеризуються широкою географічною локалізацією і, навпаки, стенотопні дуже часто мають надзвичайно вузьку локалізацію. Але поширення організмів не можна пояснювати лише екологічною валентністю. Необхідно приймати до уваги інші причини – геологічну історію, міграції тощо.

Екологічний спектр виду. Ступінь витривалості до будь-якого фактору не означає відповідної екологічної валентності по відношенню до інших факторів. Екологічні валентності виду по відношенню до різних факторів можуть бути дуже різноманітними, що створює величезну кількість адаптивних реакцій в природі. Сума окремих

валентностей відносно різних факторів середовища складає екологічний спектр виду. Екологічні спектри різних видів не співпадають, тому що навіть у близьких видів (за способами пристосування) існують відмінності відносно окремих факторів. Це правило сформульовано Л.Г.Раменским.

Взаємодія факторів. Оптимальна зона та межі витривалості організмів відносно будь-якого фактору середовища можуть змішуватись в залежності від адаптивної (одночасної) дії інших факторів. Таким чином, один і той же ЕФ в поєднанні з іншими виявляє дещо відмінний екологічний вплив. Разом з тим, взаємна компенсація факторів середовища має певні межі і замінити один екологічний чинник не може.

Правило обмежуючих факторів. Фактори середовища, які найбільш віддалені від оптимуму утруднюють можливості існування виду в даних умовах. Якщо хоча би один з екологічних чинників наближується або виходить за межі критичних величин, то особинам загрожує загибель. Такі фактори середовища набувають головного значення в життєдіяльності виду або окремих його представників. Обмежуючі фактори середовища визначають географічний ареал виду. Природа цих факторів може бути різноманітною.

У випадку, коли який-небудь з факторів, що складають умови існування, має мінімальне значення, то він обмежує дію решти факторів і визначає кінцевий результат дії середовища на організм; змінити цей результат можна лише дією на обмежуючий (лімітуючий) фактор. Цей "**закон обмежуючого фактора**" спочатку був сформульований у агрономії (Ю.Лібих, 1840). Було помічено, що при нестачі у ґрунті або поживному розчині одного з необхідних хімічних елементів, ніякі добрива, що містять інші елементи, не покращують стан рослини, і лише добавка "іону в мінімумі" дає позитивні результати (підвищення врожаю, поліпшення росту).

Екологічна класифікація

Різноманітність та різноплановість способів і шляхів адаптацій до зовнішнього середовища викликають необхідність великої кількості класифікацій. При використанні будь-якого одного критерію виникає неможливість відобразити всі сторони пристосованості організмів до середовища. Екологічні класифікації відображають єдність, яка виникає у представників різних груп, якщо вони використовують подібні шляхи адаптації.

До основи екологічних класифікацій можуть бути покладені найрізноманітніші критерії:

- 1) способи живлення;
- 2) способи локомоції;
- 3) відношення до температури, вологості, вмісту солей тощо.

Прикладом найпростішої екологічної класифікації може бути приведений вище поділ організмів на **еврибіонти** та **стенобіонти**. Інший приклад – поділ організмів за характером живлення:

- 1) **автотрофи: фототрофи та хемотрофи;**
- 2) **гетеротрофи: сапротрофи та голозої,** які в свою чергу поділяють на **сапрофагів, фітофагів, зоофагів та некрофагів.**

Екологічні класифікації допомагають виявляти шляхи пристосування організмів до середовища.

Лекція 2.

НАЙВАЖЛИВІШІ ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ ТА АДАПТАЦІЇ ДО НИХ ОРГАНІЗМІВ.

Під впливом ЕФ формуються умови існування організмів, популяцій, видів, фітоценозів. Найбільш фізіологічно важливими факторами середовища є освітленість, температура, зволоженість, газовий склад атмосфери та вміст поживних речовин в ґрунті.

Світло. Всім живим організмам на Землі необхідна енергія для процесів життєдіяльності. Основним її джерелом є сонячна радіація, на долю якої приходить 99,9% в загальному балансі енергії Землі. Якщо прийняти сонячну енергію, що досягає Землі за 100%, то приблизно 19% її поглинається при проходженні через атмосферу, 34% відбивається в зворотному напрямку в космічний простір і 47% досягає земної поверхні у вигляді прямої і розсіяної радіації. Пряма сонячна радіація – це континуум електромагнітного випромінювання з довжиною хвиль від 0,1 до 30 000 нм. На ультрафіолетову частину спектра приходить від 1 до 5%, на видиму – від 16 до 45% і на інфрачервону – від 49 до 84% потоку радіації, що падає на Землю.

Видиме світло, інфрачервоне і ультрафіолетове випромінювання розрізняються за біологічною дією. З ультрафіолетових променів до Землі доходять тільки довгохвильові (290 – 380 нм), а короткохвильові, що є згубними для всього живого, поглинаються на висоті 20 – 25 км озоновим екраном – тонким шаром атмосфери, що містить молекули O_3 . Великі дози довгохвильових ультрафіолетових променів шкідливі для організмів, а невеликі – корисні для багатьох видів. В діапазоні 250 – 300 нм УФП мають сильну бактерицидну дію і у тварин викликають утворення із стеролів вітаміну Д; при довжині хвилі 200 – 400 нм викликають у людини засмагу, яка є захисною реакцією шкіри. Інфрачервоні промені з довжиною хвилі більше 750 нм справляють теплову дію.

Видима радіація несе приблизно 50% сумарної енергії. Вона майже повністю співпадає з ФАР (фотосинтетично активна радіація) – 380 – 710 нм. Область ФАР можна умовно поділити на ряд зон: ультрафіолетову (менш 400 нм), синьо-фіолетову (400 – 500 нм), жовто-зелену (500 – 600 нм), оранжево-червону (600 – 700 нм) і дальню червону (більше 700 нм).

Значення світла в житті зелених рослин дуже велике. Світло необхідно для утворення хлорофілу та формування хлоропластів, регуляції дії продохів, воно впливає на газообмін і транспірацію, активізує ряд ферментів, стимулює біосинтез білка та нуклеїнових кислот. Але найважливіше значення має світло в повітряному живленні рослин, у використанні ними сонячного світла в процесі фотосинтезу. З цим пов'язані основні адаптації рослин по відношенню до світла.

Світловий режим будь-якого місцезростання визначається інтенсивністю прямого і розсіяного світла, кількістю світла, його спектральним складом, а також альбедо – відбиваючою здатністю поверхні, на яку падає світло. Елементи світлового режиму залежать від географічного положення, висоти над рівнем моря, рельєфу, стану атмосфери, часу доби, сезону року тощо.

У рослин виникають різноманітні морфологічні і фізіологічні адаптації до світлового режиму місцезростань. За вимогами до освітлення всі рослини поділяють на такі екологічні групи:

1) **світлолюбні** (світлові), або **геліофіти**, – рослини відкритих, постійно добре освітлених місцезростань;

2) **тіньолубні** (тіньові), або **сциофіти**, – рослини нижніх ярусів тінистих лісів, печер і глибоководні рослини; вони погано переносять сильне освітлення прямими сонячними променями;

3) **тіньовитривалі**, або **факультативні геліофіти**, – можуть переносити різної міри затінення, але добре зростають і на світлі; вони легше інших рослин перебудовуються під впливом змін умов освітлення.

Рослини кожної з цих екологічних груп мають деякі загальні пристосувальні особливості в морфології, анатомії, фізіології та біохімії. Розглянемо, наприклад, світлові адаптації геліофітів і сциофітів.

Світло гальмує ріст, тому **геліофіти** часто мають пагони з вкороченими міжвузлями. Листки в них частіше дрібні або з розсіченою листовою пластинкою, з товстою кутикулою і нерідко з восковим нальотом чи густим опушенням; густою сіткою жилок; часто із паренхімою, що запасає воду. Листки нерідко фотометричні, тобто змінюють положення в залежності від висоти стояння сонця. Листкова пластинка товста, палісадна паренхіма дво – багат шарова (у деяких рослин саван – до 10 шарів). Співвідношення хлорофілу **a** до хлорофілу **b** приблизно 5 : 1, звідки і висока фотосинтетична здатність геліофітів. Інтенсивність фотосинтезу досягає максимуму при повному сонячному освітленні. У особливої групи рослин – геліофітів, у яких фіксація CO₂ відбувається шляхом C-4-дикарбонових кислот, світлове насичення фотосинтезу не досягається навіть при самому сильному освітленні. Це рослини з посушливих областей (пустель, саван). Особливо багато C-4-рослин серед злаків, осокових, амарантових, лободових, молочайних. Вони здатні до вторинної фіксації і реутилізації CO₂, що вивільнюється при світловому диханні, і можуть фотосинтезувати при високих температурах і при закритих продихах, що часто відбувається в жаркі години дня.

C-4-рослини відзначаються високою продуктивністю, особливо цукрова тростина і кукурудза.

Сциофіти постійно знаходяться в умовах сильного затінення. При освітленості 0,1 – 0,2% можуть зростати тільки мохи і селягінели. Плаунам достатньо 0,25 – 0,5% повного денного світла, а квіткові рослини зустрічаються там, де освітленість в похмурі дні досягає не менш 0,5 – 1% (бегонії, бальзамін, імбирні тощо). Пагони у сциофітів, як правило, більш витягнуті, ніж у геліофітів, листки розташовані горизонтально, часто добре виражена листовая мозаїка. Листки темно-зелені, більш великі і тонкі. Клітини мезофілу великі. Палісадна паренхіма одношарова, складається не з циліндричних, а з трапецієподібних клітин. Площа жилок вдвічі менша, хлоропласти великі, але кількість їх в клітинах мала. Співвідношення хлорофілу **a** до хлорофілу **b** дорівнює приблизно 3 : 2. З меншою інтенсивністю протікають у них транспірація і дихання. Інтенсивність фотосинтезу, яка швидко досягає максимуму, перестає зростати при підсиленні освітленості, а на якому освітленні може навіть знижуватися.

У деяких листових деревних порід тіньовитривалих рослин (дуб, липа, бузок) є як світлові, так і тіньові листки, залежно від їх розміщення в кроні по відношенню до світла.

Факультативні геліофіти (тіньовитривалі рослини) мають пристосувальні особливості, які зближують їх то з геліофітами, то з сциофітами. До цієї групи можна

віднести, наприклад, деякі лісові трави або чагарники, що зростають як на затінених ділянках, так і на галявинах, вирубках. На освітлених місцях вони часто розростаються сильніше, однак оптимальне використання ФАР у них відбувається не при повному сонячному освітленні.

Фотосинтетичний апарат рослин може перебудовуватися при змінах світлового режиму. Так, листки кукурудзи нижнього ярусу при потраплянні в умови затінення при сильному розростанні листків середнього та верхнього ярусів стають тіншовими. У деревних порід тіндова або світлова структура часто визначається умовами освітлення минулого року, коли закладалися бруньки: якщо закладення бруньок відбувається на світлі, то формується світлова структура, і навпаки.

Якщо в одному й тому ж місцезростанні закономірно періодично змінюється світловий режим, рослини в різні сезони можуть проявляти себе то як світлолюбиві, то як тіншовитривалі.

Відношення до світлового режиму змінюється у рослин в онтогенезі (проростки і молоді рослини більш тіншовитривалі, ніж дорослі рослини) і при зміні кліматичних та едафічних умов. Так, звичайні рослини хвойного лісу – черніка, одинарник європейський та деякі інші – в тундрі набувають особливостей геліофітів.

Найбільш загальна адаптація листків до максимального використання ФАР – просторова орієнтація листків. При вертикальному розташуванні листків, наприклад, у багатьох злаків і осок, сонячне світло найбільш повно поглинається в ранкові і вечірні години – при більш низькому стоянні сонця. При горизонтальній орієнтації листків повніше використовуються полуденні промені. При дифузному розміщенні листків в різних площинах сонячна радіація протягом дня утилізується найбільш повно. Звичайно при цьому листки нижнього ярусу на пагоні відхилені горизонтально, середнього – спрямовані косо вгору, а верхні розташовані майже вертикально.

Не менш важливе світло і для тварин. Різні види їх потребують світло певного спектрального складу, інтенсивності і тривалості освітлення. Відхилення від норми пригнічують їх життєдіяльність і призводять до загибелі. Серед тварин розрізняють види світлолюбні (фотофіли) і тіньолюбні (фотофоби); еврифотні, що витримують широкий діапазон освітленості, і стенофотні, що витримують вузько обмежені умови освітленості. Тварини з денною активністю звичайно є еврифотними; до стенофотних належать глибоководні, печерні, нічні і ґрунтові тварини. Безперервне штучне освітлення пригнічує розвиток фотофобів, знижує їх активність. Для тварин світло є необхідною умовою бачення, зорової орієнтації в просторі. Більшість тварин органами зору сприймають значну частину інформації про оточуючий світ. Повнота зорового сприйняття середовища залежить від ступеня еволюційного розвитку.

Крім еволюційного розвитку певної систематичної групи, розвиток зору і його особливості залежать від екологічної обстановки і способу життя конкретних видів. У постійних мешканців печер, ґрунту, і глибин океану очі можуть бути повністю або частково редуковані. Тварини з сутінковою або нічною активністю не розрізняють кольорів і бачать все в чорно-білому кольорі. Крім того, такі тварини часто мають гіпертрофовані очі, що здатні вловлювати мізерні долі світла (лемури, лорі тощо). Тварини орієнтуються за допомогою світла під час далеких перельотів і міграцій.

В темних глибинах океану в якості джерела зорової інформації організми використовують світло, яке випромінюють живі істоти. Свічення живого організму

називають біоломінесценцією. Види, що світяться, є майже в усіх класах водних тварин від найпростіших до риб, а також серед бактерій, рослин і грибів.

Температура відбиває середню кінетичну швидкість атомів і молекул у будь якій системі. Від температури навколишнього середовища залежить температура організмів і, відповідно, швидкість всіх хімічних реакцій, що складають обмін речовин. Більшість біохімічних реакцій в організмах здійснюються за участю ферментів – спеціалізованих білкових каталізаторів, які знижують енергію активації молекул на 8 – 12 порядків. Тому межі існування життя – це температури, при яких можливе нормальна будова і функціонування білків, в середньому від 0 до +50°C. Однак цілий ряд організмів має спеціалізовані ферментні системи і пристосовані до активного існування при температурі тіла, що виходить за вказані межі.

Види, що надають перевагу холоду, належать до екологічної групи **криофілів**. Вони можуть зберігати активність при температурі клітин до -8°C -10°C, коли рідини їх тіла знаходяться у переохолодженому стані. Кріофілія характерна для представників різних груп: бактерій, грибів, членистоногих, молюсків, риб тощо, що мешкають в природі в умовах низьких температур в тундрах, арктичних і антарктичних пустелях, високогір'ях, холодних морях. Види, оптимум життєдіяльності яких знаходиться в області високих температур, належать до групи **термофілів**. Термофілією відрізняються багато груп мікроорганізмів, що мешкають у гарячих джерелах, на поверхні ґрунту в аридних районах, в органічних рештках, що розкладаються при їх саморозігріванні і т.ін. Деякі термофільні організми в активному стані можуть витримувати до +80°C і навіть більше, наприклад синьо-зелені водорості з роду осциляторія, формідіум у гарячих джерелах Ісландії.

Температурні межі існування життя набагато розширюються, якщо враховувати витривалість багатьох видів в латентному періоді. Спори деяких бактерій витримують протягом декількох хвилин нагрівання до +180°C. В лабораторних умовах насіння, спори і пилок рослин, цисти найпростіших, нематоди та ін. переносять температури, що близькі до абсолютного нуля (до – 270°C), повертаючись після цього до активного життя. При таких низьких температурах цитоплазма стає твердішою за граніт, всі молекули знаходяться у стані майже повного спокою, ніякі реакції неможливі. Призупинення всіх життєвих процесів організму носить назву **анабіозу**. Із стану анабіозу живі організми можуть повернутися до нормальної активності тільки у випадку, коли не була зруйнована структура макромолекул в їх клітинах.

У ході еволюції у живих організмів виробились різноманітні пристосування, що дозволяють регулювати обмін речовин при змінах температури довкілля. Це досягається двома шляхами: 1) різними біохімічними перебудовами; 2) підтриманням температури тіла на більш стабільному рівні, ніж температура довкілля.

Велику роль в терморегуляції мають масштаби вироблення організмами власного тепла. Однак у представників більшості видів відсутній достатньо високий рівень обміну речовин і пристосування, що дозволяють утримувати тепло, яке утворюється. Їх життєдіяльність і активність залежать, передусім, від тепла, що поступає ззовні, а температура тіла – від зовнішньої температури. Такі організми називають **пойкілотермними**, або **ектотермними**. Пойкілотермія властива всім мікроорганізмам, рослинам, безхребетним тваринам і значній частині хребетних.

У ряду груп високоорганізованих тварин на основі вироблення власного тепла розвинулась здатність підтримувати постійну оптимальну температуру тіла, незалежно від температури зовнішнього середовища. Таких тварин називають **гомойотермними**, або **ендотермними**. Гомойотермія характерна тільки для представників двох вищих класів хребетних – птахів і ссавців. Частковий випадок гомойотермії – **гетеротермія** – властива тваринам, що впадають у несприятливий період року в сплячку або оціпеніння. В активному стані вони підтримують високу температуру тіла, а в неактивному – знижену, що супроводжується уповільненням обміну речовин. Такими є сусліки, байбаки, їжаки, летючі миші, соні, стрижи.

Температурні адаптації рослин. Вищі рослини помірно холодного і помірно теплого поясів евритермні. Вони переносять в активному стані коливання температур до 60°C. Якщо врахувати і латентний стан, то амплітуда коливань збільшується до 90°C і більше. Наприклад, модрина даурська витримує поблизу Верхоянська і Оймякона морози до – 70°C. Рослини дощових тропічних лісів стенотермні. Вони не переносять погіршення теплового режиму і температури +5...+8° для них згубні. Ще більш стенотермними є деякі кріофільні зелені і діатомові водорості в полярних і високогірних снігах і льодах, які живуть тільки при температурі близько 0°C.

Для зниження температури тіла рослини використовують транспірацію через продиhi. Це знижує температуру на 4 – 6, а іноді на 10 – 15°C. Для збереження і використання тепла ґрунту і приземних шарів повітря рослини тундр і високогір'я мають приземні, шпалерні і подушкоподібні форми росту, притиснуті до субстрату листки розеточних і напіврозеточних пагонів.

В різні фази онтогенезу вимоги до температури різні. В помірному поясі проростання насіння відбувається при більш низьких температурах, ніж цвітіння. За ступенем адаптації рослин до умов дефіциту тепла можна виділити три групи:

1) **нехолодостійкі рослини** – вони сильно пошкоджуються або гинуть при низьких плюсових температурах. Загибель пов'язана з інактивацією ферментів, порушенням обміну нуклеїнових кислот і білків, проникності мембран і зупинкою току асимілятів. Це рослини дощових тропічних лісів, водорості теплих морів, деякі гриби;

2) **неморозостійкі рослини** – переносять низькі плюсові температури, але гинуть, як тільки в тканинах починає утворюватись лід. При настанні холодів у них підвищується концентрація осмотично активних речовин у клітинному соці і цитоплазмі, що знижує точку замерзання до – 5 – 7°C. Такий переохолоджений стан триває всього декілька годин, що дає змогу рослинам витримувати заморозки. До таких рослин належать деякі вічнозелені субтропічні види. В період вегетації всі листостеблові рослини неморозостійкі;

3) **морозостійкі рослини** – зростають в областях з сезонним кліматом, з холодними зимами. Під час сильних морозів надземні органи дерев і кущів промерзають, але зберігають життєздатність.

За ступенем адаптації рослин до високих температур виділяють такі групи:

1) **нежаростійкі рослини** – пошкоджуються вже при +30...+40°C (еукаріотичні водорості, вищі водні рослини, наземні мезофіти);

2) **жаровитривалі еукаріоти** – рослини посушливих місцезростань із сильною інсоляцією (степи, пустелі, савани, сухі субтропіки тощо); витримують короткочасне нагрівання до +50...+60°C;

3) **жаростійкі прокаріоти** – термофільні бактерії і синьо-зелені водорості, які можуть жити в гарячих джерелах при температурі +85...+90°C.

Деякі рослини регулярно піддаються впливу пожеж, коли температура короткочасно підвищується до сотень градусів. Пожежі особливо часті у саванах, у сухих жорстколистих лісах і чагарникових заростях типу чаппаралю. Там виділяють групу рослин **пірофітів**, що стійки до пожеж. У дерев саван на стовбурах дуже товста кірка, яка просякнута вогнестійкими речовинами, що надійно захищає внутрішні тканини. Плоди й насіння пірофітів мають товсті, часто здерев'янілі покриви, які розтріскуються під дією вогню.

Найбільш загальні адаптації, що дозволяють уникати перегріву, – підвищення термостійкості протопласту в результаті загартування, охолодження тіла шляхом підвищеної транспірації, відбивання і розсіювання сонячних променів, що падають на рослину, завдяки глянцевої поверхні листків або густому опушенню із світлих волосків, зменшення тим чи іншим способом площі тіла, що нагрівається (розчленування листкової пластинки, поворот і складання листків).

Температурні адаптації тварин. На відміну від рослин, тварини виробляють набагато більше власного, внутрішнього тепла і мають більш різноманітні можливості регулювати, постійно або тимчасово, температуру власного тіла. Основні шляхи температурних адаптацій у тварин наступні:

1) **Хімічна терморегуляція** – активна зміна величини теплопродукції у відповідь на зміну температури середовища. Ця регуляція потребує великих витрат енергії, тому тварини при підвищенні хімічної регуляції або потребують велику кількість їжі, або витрачають багато жирових запасів, що накопичені раніше. Наприклад, бурозубка за день з'їдає корму в 4 рази більше власної маси.

2) **Фізична терморегуляція** – зміна рівня тепловіддачі, здатність утримувати тепло або, навпаки, розсіювати його надлишок. Фізична терморегуляція здійснюється завдяки особливим анатомічним і морфологічним рисам будови тварин: волосяному або пір'ївому покриву, деталям будови кровоносної системи, розподілу жирових запасів, можливостям транспіраційної тепловіддачі тощо. Фізична терморегуляція екологічно більш вигідна, тому що адаптації до холоду здійснюються не за рахунок додаткового вироблення тепла, а за рахунок його збереження в тілі тварини. Крім того, можливий захист від перегрівання шляхом підсилення тепловіддачі у зовнішнє середовище.

Важливе значення для підтримки температурного балансу має співвідношення поверхні тіла до його об'єму, тому що продукування тепла залежить від маси тварини, а теплообмін йде через його покриви.

Зв'язок розмірів і пропорцій тіла тварин з кліматичними умовами, в яких вони мешкають, пояснює **правило К.Бергмана**: якщо два близьких види теплокровних тварин відрізняються розмірами, то більш великий мешкає у більш холодному, а дрібний – в теплом кліматі. Бергман підкреслював, що ця закономірність проявляється тільки в тому випадку, коли види не розрізняються іншими пристосуваннями до терморегуляції.

Д.Аллен в 1877 році підмітив, що у багатьох птахів і ссавців північної півкулі відносні розміри кінцівок і різноманітних частин тіла, що виступають (хвости, вуха, дзьоби), збільшуються до півдня. Ці частини мають більшу відносну поверхню, що вигід-

но в умовах жаркого клімату. **Правило Аллена** формулюється так: виступаючі частини тіла теплокровних тварин в холодному кліматі менші, ніж у теплому.

3) **Поведінка організмів.** Переміщуючись у просторі або змінюючи свою поведінку більш складним чином, тварини можуть активно уникати крайніх температур. Для багатьох тварин поведінка є майже єдиним і дуже ефективним засобом підтримування теплового балансу. Приклади поведінкової регуляції дуже різноманітні – від зміни пози і пошуків укриттів до будування складних нір, гнізд, ближніх і дальніх міграцій. Особливий інтерес представляє собою групова поведінка тварин. Наприклад, деякі пінгвіни в сильні морози і бурани збиваються в щільні кучі, так звану "черепашу". Особини, які знаходяться на краю, через деякий час пробиваються всередину, і "черепаша" повільно кружиться і переміщується. Всередині такого скупчення температура підтримується біля 37°C навіть у сильні морози. Верблюди в пустелі в сильну жару також збиваються разом, притискаючись один до одного боками, але при цьому досягається протилежний ефект – запобігання сильного нагрівання поверхні тіла сонячними променями.

Як правило, тварини використовують всі ці ефективні способи у різних сполученнях, що дозволяє підтримувати власний тепловий баланс на фоні широких коливань зовнішньої температури.

Вологість. Протікання всіх біохімічних процесів в клітинах і нормальне функціонування організму в цілому можливі тільки при достатньому забезпеченні його водою – необхідною умовою життя. Підтримування водного балансу має величезне значення для всіх живих організмів. Проблеми водопостачання особливо важливі для мешканців суші. Особливості підтримування водного балансу залежать від того, в якій екологічній обстановці вони живуть, який спосіб життя ведуть, наскільки можуть використовувати різні джерела вологи і затримувати воду в тілі.

Адаптації рослин до підтримування водного балансу. Рослини поглинають воду коренями (ризоїдами і таломом або його частинами). В клітинах кореня розвивається всисна сила частіше всього у декілька атмосфер (у дерев до 30 атм, у трав'янистих рослин до 20 атм, у рослин посушливих місцезростань до 60 атм), що достатньо для видобування з ґрунту більшої частини зв'язаної води.

Коли поруч з коренями запаси вологи вичерпуються, корені збільшують активну поверхню шляхом росту, тому коренева система рослин постійно знаходиться у русі. За типом галузнення розрізняють кореневі системи екстенсивні і інтенсивні. **Екстенсивні кореневі системи** охоплюють великий об'єм ґрунту, але порівняно слабо галузяться. Такі кореневі системи у багатьох пустельних і степових рослин (саксаул, верблюжа колючка), у дерев помірної зони (сосна звичайна, береза повисла), а із трав – у люцерни серповидної, волошки шершавої та інших.

Інтенсивна коренева система охоплює невеликий об'єм ґрунту, але густо пронизує її численними сильно розгалуженими коренями, наприклад, у степових дернинних злаків (ковила, типчак), у жита, пшениці. Між цими типами корневих систем є перехідні.

Водний баланс залишається врівноваженим в тому випадку, коли поглинання води, її проведення і витрати узгоджені. Порушення водного балансу можуть бути короточасними або тривалими. За пристосуванням наземних рослин до коливань умов водопостачання і випаровування розрізняють пойкилогідричні і гомойогідричні види.

У **пойкилогідричних** рослин вміст води у тканинах непостійний і сильно залежить від зволоженості середовища. Вони не можуть регулювати транспірацію і швидко й легко втрачають і поглинають вологу, використовуючи вологу роси, туманів, короточасних дощів. В сухому стані знаходяться в анабіозі. У дрібних клітинах талому більшості нижчих рослин відсутня велика центральна вакуоля, тому при висиханні вони рівномірно стискаються без незворотних змін ультраструктури протопласту. Прикладом таких рослин є синьо-зелені водорості, лишайники, окремі мохи, папороті та квіткові рослини.

Гомойогідричні рослини здатні підтримувати відносно постійну обводненість тканин. Для них характерна велика центральна вакуоля в клітині, завдяки чому клітина завжди має запас води. Крім того, пагони вкриті ззовні кутикулою, транспірація регулюється продихами, а добре розвинена коренева система постійно поглинає воду з ґрунту. Однак, здатності гомойогідричних рослин регулювати свій водний обмін різні. Серед них виділяють такі екологічні групи:

Гідатофіти – водні рослини, що повністю або частково занурені у воду (елодея, валіснерія, роголистник). Якщо рослини вийняти з води, вони швидко висихають і гинуть. У них редуковані продихи, і відсутня кутикула, листкова пластинка тонка, пагони не мають добре розвинутої механічної тканини, аеренхіма розвинена добре. Коренева система або редукована, або розвинена слабо. Поглинання води відбувається всією поверхнею тіла.

Гідрофіти – наземно-водні рослини, що зростають по берегах водойм, на мілководдях, на болотах і частково занурені у воду. У них краще, ніж у гідатофітів розвинені провідні і механічні тканини, добре виражена аеренхіма. Є епідерма з продихами, але інтенсивність транспірації дуже висока, і вони можуть зростати тільки при постійному інтенсивному поглинанні води. До гідрофітів належать очерет, частуха подорожникова, лепеха тощо.

Гігрофіти – наземні рослини, що живуть в умовах підвищеної вологості повітря і часто на вологих ґрунтах. Із-за високої вологості транспірація у них може бути утруднена, тому для покращення водного обміну на листках розвиваються гідатооди, або водяні продихи, що виділяють краплиннорідку воду. Листки часто тонкі, з тіньовою структурою, кутикула розвинена слабо. Гігрофіти можуть бути **тіньовими**, що зростають в нижніх ярусах сирих лісів різних кліматичних зон (недорога, цирцея, багато тропічних трав), і **світловими** – рослини відкритих місцезростань, що зростають на постійно вологих субстратах (папірус, рис, підмаренник болотяний, росичка).

Мезофіти – рослини, які зростають при середній зволоженості, помірно теплому режимі і достатній забезпеченості мінеральними речовинами. Вони можуть переносити нетривалу і несильну посуху. До них належать вічнозелені дерева верхніх ярусів тропічних лісів, листопадні дерева саван, листяні породи дерев помірних лісів, трав'янисті рослини дібровного різнотрав'я, рослини заплавних луків, пустельні ефемери і ефемероїди, багато бур'янів і більшість культурних рослин. Це – дуже велика і неоднорідна група. За здатністю регулювати свій водний баланс одні види наближуються до гігрофітів, інші – до посухостійких рослин.

Ксерофіти – рослини, що зростають в місцях з недостатнім зволоженням і мають пристосування, які дозволяють здобувати воду при її нестачі, обмежувати випаровування води і запасати її на час посухи. Вони краще за інших регулюють водний

обмін, тому під час тривалої посухи залишаються в активному стані. Це рослини степів, пустель і напівпустель. Ксерофіти поділяють на два основних типи: сукуленти і склерофіти.

Сукуленти – соковиті рослини із сильно розвиненою водозапасаючою паренхімою в різних органах. Стеблові сукуленти – кактуси, стапелії, молочаї; листові – алое, агави, товстолисти, очитки; кореневі сукуленти – аспарагуси, квасениця. В пустелях Центральної Америки і Південної Африки сукуленти можуть визначати вигляд ландшафту.

Листки, а у випадку їх редукції, стебла сукулентів мають товсту кутикулу, часто потужний восковий наліт або густе опушення. Продихи занурені, відкриваються в щілину, де затримуються водяні пари. Вдень вони закриті, що допомагає зберігати накопичену воду, але утруднює постачання CO₂ всередину рослини, тому багато сукулентів поглинають CO₂ вночі, при відкритих продихах, і запасують його у вигляді малату, якій потрапляє у клітинний сік. Вдень малат та інші органічні кислоти розщеплюються з виділенням CO₂, який використовується в процесі фотосинтезу. Коренева система сукулентів неглибока, але дуже розгалужена.

Склерофіти – рослини на вигляд сухі, часто з вузькими і дрібними листками, іноді звернутими у трубочку. Листки можуть також бути розсіченими, вкритими волосками або восковим нальотом. Добре розвинена склеренхіма, тому рослини можуть без шкідливих наслідків втрачати до 25% вологи не в'янучи. Всисна сила коренів велика, що дозволяє видобувати воду з ґрунту. При нестачі води різко знижують транспірацію. Приклади – вузьколисті злаки (ковила, тонконіг, типчак), едельвейс тощо.

Крім названих екологічних груп виділяють ще змішані, або проміжні групи.

Різноманітність пристосувань покладено до основи поширення рослин по поверхні Землі, де дефіцит вологи є однією з головних проблем екологічних адаптацій.

Водний баланс наземних тварин. Тварини отримують воду трьома основними шляхами: через пиття, разом із соковитою їжею і в результаті метаболізму, тобто за рахунок окислення і розщеплення жирів, білків і вуглеводів. Втрата води у тварин відбувається через випаровування покривами або зі слизових оболонок дихальних шляхів, виведенням з тіла сечі і неперетравлених залишків їжі. Втрата води призводить до загибелі швидше, ніж голодування.

Види, що одержують воду через пиття, сильно залежать від водопоїв. Особливо це характерно для крупних ссавців, у яких втрати води не компенсуються постачанням її з їжею. В аридних областях такі тварини здійснюють іноді міграції до водопоїв на значні відстані і не можуть існувати далеко від них. До таких тварин належать, наприклад слони, антилопи, леви, гієни. Вологість повітря також дуже важлива для тварин, тому що від неї залежить випаровування з поверхні тіла.

Способи регуляції водного балансу у тварин дуже різноманітні. Їх поділяють на поведінкові, морфологічні і фізіологічні.

До поведінкових належать пошуки водопоїв, вибір місць проживання, створення нір тощо. До морфологічних – різні утворення, що сприяють затримуванню води в тілі: раковини наземних молюсків, ороговілі покриви рептилій, розвиток епікутикули у комах тощо. Фізіологічні пристосування – це здатність до утворення метаболічної вологи, економії води при виділенні сечі і кала, розвиток витривалості до зневодненості організму, величина потовиділення і випаровування зі слизистих.

У різних видів витривалість до втрати вологи різна. Так, верблюди витримують втрату води до 27% маси тіла, вівці – до 23%, собаки – до 17% (для людини втрата більш 10% смертельна).

У всьому різноманітті пристосувань живих організмів до несприятливих умов середовища можна виділити три основних шляхи.

Активний шлях – це підсилення опору, розвиток регуляторних процесів, що дозволяють здійснити всі життєві функції організмів, незважаючи на відхилення екологічних факторів від оптимуму.

Пасивний шлях – підпорядкування життєвих функцій організму ходу зовнішніх факторів. Це призводить до пригнічення життєдіяльності, що сприяє економному використанню фактору, який є обмеженим. Компенсаторно підвищується стійкість клітин і тканин організму.

Уникнення несприятливих екологічних факторів – третій можливий шлях пристосування до середовища. Загальний спосіб для всіх груп організмів – вироблення таких життєвих циклів, при яких найбільш уразливі стадії розвитку завершуються у найсприятливіші за екологічними факторами періоди року.

Останній шлях властивий організмам тою чи іншою мірою і при активному, і при пасивному шляху адаптації до середовища.

Лекція 3.

ОСНОВНІ СЕРЕДОВИЩА ЖИТТЯ ТА АДАПТАЦІЇ ДО НИХ ОРГАНІЗМІВ.

На нашій планеті живі організми опанували чотири основних середовища життя, які сильно відрізняються за специфікою своїх умов. Водне середовище було першим, в якому виникло і розповсюдилося життя. В наступному живі організми оволоділи наземно-повітряним середовищем, створили і заселили ґрунт. Четвертим специфічним середовищем життя стали самі живі організми, кожен з яких являє собою цілий світ для паразитів або симбіонтів, що його заселяють.

Водне середовище існування.

Вода як середовище існування має ряд специфічних властивостей, таких як велика щільність, сильні перепади тиску, відносно малий вміст кисню, значне поглинання сонячних променів тощо. Водойми і окремі їх ділянки розрізняються, крім того, сольовим режимом, швидкістю течій, вмістом зважених часток та ін. Мешканці водного середовища називаються в екології **гідробіонтами**. Вони населяють Світовий океан, континентальні водойми і підземні води. У будь-яких водоймах можна виділити різні за умовами зони.

Екологічні зони Світового океану.

В океані разом з морями, які до нього входять, розрізняють передусім дві екологічні області: товщу води – **пелагіаль** і дно – **бенталь**. В залежності від глибини бенталь поділяється на **субліторальну зону** – область плавного пониження суші до глибини приблизно 200 м, **батальну** – область крутого схилу і **абісальну зону** – океанічне ложе зі середньою глибиною 3 – 6 км. Ще більш глибокі області бенталі, які відповідають впадинам океанічного ложа, називають **ультраабіссаллю**. Кромка берегу, яка заливається під час припливів, називається **літораллю**. Частина берегу вище рівня припливів, яка зволожується бризками прибою, називається **супралітораллю**.

Зрозуміло, що мешканці субліторалі живуть в умовах відносно невеликого тиску, денного сонячного освітлення, часто досить значних змін температурного режиму. Мешканці ж абісали і ультраабіссали існують в темряві, при постійній температурі і величезному тиску в декілька сотень, а іноді й до 1000 атм. Тому тільки знання зони існування вже багато говорить про екологічні властивості організму.

Організми, що живуть в товщі води, називають **пелагосом**, а населення дна – **бентосом**.

Щільність води – це фактор, який визначає умови руху водних організмів і тиск на різних глибинах. Щільність природної води від 1 до 1,35 г/см³, тиск зростає з глибиною приблизно на 1 атм на кожні 10 м. У зв'язку з різким градієнтом тиску гідробіонти в цілому значно більш **еврібатні** у порівнянні з наземними організмами, вони здатні переносити тиск від декількох атм до сотень, наприклад, голотурія роду *Elpidia* мешкає від прибережної зони до ультраабіссали. Навіть прісноводний жук-плавунець витримує у дослідах до 600 атм.

Щільність води забезпечує можливість опори на неї, що особливо важливим є для безскелетних форм. Опірність середовища є умовою паріння у воді. Такі організми об'єднують в особливу екологічну групу гідробіонтів – **планктон**.

У складі планктону – одноклітинні водорості, найпростіші, дрібні рачки, личинки донних тварин тощо. Вони мають ряд пристосувань, які підвищують їх плавучість і не дають осідати на дно:

1) загальне збільшення поверхні тіла за рахунок розплющування, видовження, розвитку чисельних виростів або щетинок, що збільшує тертя об воду;

2) зменшення щільності за рахунок редукції скелету, накопичення в тілі жирів, пухирців газу тощо.

Більшість водоростей (**фітопланктон**) парять у воді пасивно, більшість же планктонних тварин (**зоопланктон**) здатна до активного плавання, але в обмежених границях. Планктонні організми не можуть подолати течії і переносяться ними на значні відстані. Однак, багато видів зоопланктону здатні до вертикальних міграцій на десятки і сотні метрів як за рахунок активного руху, так і завдяки регуляції плавучості свого тіла.

Щільність і в'язкість води сильно впливають на можливість активного плавання. Тварини, що здатні до швидкого плавання і подолання сили течій, об'єднують в екологічну групу **нектону**. Це риби, кальмари, дельфіни тощо. Швидкий рух у воді можливий лише при наявності обтічної форми тіла і сильно розвиненої мускулатури. Торпедоподібна форма тіла характерна для всіх гарних плавців незалежно від систематичної приналежності і способу руху в воді: реактивного, за рахунок згинання тіла, за допомогою кінцівок.

Реактивний рух головоногих молюсків. Через мантийний отвір, що знаходиться у передній частині тіла, вода поступає у мантийну порожнину. Потім молюск щільно замикає мантийний отвір, із силою скорочує черевні м'язи і виштовхує воду через сифон. Реактивна сила, що виникає при таких діях, штовхає тіло молюска у протилежний бік. Наприклад, кальмар здатен розвивати швидкість до 60 км/год, що перевищує швидкість руху підводних човнів.

Кисневий режим. Вміст кисню в воді не перевищує 10 мл в 1 л води, що у 21 раз нижче, ніж в атмосфері. Кисень поступає у воду в основному за рахунок фотосинтезу і дифузії з повітря. Тому верхні шари водної товщі, як правило, багатші на кисень. З підвищенням температури і солоності води вміст в ній кисню знижується. Біля дна глибоких водойм умови можуть бути близькі до анаеробних.

Серед гідробіонтів багато таких, що переносять значні коливання вмісту кисню – евриоксифіонти. Це – молюск *Viviparus*, прісноводні олігохети *Tubifex*. Серед риб низький вміст кисню витримують сазан, карась, лин. Разом з тим є і стенооксифіонти – вони існують лише при високому насиченні води киснем – форель, голянь, кумжа тощо.

Дихання гідробіонтів здійснюється або через поверхню тіла, або через спеціалізовані органи – зябра, легені, трахеї. При цьому покриви можуть служити додатковим органом дихання. Наприклад риба в'юн через шкіру поглинає до 63% кисню. При нестачі кисню деякі види змінюють величину дихальної поверхні – витягуються у довжину (черві *Tubifex*), витягують щупальця (гідри і актинідії). Сидячі і малорухомі види оновлюють біля себе воду – двостулкові молюски, личинки комарів тощо.

У деяких видів буває комбінування водного і повітряного дихання – двояко-дихаючи риби, легеневі молюски, деякі ракоподібні. Вторинноводні тварини зберігають частіше атмосферний тип дихання як більш вигідний енергетично, і тому потребують контактів з повітряним середовищем, наприклад ластоногі, кити, водяні жуки тощо.

Сольовий режим. Більшість водних організмів пойкилоосмотичні: осмотичний тиск у їх тілі залежить від солоності води. Тому для гідробіонтів основний засіб підтримки власного сольового балансу – уникати місць з небажаною солоністю. Багато видів при змінній солоності води здатні переходити до неактивного стану – сольового анабіозу для переживання несприятливих умов.

Переважає кількість гідробіонтів – стеногалінні види, тобто такі, що не витримують більш-менш значних коливань солоності води. Справжніх евригалінних видів мало – це організми, що мешкають в естуаріях річок, лиманах та інших солонуватих водоймах.

Температурний режим водойм більш стійкий, ніж на суші, що пов'язано з високою теплоємністю води. Амплітуда річних коливань температури у верхніх шарах океану не більше 10 – 15°C, в континентальних водоймах – 30 – 35°C. Глибокі шари води відрізняються постійними температурами. Між верхніми шарами води з вираженими в них сезонними коливаннями температури і нижніми, де тепловий режим постійний, існує зона температурного стрибка, або термоклина. Термоклин різко виражений в теплих морях, де сильніше перепад температури поверхневих і глибинних вод.

У зв'язку з більш стійким температурним режимом водного середовища серед гідробіонтів значно поширена стенотермність. Евритермні види трапляються в основному в мілких континентальних водоймах і на літоралі морів холодних і помірних широт, де є значні добові і сезонні коливання температури.

Світловий режим водойм. Світла у воді набагато менш, ніж у повітрі. Частина сонячних променів відбивається в повітряне середовище. Відбивання тим сильніше, чим нижче положення сонця, тому день під водою коротший, ніж на суші. Наприклад, літній день біля о. Мадейра продовжується на глибині 30 м 5 годин, а на глибині 40 м всього 15 хвилин. Промені з різною довжиною хвилі поглинаються неоднаково: червоні зникають уже недалеко від поверхні, а синьо-зелені проникають значно глибше. Відповідно змінюють одні одних з глибиною зелені, бурі і червоні водорості, що спеціалізуються на вловлюванні світла з різною довжиною хвилі. Забарвлення тварин також змінюється з глибиною. Найбільш яскраве і різноманітне забарвлення мають мешканці літоралі і субліторалі. Багато глибинних організмів, подібно до печерних, не мають пігментів. В сумеречній зоні поширене червоне забарвлення, яке є додатковим до синьо-фіолетового світла на цих глибинах. Додаткові за кольором промені найбільш повно поглинаються тілом. Це дозволяє тваринам ховатися від ворогів, тому що їх червоне забарвлення в синьо-фіолетових променях сприймається зором як чорне (морський окунь, червоний корал, деякі ракоподібні).

Поглинання світла тим сильніше, чим менш прозорість води, яка залежить від кількості зважених і ній часток і визначається глибиною, на якій ще помітний спеціальний білий диск (диск Секкі). Найбільш прозорі води – в Саргасовому морі: диск помітний на глибині 66, 5 м, в Тихому океані – до 59 м, в Індійському – до 50 м, в мілких морях – до 5 – 15 м. прозорість річок в середньому 1 – 2 м, а в самих мутних річках (Сир-Дар'я і Аму-Дар'я) – всього декілька см. У найбільш чистих водах межа фотосинтезу досягає глибини до 200 м (еуфотична зона), сумеречна, або дисфотична зона – 1000 – 1500 м, а глибше, в афотичну зону, світло не проникає зовсім.

Деякі специфічні пристосування гідробіонтів.

Способи орієнтації тварин у водному середовищі. В зв'язку зі швидким затуханням світлових променів у воді, навіть ті тварини, які мають добре розвинені органи зору, орієнтуються за їх допомогою лише на близьких відстанях. Орієнтація на звук, що розповсюджується у воді швидше, ніж у повітрі, розвинена у гідробіонтів краще, особливо у тих, які живуть у мутних водах або на великих глибинах.

Деякі водні тварини знаходять їжу і орієнтуються в просторі за допомогою **ехолокації** – сприйняття відбитих звукових хвиль (китоподібні); деякі сприймають відбиті електричні імпульси, виробляючи при плаванні розряди різної частоти. Відомо біля 300 видів риб, здатних генерувати електрику і використовувати її для орієнтації і сигналізації. Деякі риби використовують електричні поля також для захисту і нападу (електричний скат, електричний вугор).

Для орієнтації на глибині служить сприйняття гідростатичного тиску за допомогою статоцистів, газових камер та інших органів.

Найбільш давній спосіб орієнтації, властивий всім водним тваринам, – **сприйняття хімізму** середовища, або **нюх**. Хеморецептори багатьох гідробіонтів дуже чутливі. У тисячокілометрових міграціях, характерних для значної кількості видів риб, вони орієнтуються в основному за запахом, з вражаючою точністю знаходячи місця нерестилищ або нагулу. Нюх надзвичайно розвинений у риб, які здійснюють особливо далекі міграції. Так, вугри, які живляться в європейських річках, а нерестяться у берегів Центральної Америки, реагували у дослідах на етиловий спирт при концентрації його у воді 1 г на 6000 куб.м.

Фільтрація як тип живлення характерна для деяких гідробіонтів. Такий спосіб, який не потребує великих затрат на пошуки здобичі, характерний для деяких моллюсків, сидячих іглокожих, моховинок, планктонних рачків тощо. Тварини-фільтратори відіграють велику роль в біологічному очищенні водойм.

Наземно-повітряне середовище життя.

Наземно-повітряне середовище було заселене в ході еволюції значно пізніше, ніж водне. Ця обстановка більш складна для життя, тому що тіла наземних організмів оточені повітрям – газоподібним середовищем з низькою щільністю, високим вмістом кисню і малою кількістю водяних парів. Це сильно змінює умови дихання, водообміну і пересування живих організмів.

Низька щільність повітря визначає його низьку підйомну силу і незначну опірність. Мешканці повітряного середовища повинні мати власну опорну систему, яка підтримує тіло: рослини – різноманітні механічні тканини, тварини – твердий скелет. Крім того, жителі повітряного середовища зв'язані з поверхнею землі, що є для них місцем прикріплення і опори. Багато мікроорганізмів, спори, пилок, насіння рослин регулярно присутні в повітрі і розносяться повітряними течіями, багато тварин здатні до активного польоту, однак у всіх цих видів основна функція їх життєвого циклу – розмноження – відбувається на поверхні землі.

Мала підйомна сила визначає граничну масу і розміри наземних організмів. На поверхні землі найбільші тварини менш, ніж гіганти водного середовища. Ссавець розміром із сучасного кита не зміг би існувати на суші, тому що був би розчавлений власною вагою. Найбільш високі рослини секвойї, що досягають 100 м і більше, мають

потужну опорну деревину, тоді як у таломатх гігантських бурих водоростей макроцистіс, які виростають понад 60 м, механічні елементи дуже слабо відокремлені в серцевинній частині талому.

Мала щільність повітря обумовлює низький опір пересуванню. Тому багато наземних тварин пристосувались в ході еволюції до польоту. До активного польоту здатні 75% видів всіх наземних тварин, переважно комахи і птахи, але літуни і серед ссавців і рептилій. Літають наземні тварини частіше за допомогою м'язових зусиль, але деякі планируют за рахунок повітряних течій.

Завдяки існуючим в нижніх шарах атмосфери вертикальним і горизонтальним пересуванням повітряних мас можливий пасивний політ ряду організмів. У багатьох видів поширена **анемохорія** – розселення за допомогою вітру. Організми, що пасивно переносяться потоками повітря, називають **аеропланктоном**. Пристосування до пасивного польоту – дуже дрібні розміри тіла, збільшення його площі за рахунок виростів, сильного розчленування, великої відносної площі крил, використання павутини тощо.

Наземні організми існують в умовах порівняно низького тиску, що пояснюється малою щільністю повітря. На висоті 5800 м тиск складає лише половину від норми. Низький тиск може обмежувати поширення видів у горах. Для більшості живих організмів верхня межа життя біля 6000 м, лише деякі членистоногі (ногохвостики, кліщі, павуки) можуть жити вище.

Спеціалізовані високогірні види адаптовані до життя при низькому тиску, але види, що живуть невисоко, часто не можуть пристосуватись до цих умов. В цілому всі наземні організми значно більш стенобатні, ніж водні.

Газовий склад повітря. Крім фізичних властивостей повітряного середовища дуже важливими є й його хімічні особливості. Газовий склад повітря в приземному шарі атмосфери досить однорідний по відношенню до вмісту головних компонентів (азот – 78,1%, кисень – 21%, аргон – 0,9%, вуглекислий газ – 0,03% за об'ємом). Однак різноманітні домішки газоподібних, краплинних і твердих часток, що потрапляють в атмосферу з локальних джерел, можуть мати суттєве екологічне значення.

Високий вміст **кисню** сприяє підвищенню обміну речовин, тому в наземних умовах виникла гомойотермія. Кисень завдяки постійно високому його вмісту не є лімітуючим фактором.

Низький вміст **CO₂** гальмує процес фотосинтезу, тобто він є лімітуючим фактором, однак його надмірний вміст може призводити до отруєння рослин.

Азот повітря для більшості організмів є інертним газом, але ряд мікроорганізмів (бульбочкові бактерії, азотобактер, деякі ціанеї тощо) мають здатність зв'язувати його і втягувати в біологічний кругообіг.

Локальні **домішки**, що поступають у повітря, також можуть суттєво впливати на живі організми. Це особливо відноситься до отруйних газоподібних речовин – метану, SO₂, CO, NO₂, H₂S, сполукам хлору, а також часткам пилу, сажі тощо. Стійкість рослин до домішок в повітрі враховують при підборі видів для озеленення населених пунктів. Чутливими до задимлення, наприклад, є сосна звичайна, ялина європейська, клен, липа, береза. Найбільш стійкими ж виявились туя, тополя, клен ясенелистий (американський), бузина та деякі інші.

Дефіцит вологи – одна з найбільш суттєвих особливостей наземно-повітряного середовища життя. Вся еволюція наземних організмів йшла під знаком

приспосовування до здобування і збереження вологи. Режими зволоженості на суші дуже різноманітні. Велика також добова і сезонна мінливість вмісту водяних парів в атмосфері. Водозабезпечення наземних організмів залежить також від режиму випадання опадів, наявності водойм, запасів ґрунтової вологи тощо. Це призвело до розвитку у наземних організмів багатьох адаптацій до різних умов Водозабезпечення, про які ми вже казали. Екологія видів, що існують у перезволоженій атмосфері, близька до екології гідробіонтів. Ксерофільність рослин і тварин властива тільки наземно-повітряному середовищу.

Великий розмах температурних коливань – наступна відмінна риса цього середовища. В більшості районів суші добові і річні амплітуди температур складають десятки градусів. Навіть у тропіках добові амплітуди в середньому 10 – 12°C, особливо ж значними вони є в приполярних континентальних районах і в пустелях. В околицях Якутська річний розмах від – 64°C до +35°C, тобто біля 100°C. Сезонний розмах температури повітря в пустелях Середньої Азії 68 – 77°C, а добовий – 25 – 38°C. Ще більш значними є ці коливання на поверхні ґрунту. Стійкість до температурних змін у наземних організмів різна, однак у цілому вони є значно більш евритермними, ніж водні.

Умови життя в наземному середовищі ускладнюються, крім того, існуванням погодних і кліматичних змін. Для більшості наземних організмів, особливо дрібних, важливим є не стільки клімат району, скільки умови їх безпосереднього існування. Дуже часто місцеві елементи середовища (рельєф, експозиція, рослинність тощо) так змінюють в конкретній ділянці режим температури, вологості, світла, що він значно відрізняється від кліматичних умов місцевості. Такі локальні модифікації клімату, що створюються в приземному шарі повітря, називають **мікрокліматом**.

Світловий режим наземно-повітряного середовища також має особливості. Інтенсивність і кількість світла тут найбільш великі і практично не лімітують життя зелених рослин, як в ґрунті або у воді. Для переважної більшості наземних тварин з денною і навіть нічною активністю зір є основним способом орієнтації, він має важливе значення для пошуків здобичі, багато видів мають кольоровий зір. В зв'язку з цим у жертв виникли такі пристосувальні особливості, як захисне, маскувальне і попереджувальне забарвлення, мімікрія тощо. У водних мешканців такі адаптації розвинені значно менше. Виникнення яскраво забарвлених квіток покритонасінних рослин також пов'язано з особливостями зорового апарату запилювачів і, в кінцевому рахунку, зі світловим режимом середовища.

Рельєф місцевості і властивості ґрунту також впливають на умови життя наземних організмів, в першу чергу рослин. Властивості земної поверхні, що оказують екологічний вплив на її мешканців, об'єднують назвою "едафічні фактори середовища".

Можна виділити ряд екологічних груп рослин за відношенням до різних властивостей ґрунту. Так, за реакцією на кислотність ґрунту розрізняють: 1) **ацидофільні** види – зростають на кислих ґрунтах з рН менш 6,7 (рослини сфагнових боліт, біловус, десмідієві водорості); 2) **нейтрофільні** – тяжіють до ґрунтів з рН 6,7 – 7,0 (більшість культурних рослин); 3) **базифільні** – зростають при рН більш 7 (головатень, анемона лісова); 4) **індиферентні** – можуть зростати на ґрунтах з різним значенням рН (конвалія, костриця – *Festuca ovina*).

За відношенням до валового складу ґрунту розрізняють: 1) **оліготрофні** рослини, що задовольняються малою кількістю зольних елементів (сосна звичайна); 2)

евтрофні, що потребують велику кількість зольних елементів (дуб, яглиця звичайна); 3) **мезотрофні**, що потребують помірної кількості зольних елементів (ялина європейська). **Нітрофіли** – рослини, яким необхідні ґрунти, багаті на азот (кропива дводомна). Рослини засолених ґрунтів складають групу **галофітів** (солонець, курай, сарсазан). Деякі види рослин приурочені до різних субстратів: **петрофіти** зростають на каміннях, а **псамофіти** заселяють сипучі піски.

Рельєф місцевості і характер ґрунту впливають на специфіку пересування тварин. Наприклад, копитні, страуси, дрофи, які живуть на відкритих просторах, потребують твердого ґрунту для підсилення відштовхування при швидкому бігу. У ящірок, що живуть на сипучих пісках, пальці оторочені бахромою з рогових лусок, яка збільшує поверхню опори. Для наземних мешканців, що риють нори, щільні ґрунти несприятливі. І характер ґрунту впливає на розподіл таких тварин.

Опади крім забезпечення водою і створення її запасів, можуть відігравати і іншу екологічну роль. Так, сильні зливи оказують іноді чисто механічний вплив, руйнуючи верхній шар ґрунту. Сильний негативний вплив на рослини і тварини оказує і град. Особливо різноманітна екологічна роль снігового покриву. Для рослин і більшості дрібних тварин сніг відіграє роль теплоізолюючого покриву, захищаючи від низьких зимових температур. Для ряду видів, що живляться підсніжною рослинністю, характерне зимове розмноження (лемінги, деякі миші тощо). Тетеревові птахи – рябчики, тетерева, куріпки – зариваються в сніг на ночівлю.

Багатьом великим тваринам сніговий покрив заважає добувати їжу. Пересування по рихлому глибокому снігу також ускладнено для тварин. Глибина снігового покриву може обмежувати географічне поширення видів. Наприклад, справжні олені не проникають на північ в ті райони, де товща снігу більша 40 – 50 см.

Білизна снігового покриву демаскує темних тварин. У виникненні сезонній зміни забарвлення у деяких тварин (біла куріпка, горностай, заєць-біляк, песець тощо) значну роль зіграв відбір на маскування під колір фону.

Ґрунт як середовище існування.

Ґрунт являє собою рихлий тонкий поверхневий шар суші, який контактує з повітряним середовищем. Незважаючи на невелику товщину, ця оболонка Землі має найважливіше значення в розповсюдженні життя. Ґрунт являє собою не просто тверде тіло, а складну трьохфазну систему, в який тверді частинки оточені повітрям і водою. Він пронизаний порожнинами, що заповнені сумішшю газів і водними розчинами. І тому в ньому створюються надзвичайно різноманітні умови, сприятливі для життя багатьох мікро- і макроорганізмів. В ґрунті згладжені температурні коливання у 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. В ґрунті концентруються запаси органічних і мінеральних речовин.

В середньому на 1 куб. м ґрунтового шару приходиться більше 100 млрд клітин найпростіших, мільйони коловерток і тихоходок, десятки мільйонів нематод, десятки і сотні тисяч кліщів і інших первинно безкрилих комах, тисячі інших членистоногих, десятки і сотні дощових червів, молюсків та інших безхребетних. Крім того, 1 куб. см ґрунту містить десятки і сотні мільйонів бактерій, мікроскопічних грибів тощо. В освітлених поверхневих шарах в кожному грамі живуть сотні тисяч фотосинтезуючих

зелених, жовто-зелених, діатомових і синьо-зелених водоростей. Живі організми настільки ж характерні для ґрунту, як і її неживі компоненти.

Неоднорідність умов в ґрунті найбільш різко проявляється в вертикальному напрямку. З глибиною різко змінюються ряд важливих екологічних факторів, що впливають на життя мешканців ґрунту. Передусім це відноситься до структури ґрунту. В ньому виділяють три основних горизонти, які розрізняють за морфологічними і хімічними властивостями:

1) верхній **перегнійно-аккумулятивний горизонт (А)**, в якому накопичуються і перетворюються органічні речовини і з якого частина сполук виноситься вниз;

2) **горизонт вмивання, або ілювіальний (В)**, де осідають і перетворюються вимиті зверху речовини;

3) **материнська порода, або горизонт (С)**, матеріал якого перетворюється на ґрунт.

Щільність ґрунту змінюється з глибиною. Найбільш рихлими є шари, що містять органічні речовини.

Волога в ґрунті присутня в різних станах: 1) **зв'язана** (гігроскопічна і плівкова), що міцно утримується поверхнею ґрунтових часток; 2) **капілярна** займає дрібні пори і може пересуватись по ним в різних напрямках; 3) **гравітаційна** заповнює більш великі порожнини і повільно просочується вниз під впливом сили тяжіння; 4) **пароподібна** міститься в ґрунтовому повітрі.

Коливання температури різкі тільки на поверхні ґрунту. Тут вони можуть бути навіть сильнішими, ніж в приземному шарі повітря. Однак з кожним см вглибину добові і сезонні коливання температур стають все менш і на глибині 1 – 1, 5 м практично не помітні.

Всі ці особливості характеризують ґрунт як досить стабільне середовище, особливо для рухомих організмів, які шляхом незначних переміщень забезпечують собі сприятливу екологічну обстановку.

Для дрібних ґрунтових тварин, які називають **мікрофауною** (найпростіші, коловертки, нематоди) ґрунт – це система мікроводойм, і вони, власно, є водними тваринами, що живуть в ґрунтових порах, які заповнені гравітаційною або капілярною водою. Багато з них живуть і у звичайних водоймах, але ґрунтові форми звичайно дрібніше за водні і здатні тривалий час знаходитися в інцистованому стані.

Для дихаючих повітрям більш великих тварин ґрунт є системою дрібних печер. Таких тварин називають **мезофауною** (кліщі, протури, двохвостки). Розміри їх – від десятих долів до 2 – 3 мм. Періоди затоплення водою представники мезофауни переживають в пухирцях повітря, яке затримується навколо тіла тварин завдяки їх покривам, що не змочуються.

Більш великі ґрунтові тварини з розмірами тіла від 2 до 20 мм (іноді до декількох см) називаються **макрофауною**. Це – личинки комах, багатоніжки, дощові черві тощо. Для них ґрунт – щільне середовище, яке оказує значний механічний опір при русі. Ці відносно великі форми пересуваються в ґрунті або розширюючи природні свердловини шляхом розсування ґрунтових часток, або риючи нові ходи.

Газообмін більшості видів цієї екологічної групи відбувається за допомогою спеціалізованих органів дихання, але доповнюється диханням через покриви. Можливе навіть виключно шкіряне дихання, наприклад, у дощових червів.

Мегафауна ґрунтів – це великі землерої, в основному з числа ссавців. Ряд видів проводить в ґрунті все життя (слепиши, слепушонки, кроти). Вони прокладають в ґрунті цілі системи ходів і нір. Зовнішній вигляд і анатомічні особливості цих тварин відбивають 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. Слепиши розривають землю різцями. До мегафауни ґрунту належать і великі олігохети, які живуть в тропіках і південній півкулі. Найбільший з них, австралійський *Megascolides australis* досягає в довжину 2,5 – 3 м.

Крім постійних мешканців ґрунту серед великих тварин можна виділити велику екологічну групу **мешканців нір** (ховрашки, байбаки, тушканчики, кролі, борсуки). Вони живляться на поверхні, але розмножуються, зимують, відпочивають і ховаються від небезпеки в ґрунті. Деякі інші тварини використовують їх нори, знаходячи в них сприятливий клімат і сховище від ворогів. Ці тварини мають риси будови, що характерні для наземних тварин, але у них є ряд пристосувань, які пов'язані з риючим способом життя (довгі кігті і сильні м'язи передніх кінцівок, вузька голова, невеликі вушні раковини).

За цілим рядом екологічних ознак ґрунт є середовищем, проміжним між водним і наземним. З водним середовищем ґрунт зближують його температурний режим, знижений вміст кисню в повітрі ґрунту, насиченість його водяними парами, присутність солей і органічних речовин в ґрунтових розчинах, можливість рухатись в трьох вимірах.

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

Живі організми як середовище існування.

Багато видів гетеротрофних організмів протягом всього життя або частини життєвого циклу живуть в інших живих істотах, тіла яких є для них середовищем, що суттєво відрізняється від зовнішнього. Використання одними живими організмами інших як середовища існування – дуже давнє і поширене в природі явище. Навіть прокаріотичні організми (бактерії, ціанеї) мають співмешканців. Практично не існує жодного виду багатоклітинних організмів, які не мають внутрішніх мешканців. Чим вища організація хазяїв, тим більш різноманітні умови вони створюють для своїх співмешканців. З іншого боку, здатність використовувати інші організми як середовище існування хоча й характерна для представників більшості великих таксономічних груп, але в цілому зменшується з ускладненням їх організації. Таким чином, паразитів більше всього серед мікроорганізмів і відносно примітивних багатоклітинних, а піддаються паразитизму частіше хребетні тварини і квіткові рослини.

Паразити живуть в специфічних умовах внутрішнього середовища хазяїна. Це, з одного боку, надає їм ряд переваг, а з іншого – ускладнює здійснення їх життєвого циклу в порівнянні із вільно існуючими видами.

Одна з головних переваг – добре налагоджене **постачання їжі** за рахунок вмісту клітин, соків і тканин тіла хазяїна або вмісту його кишечника. Рясна і легкодоступна їжа є умовою швидкого росту паразитів. Там, де дозволяє простір, паразити досягають дуже великих розмірів у порівнянні з вільноіснуючими родичами. Наприклад, чоловіча і свиняча аскарида – одні з найбільших серед нематод, а лентец широкий,

свинячий і бичачий ціп'як – гіганти серед плоских червів, досягаючи в довжину 8 – 12 м, тоді як найбільші вільноіснуючі види – тропічні турбеллярії не перевищують 60 см.

Практично не обмежені харчові ресурси є для паразитів також умовою високого потенціалу розмноження, який забезпечує їм вірогідність зараження інших хазяїв.

Другою важливою перевагою паразитів є їх **захищеність від безпосередньої дії факторів зовнішнього середовища**. Коливання умов довкілля впливають на паразитів і симбіонтів лише опосередковано, через організм хазяїв.

Таке захищене і забезпечене життя робить не потрібною складне диференціювання тіла, а тому багато внутрішніх паразитів і симбіонтів характеризуються **вторинним спрощенням будови**, аж до втрати цілих **систем органів**. Так, стьожкові черві, що всмоктують перетравлену хазяїном їжу через покриви, відрізняються відсутністю травної системи і редукцією нервової.

Вихід у зовнішнє середовище дуже небезпечний для паразитів, тому вони виробили різні **захисні пристосування** для тих стадій, що проходять поза організмом хазяїна (товсті багат шарові оболонки яєць гельмінтів, цисти кишкових амеб тощо).

Основні екологічні труднощі, з якими зіштовхуються внутрішні співмешканці живих організмів, – це **обмеженість життєвого простору** для тканинних і особливо внутрішньоклітинних мешканців, складності у **постачанні кисню**, труднощі у **розповсюдженні** від однієї особини хазяїв до іншої, а також **захисні реакції** організму хазяїна проти паразитів. Цей опір називають **активним імунітетом**. Здорові особини рослин і тварин часто мають дійсні захисні пристосування, що не дозволяють проникати в них патогенним організмам. Наприклад, стійкість хвойних дерев до нападу стовбурових шкідників (короїди, личинки вусачів тощо) забезпечуються передусім виділенням смоли, яка містить сполуки, отруйні для цих комах. У тварин захисною реакцією від сторонніх організмів є вироблення **гуморального імунітету** – утворення в крові хазяїна специфічних білкових речовин, антитіл, що придушують паразитів. Вироблення антитіл стимулюється токсинами паразита і часто уберігає від повторних заражень.

В ряді випадків організм хазяїна відповідає на вторгнення паразита розростанням оточуючих його тканин, утворенням своєрідної капсули, що ізолює паразита. Особливо наглядно це виражено в утворенні галів у рослин. Комахи, що їх викликають, виділяють спеціальні речовини, які стимулюють перетворення тканин або навіть цілих органів на гали з камерою всередині, в якій її мешканець захищений від ворогів, висихання і забезпечений їжею.

Обмеженість життєвого простору призводить до вироблення переважно анаеробного типу обміну. Необхідна для роботи клітин енергія вивільнюється не за рахунок дихання, а за рахунок різних видів бродіння.

Середовище існування паразита обмежено як у просторі, так і в часі (час життя хазяїна). Тому основні адаптації направлені на можливість поширення в цьому середовищі, передачі від одного хазяїна до іншого. Найголовніше пристосування до цього – підвищена здатність до розмноження, вироблення складних життєвих циклів, використання переносників і проміжних хазяїв.

Іноді паразити самі стають середовищем існування інших видів – виникає явище **гіперпаразитизму**. Двох- або навіть трьох- та чотирьохступеневий паразитизм – явище досить часте у природі. Наприклад, багатоядерні опаліни, що живуть в амфібіях, самі бувають іноді на 100% заражені амебами, які розмножуються всередині їх клітин. В

свою чергу амеби, що паразитують на опалінах, можуть бути заражені грибком з роду сферіта.

Велике коло паразитів мешкає не всередині, а на поверхні тіла хазяїна. Останній в цьому випадку виступає лише як частина зовнішнього середовища паразита, постачаючи йому їжу, надаючи сховище, трансформуючи мікроклімат. Зв'язок ектопаразита з хазяїном може бути постійною або тимчасовою для постійних або тривалий час пов'язаних з хазяїном ектопаразитів одним з основних життєво важливих завдань є утримання на тілі хазяїна. В зв'язку з цим ектопаразити звичайно характеризуються наявністю потужних органів прикріплення – присосок, гачків, кігтиків тощо, які незалежними шляхами розвиваються у самих різних за походженням видів.

Таким чином, паразити, як і вільно існуючі види, мають складну систему пристосувань до свого середовища існування. Їх будова і організація відбивають специфіку цього середовища. У представників різних груп, що ведуть паразитичний спосіб життя, часто розвиваються схожі типи пристосувань.

Лекція 4.

БІОЛОГІЧНІ РИТМИ. ЖИТТЄВІ ФОРМИ.

Однією з фундаментальних властивостей живої природи є циклічність більшості процесів, що в неї відбуваються. Все життя на Землі, від клітини до біосфери, підпорядковане певним ритмам. Природні ритми для будь-якого організму можна поділити на зовнішні (циклічні зміни в навколишньому середовищі) і внутрішні (пов'язані з його власною життєдіяльністю).

Основні **зовнішні ритми** мають геофізичну природу, тому що пов'язані з обертанням Землі навколо Сонця і Луни навколо Землі. Під впливом цього обертання багато екологічних факторів на нашій планеті, в особливості світловий режим, температура, тиск і вологість повітря, атмосферне електромагнітне поле, океанічні припливи і відпливи тощо закономірно змінюються. Крім того, на живу природу впливають і такі космічні ритми як періодичні зміни сонячній активності. Для Сонця характерний 11-річний та інші цикли. Зміни сонячної радіації суттєво впливають на клімат нашої планети. Крім циклічного впливу абіотичних факторів, зовнішніми ритмами для будь-якого організму є також закономірні зміни активності і поведінки інших живих істот.

Внутрішні цикли, або ритми – це передусім фізіологічні ритми організму. Жоден фізіологічний процес не відбувається безперервно. Ритмічність виявлена в процесах синтезу ДНК і РНК в клітинах, в зборці білків, в роботі ферментів, діяльності мітохондрій. Певному ритму підпорядковуються поділ клітин, скорочення м'язів, робота залоз внутрішньої секреції, биття серця, дихання, збуджуваність нервової системи, тобто робота всіх клітин, тканин і органів організму. При цьому кожна система має свій власний період. Змінити цей період дією факторів зовнішнього середовища можна лише у вузьких межах, а для деяких процесів зовсім неможливо. Таку ритміку називають ендогенною. Всі внутрішні ритми організму підпорядковані і інтегровані у цілісну систему і в кінцевому підсумку виступають як загальна періодичність поведінки організму. І для зовнішніх, і для внутрішніх ритмів настання чергової фази залежить передусім від часу. Тому час виступає як один з найважливіших екологічних факторів, на який повинні реагувати живі організми в ході пристосування до зовнішніх, циклічних змін природи.

Цілий ряд змін у життєдіяльності організмів співпадає за періодом із зовнішніми, геофізичними циклами. Це так звані **адаптивні біологічні ритми** – добові, припливно-відпливні, рівні місячному місяцю, річні. Завдяки ним найважливіші біологічні функції організму, такі як живлення, ріст, розмноження, співпадають з найбільш сприятливим для цього часом доби або року.

Адаптивні біологічні ритми виникли як пристосування фізіології живих істот до регулярних екологічних змін у зовнішньому середовищі. Цим вони відрізняються від чисто фізіологічних ритмів, які підтримують безперервну життєдіяльність організмів, дихання, кровообігу, поділу клітин тощо.

Добовий ритм знайдено у різноманітних організмів, від одноклітинних до людини. У людини знайдено понад 100 функцій, пов'язаних з добовою періодичністю: сон і пильнування, зміна температури тіла, ритму серцевих скорочень, глибини і частоти дихання, об'єм і хімічний склад сечі, потовиділення, м'язової і розумової працездатності тощо.

За зміною періодів сну і пильнування тварини поділяються на денних і нічних. Яскраво виражена денна активність, наприклад, у свійських курей, більшості горобиних птахів, ховрашків, мурах, бабок. Типово нічні тварини – їжаки, летючі миші, сови, кабани, більшість котячих, таргани тощо. Деякі види мають приблизно однакову активність як вдень, так і вночі, з чергуванням коротких періодів пильнування і покою. Такий ритм називають поліфазним (багато землерийок, цілий рід хижаків тощо).

У деяких тварин добові зміни стосуються переважно рухової активності і не супроводжуються істотними відхиленнями фізіологічних функцій (наприклад, у гризунів). Найбільш яскравими прикладами фізіологічних зсувів протягом доби дають летючі миші. Влітку в період денного спокою багато з них поводяться як пойкилотермні тварини. Температура їх тіла в цей час майже дорівнює температурі середовища; пульс, дихання, збудливість органів почуття різко знижені. Щоб злетіти, миша, яку потривожили, довго розігрівається за рахунок хімічної теплопродукції. Ввечері і вночі – це типово гомойотермні ссавці з високою температурою тіла, активними і точними рухами, швидкою реакцією на здобич і на ворогів.

У одних видів періоди активності строго пов'язані з певним часом доби, у інших можуть зсуватися в залежності від обстановки. Так, відкривання квіток крокусу залежить від температури, суцвіть кульбаби – від освітленості: в хмарну погоду кошики не відкриваються.

Відрізнити ендogenousні добові ритми від екзогенних (нав'язаних зовнішнім середовищем) можна в експерименті. У багатьох видів при повній постійності зовнішніх умов (температури, освітленості, вологості тощо) продовжують тривалий час зберігатися цикли, близькі за періодом до добових. У дрозодфіл, наприклад, такий ендogenousний ритм можна прослідити протягом десятків поколінь. Таким чином, добова циклічність життєдіяльності переходить у уроджені, генетичні властивості виду. Такі ендogenousні ритми одержали назву **циркадних** (від лат. *сігса* – навколо і *dies* – день, доба), тому що тривалість їх неоднакова у різних особин одного виду, злегка відрізняючись від середнього, 24-годинного періоду. Зовнішній добовий цикл регулює тривалість уроджених циркадних ритмів, узгоджуючи їх зі змінами середовища.

У людини циркадні ритми вивчалися в різноманітних ситуаціях: у печерах, герметичних камерах, підводних плаваннях тощо. З'ясувалось, що у відхиленнях від добового циклу у людини велику роль відіграють типологічні особливості нервової системи. Циркадні ритми можуть відрізнитись навіть у членів однієї родини.

Стереотип поведінки, що обумовлений циркадним ритмом, полегшує існування організмів при добових змінах середовища. Однак при розселенні тварин і рослин в географічні умови з іншою ритмікою дня і ночі занадто міцний стереотип може стати несприятливим. Так, наприклад, сірі пацюки відрізняються від чорних значно більшою пластичністю добового циклу. У чорних пацюків він майже не піддається перебудові, і вид має обмежений ареал, тоді як сірі пацюки поширились практично по всьому світу.

У більшості видів перебудова циркадного ритму можлива. Звичайно вона відбувається не відразу, а охоплює декілька циклів і супроводжується рядом порушень у фізіологічному стані організму. Наприклад, у людей, що здійснюють перельоти на значні відстані у широтному напрямку, відбувається десинхронізація їх фізіологічного ритму з місцевим астрономічним часом. Організм спочатку продовжує працювати по-старому, а потім починає перебудовуватись. При цьому відчувається підвищена втома,

нездужання, бажання спати вдень і пильнувати вночі. Адаптивний період продовжується від декількох діб до двох тижнів.

Десинхронізація ритмів являє важливу медичну проблему в організації нічної і змінної роботи людей ряду професій, в космічних польотах, підводних плаваннях, роботах під землею тощо.

Циркадні і добові ритми покладені до основи здатності організму відчувати час. Цю здатність живих організмів називають "біологічними годинниками".

Ряду високоорганізованих тварин властива складна уроджена здатність використовувати орієнтацію в часі для орієнтації у просторі. Птахи при тривалих перельотах також постійно коректують напрямок по відношенню до Сонця або поляризованому світлу неба, враховуючи час доби. "Біологічні годинники" живих організмів орієнтують їх не тільки в добовому циклі, але й у більш складних геофізичних циклах змін природи.

Припливно-відпливні ритми. Види, що мешкають на літоралі, живуть в умовах дуже складної періодичності зовнішнього середовища. На 24-годинний цикл коливання освітлення та інших факторів накладається ще чергування припливів і відпливів. Протягом місячної доби (24 години 50 хвилин) спостерігається 2 припливи і два відпливи, фази яких зміщуються щоденно приблизно на 50 хвилин. Сила припливів, крім того, закономірно змінюється протягом синодичного, або місячного місяцю (29,5 сонячних діб). Двічі на місяць вони досягають максимальної величини (так звані сизигійні припливи).

Такої складній ритміці підпорядковане життя організмів, що живуть у прибережній зоні. Устриці під час відпливу щільно стискають стулки і зупиняють живлення. Періодичність відкривання і закривання раковини зберігається у них тривалий час і в акваріумах. Вона поступово змінюється, якщо перемістити акваріум в інший географічний район, і нарешті встановлюється у відповідності з новим розкладом припливів і відпливів, хоча молюски безпосередньо не відчувають їх дії. Досліди дозволяють припускати, що перебудова викликається сприйняттям устрицями тих змін стану атмосфери, які супроводжують припливно-відпливні явища.

Періодичність, що дорівнює місячному місяцю, у якості ендогенного ритму виявлена у ряду морських і наземних організмів. Вона проявляється у приуроченості до певних фаз Луни нересту багатощетинкових червів палоло, розмноження японських морських лілій, роїння ряду комарів-хірономід і подьонок. У деяких тварин виявлена періодичність, яка дорівнює місячному місяцю, у реакції на світло, на слабкі магнітні поля, у швидкості орієнтації. У людини припускається відпочатковий зв'язок менструальних циклів з синодичним місяцем, відмічена також схильність до кровотечі у оперованих хворих тощо. Пристосувальне значення більшості ендогенних місячних ритмів поки не з'ясовано.

Річні ритми – одні з найбільш універсальних у живій природі. Закономірні зміни фізичних умов протягом року викликали в еволюції видів багато найрізноманітніших адаптацій до цієї періодичності. Найбільш важливі з них пов'язані з розмноженням, ростом, міграціями і переживанням несприятливих періодів року. У видів з коротким життєвим циклом річний ритм закономірно проявляється в ряді поколінь.

Сезонні зміни є глибокими зсувами у фізіології і поведінці організмів, які торкаються їх морфології і особливостей життєвого циклу. Пристосувальний характер цих змін очевидний: завдяки ним такий відповідальний момент в житті виду, як поява

потомства, оказується приуроченим до найбільш сприятливої пори року, а переживання критичних періодів відбувається у найбільш стійкому стані.

Чим різкіші сезонні зміни зовнішнього середовища, тим сильніше виражена річна періодичність життєдіяльності організмів. Осінній листопад, сплячка, запасання жирів, сезонні линьки, міграції тощо розвинені переважно в зонах помірного і холодного клімату, тоді як у мешканців тропіків сезонна періодичність в життєвих циклах виражена менш різко.

Річні ритми у багатьох видів ендогенні. Такі ритми називають **цирканними** (annus – рік). Особливо це стосується циклів розмноження. Так, тварини південної півкулі, які живуть в зоопарках північного, розмножуються частіше взимку або восени, що відповідає літу і весні на їх батьківщині. Австралійські страуси в заповіднику Асканія-Нова відкладають яйця взимку прямо на сніг. Собака динго приносить цуценят в грудні, коли в Австралії кінець весни. Із стійкістю термінів розмноження в річному циклі приходиться рахуватися при інтродукції і акліматизації видів.

Зараз інтенсивно вивчається реакція організмів на слабкі геоелектромагнітні поля, а також атмосферні припливи і відпливи, які закономірно змінюються в циклах обертання Землі. Показано, що інтенсивність ряду біологічних процесів корелює з коливаннями цих тонких показників стану атмосфери протягом року, як, наприклад, рухова активність комах, швидкість поглинання кисню бульбами картоплі тощо.

Таким чином, настання чергового етапу річного циклу у живих організмів відбувається частково в результаті ендогенної ритміки, а частково викликається коливаннями зовнішніх факторів. Цікаво те, що річна періодичність залежить не від безпосередньо діючих на організм потужних екологічних факторів – температури, вологості тощо, які піддаються сильній погодній мінливості, а від другорядних для життєдіяльності властивостей середовища, що дуже закономірно змінюються протягом року. Пристосувальний смисл цього явища в тому, що короточасні зміни погодних умов, їх можливі значні відхилення від норми не змінюють біологічного ритму організмів, який залишається синхронізованим із загальним ходом змін в природі протягом року.

Одним з факторів, що найбільш точно і регулярно змінюються, є довжина світлового дня, ритм чергування темного і світлого періодів доби. Саме цей фактор є для більшості організмів орієнтиром в порі року.

Фотоперіодизм.

Реакції організмів на сезонні зміни довжини дня називається **фотоперіодизмом**. Його прояв залежить не від інтенсивності освітлення, а від ритму чергування темного і світлого періодів доби.

Фотоперіодична реакція живих організмів має велике пристосувальне значення, тому що при підготовці до переживання несприятливих умов, або навпаки, до найбільш інтенсивної життєдіяльності, потрібний досить значний час. Здатність реагувати на зміну довжини дня забезпечує завчасну фізіологічну перебудову і відповідність циклу до сезонних змін умов. Ритм дня і ночі виступає як сигнал майбутніх змін кліматичних факторів, що мають сильний безпосередній вплив на живий організм (температура, вологість тощо). На відміну від інших екологічних факторів ритм освітленості впливає лише на ті особливості морфології, фізіології і поведінки організмів, які є сезонними пристосуваннями в їх життєвому циклі, образно висловлюючись, фотоперіодизм – це реакція організму на майбутність.

Хоча фотоперіодизм є у всіх великих систематичних групах, він властивий далеко не всім видам. Існує багато видів з нейтральною фотоперіодичною реакцією, у яких фізіологічні перебудови в циклі розвитку не залежать від довжини дня. У таких видів або розвинені інші способи регуляції життєвого циклу (наприклад, озимість у рослин), або вони не потребують точного його регулювання. Наприклад, там, де відсутні різко виражені сезонні зміни, більшість видів не має фотоперіодизму. Цвітіння, плодоношення і відмирання листків у багатьох тропічних дерев розтягнуте в часі, і на дереві одночасно зустрічаються і квітки, і плоди. В помірному кліматі види, що встигають швидко завершити життєвий цикл і практично не існують в активному стані у несприятливих сезонах року, також не проявляють фотоперіодичних реакцій, наприклад, багато ефемерних рослин.

Розрізняють два типи фотоперіодичної реакції: **короткоденна** і **довгоденна**. Відомо, що довжина світлового дня, крім пори року, залежить від географічного положення місцевості. Короткоденні види живуть і зростають в основному у низьких широтах, а довгоденні – в помірних і високих. У видів з великими ареалами північні особини можуть відрізнитись за типом фотоперіодизму від південних. Таким чином, тип фотоперіодизму – це екологічна, а не систематична особливість виду.

У довгоденних рослин і тварин весняний і ранньолітній день, що збільшується, стимулює ростові процеси і підготовку до розмноження. День другої половини літа і осені, що скорочується, викликає гальмування росту і підготовку до зими. Так, морозостійкість конюшини і люцерни набагато вища при вирощуванні рослин на короткому дні, ніж на довгому. У дерев, що зростають в містах поблизу від вуличних ліхтарів, осінній день оказується подовженим, в результаті у них затримується листопад і вони частіше піддаються обморожуванню.

Як показали дослідження, короткоденні рослини особливо чутливі до фотоперіоду, тому що довжина світлового дня на їх батьківщині змінюється протягом року мало, а сезонні кліматичні зміни можуть бути дуже значними. Тропічні види фотоперіодична реакція готує до сухого і дощового сезонів. Деякі сорти рису на Цейлоні, де загальна річна зміна довжини дня складає не більше години, вловлюють навіть мізерну різницю в світловому ритмі, що визначає час їх цвітіння.

Фотоперіодизм у комах може бути не тільки прямим, але й опосередкованим. Наприклад, у капустяної кореневої мухи зимова діпауза виникає через вплив якості їжі, яка змінюється в залежності від фізіологічного стану рослини.

Довжина світлого періоду доби, що забезпечує перехід до чергової фази розвитку, називається **критичною довжиною дня** для даної фази. З підвищенням географічної широти критична довжина дня зростає. Критична довжина дня часто є перешкодою для широтного пересування рослин і тварин, для їх інтродукції.

Для практичних цілей довжину світлового дня змінюють при вирощуванні культур в закритому ґрунті, керуючи тривалістю освітлення, збільшують яйценосність курей, регулюють розмноження хутрових звірів.

Вивченням закономірностей сезонного розвитку природи займається особлива прикладна галузь екології – **фенологія** (дослівний переклад з грецької – наука про явища).

Згідно біокліматичному закону Хопкінса, який він вивів для умов Північної Америки, терміни настання різних сезонних явищ (фенодат) розрізняються в середньому на

4 дня на кожен градус широти, на 5 градусів довготи і на 120 м висоти над рівнем моря, тобто чим північніше, східніше і вище місцевість, тим пізніше настає весна і раніше – осінь. На території Європи терміни настання фенодат змінюються на кожен градус широти не на 4, а на 3 дня. З'єднуючи на карті точки з однаковими фенодатами, одержують ізолінії, що відбивають фронт просування весни і настання чергових сезонних явищ. Це має велике значення для багатьох господарських заходів, наприклад, сільськогосподарських робіт.

Життєві форми.

Серед пристосувань тварин і рослин до середовища важливу роль відіграють морфологічні адаптації, тобто такі особливості зовнішньої будови, які сприяють виживанню і успішній життєдіяльності організмів в звичайних для них умовах. Ще Ч.Дарвін звернув увагу на те, що результатом природного добору є вироблення у неспоріднених форм зовнішньої схожості, якщо ці види ведуть схожій спосіб життя в близьких умовах середовища. Цей процес називають **конвергенцією**. Конвергенція ознак у різних форм найбільшою мірою стосується тих органів, які знаходяться в безпосередньому зв'язку із зовнішнім середовищем. Внутрішні риси будови організмів, їх загальний план будови залишаються при цьому незмінними, відбиваючи спорідненість і походження видів.

Чим більш жорсткі фізичні умови середовища, тим обмеженіші шляхи пристосування до нього. Однакові принципи освоєння середовища призводять до вироблення схожих морфологічних адаптацій у різних видів, які навіть сильно розрізняються за планом будови.

На форму тіла, що швидко рухається у рідині, накладають жорсткі обмеження закони фізики. Для рідини з такою в'язкістю і щільністю як вода, лобовий опір для тіл однакового об'єму мінімальний, якщо відношення довжини до найбільшого діаметру дорівнює приблизно 4,5. Гарні плавці серед тварин мають саме такі пропорції, хоча досягають цього різними шляхами. Кальмари при плаванні так складають щупальця, що тіло стає торпедоподібним, їх швидкість досягає 41 км/год. У риб велике значення має форма хвостового плавця. Дельфін-білобочка може плисти зі швидкістю 44 км/год, тоді як тюлені, пропорції яких не настільки оптимальні, – не більше 20 км/год. Обтічність тіла, таким чином, необхідний шлях пристосування до швидкого пересування у воді.

Серед найрізноманітніших в систематичному відношенні планктонних організмів є лише три способи пристосування до паріння у воді: 1) зменшення об'єму тіла; 2) утворення різноманітних виростів; 3) збільшення вмісту в тілі жирів і газоподібних продуктів. У всіх випадках досягається один ефект: зменшення відношення маси тіла до його площі, що забезпечує врівноваження сил тяжіння і тертя о воду.

Морфологічний тип пристосування тварини або рослини до основних факторів місцезростання і певному способу життя називають **життєвою формою організму**.

Життєві форми рослин.

Велику видову різноманітність рослин можна представити досить обмеженою кількістю еколого-біологічних типів, або життєвих форм. Деревя, мезофільні чагарники, чагарники пустель, трави – все це приклади життєвих форм. Кількість систем життєвих форм дуже велика, запропоновані системи з будь-яким ступенем детальності і діапазоном охоплення різноманіття рослин. одну з найбільш популярних навіть у наш

час систем запропонував ще на початку ХХ століття датський ботанік К.Раункієр. До основи своєї системи він поклав розміщення бруньок відновлення (у багаторічників) або насіння (у однорічників). Раункієр виділяє такі життєві форми:

1) **фанерофіти** – рослини, бруньки відновлення яких знаходяться вище рівня снігового покриву. Це дерева, високі кущі, ліани. Зрозуміло, що зимувати на такий висоті бруньки можуть тільки в умовах порівняно м'якого клімату, або у більш жорсткому кліматі, але в цьому випадку рослини повинні бути дуже холодостійкими;

2) **хамефіти** – рослини з бруньками відновлення, які розташовані в приземному шарі приблизно в 25 см. Як правило, це чагарнички і напівчагарнички. Ця життєва форма характерна і для холодних територій, і для сухих і жарких районів землі;

3) **гемікриптофіти** – багаторічні трави, їх бруньки відновлення знаходяться на рівні ґрунту. У помірних широтах вони завжди вкриваються снігом і тому добре захищені від зимових холодів;

4) **геофіти** – багаторічні трави з бруньками відновлення в землі (кореневищні, цибулинні). Це рослини з найбільш надійним захистом від сурового клімату – як холодного, так і жаркого;

5) **терофіти** – однорічники, що переживають несприятливі умови у вигляді насіння.

Досить характерним є те, що різні клімати створюють угруповання з різними спектрами життєвих форм і з різним габітусом (зовнішнім виглядом), тобто з різною переважаючою життєвою формою. Р.Уіттекер зробив аналіз спектрів життєвих форм світу і окремих, найбільш характерних типів рослинності, з якого видно, що для тропічних лісів характерне "поголовне" переважання фанерофітів (96%) – дерев, ліан, епіфітів. В лісах помірної зони фанерофітів уже менш (від 10 до 54%), і вони повністю зникають в пустелях і в тундрах. В пустелях переважають терофіти (73%), хоча є і хамефіти, і гемікриптофіти, і геофіти. В степах переважають гемікриптофіти (63%) і т.ін.

В архітектоніці життєвих форм рослин вирішальне значення мають вегетативні органи. Таким чином, життєва форма – категорія морфологічна. Згідно визначенню І.Г.Серебрякова, життєва форма – це своєрідний загальний вигляд (габітус) певної групи рослин, який склався в їх онтогенезі в результаті росту і розвитку в певних умовах середовища. Цей габітус історично виникає в даних ґрунтово-кліматичних умовах як вираження пристосованості рослин до цих умов. Життєві форми виникають під дією як сприятливих, так і несприятливих умов середовища.

Схожі форми виникали конвергентно в різних систематичних групах. Наприклад, в умовах посушливого клімату пустель виникла одна й та сама життєва форма стеблових сукулентів у кактусів і у молочаїв. В той же час у одного виду можуть бути різні життєві форми в різних кліматичних або екологічних умовах. Багато деревних форм на межах ареалу утворюють чагарникові або сланкі форми, наприклад, ялина європейська на Крайньої Півночі, лимонник китайський в лісах Далекого Сходу в різних екологічних умовах зростає і як ліана, і як кущ.

Найбільш розробленою сучасною класифікацією життєвих форм покритонасінних і хвойних рослин на основі еколого-морфологічних ознак є **класифікація І.Г.Серебрякова**. В ній використана велика сукупність ознак у взаємопідпорядкованій системі і прийняті наступні одиниці класифікації: відділи, типи, класи, групи, секції

життєвих форм і власно життєві форми. Власно життєва форма є аналогом виду в систематиці і основною одиницею екологічної системи рослин.

Виділення відділів засновано на структурі надземних осей (деревні, напівдеревні і трав'янисті рослини), типів – на відносній тривалості життя надземних осей (у відділі деревних) або на тривалості життя рослини в цілому (у відділі наземних трав'янистих рослин).

Класи в межах типів виділяють за особливостями структури пагонів (наприклад, рослини з прямостоячими, сланкими, виткими пагонами тощо). Більш дрібні таксономічні одиниці – за більш частковими екологічними ознаками.

Відділ А. Деревні рослини.

Тип Дерева

Тип Чагарники

Тип Чагарнички

Відділ Б. Напівдеревні рослини

Тип Напівчагарники і напівчагарнички

Відділ В. Наземні трави

Тип Полікарпічні трави

Тип Монокарпічні трави

Відділ Г. Водні трави

Тип Земноводні трави

Тип Плаваючі і підводні трави

Життєві форми тварин.

Класифікації життєвих форм тварин, як і рослин, досить різноманітні в залежності від принципів, що покладені до основ класифікації.

За характером пересування ссавців в різних середовищах А.Н.Формозов виділив наступні адаптивні типи: 1) наземні форми; 2) підземні (землерії); 3) повітряні; 4) водні; 5) деревні. Між типами є переходи.

Життєві форми чітко виділяються в межах будь-якої великої таксономічної групи тварин, що характеризується екологічним різноманіттям видів.

У зовнішньому вигляді птахів найбільшою мірою проявляється приуроченість їх до певних типів біотопів і характер пересування при здобичі їжі. В зв'язку з цим розрізняють птахів: 1) деревної рослинності; 2) відкритих просторів суші; 3) боліт і обмілин; 4) водних просторів. В кожній з вказаних груп виділяють специфічні форми: а) птахи, що здобувають їжу за допомогою лазіння (голуби, багато папуг, зозулі тощо); б) ті, що здобувають їжу в польоті (в лісах – сови, на відкритих просторах – стрижи, над водою – буревісники тощо); в) ті, що живляться при пересуванні по землі (більшість куриних, ківі – в лісах, на відкритих просторах – страуси, на болотах – журавлині); г) ті, що здобувають їжу за допомогою плавання і пірнання (пінгвіни, гагари, гусячі).

Схожі життєві форми зустрічаються у схожих умовах життя в різних зоогеографічних областях і на різних материках (наприклад, тушканчики Євразії, кенгурові криси Австралії, пригунчики Африки). Життєва форма наочно свідчить про спосіб життя виду.

Лекція 5.

БІОТИЧНІ ВЗАЄМОВІДНОСИНИ.

Кожен живий організм живе в оточенні багатьох інших, вступає з ними в найрізноманітніші відносини, як з позитивними, так і з негативними для себе наслідками. Всю суму впливів, які здійснюють живі організми один на одного, об'єднують назвою **біотичні фактори середовища**.

Безпосереднє живе оточення організму складає його **біотичне середовище**. Представники кожного виду здатні існувати лише в такому біотичному оточенні, де зв'язки з іншими організмами забезпечують їм нормальні умови життя. Різноманітні живі організми зустрічаються на Землі не у будь-якому сполученні, а утворюють певні угруповання, до яких входять види, пристосовані до сумісного співжиття.

В зальному вигляді відношення між живими організмами можна поділити на два основних типи:

- 1) **гомотипічні реакції**, або взаємодія між особинами одного й того ж виду;
- 2) **гетеротипічні реакції**, або взаємовідношення між особинами різних видів.

Серед великого різноманіття взаємозв'язків особин різних видів можна виділити певні типи відношень, що мають багато спільного у організмів різних систематичних груп.

Відношення типу хижак – жертва, паразит – хазяїн.

Такі відношення являють собою прямі зв'язки живлення, які для одного з партнерів мають позитивні, а для другого – негативні наслідки. По суті, до цього типу екологічних взаємовідносин можна віднести всі варіанти трофічних зв'язків. Хоча корову, що пасеться на лузі, і дятла, який дістає з під кори личинок, звичайно не називають хижаками, той тип відносин, в який вони вступають з організмами, що є для них їжею, має багато спільного з відносинами хижака і його жертви. Взаємозв'язки живлення – основні в угрупованнях. Будь-який гетеротрофний організм може існувати лише за рахунок автотрофних або інших гетеротрофних організмів.

Хижакими звичайно називають тварин, що живляться іншими тваринами, яких вони ловлять і вбивають. Для хижаків характерна спеціальна мисливська поведінка.

Якщо розміри жертви набагато менше розмірів тварин, що ними живляться, то кількість об'єктів живлення висока і самі вони легкодоступні – в цьому випадку діяльність виду перетворюється на пошук і просте збирання здобичі. Таке "збирання" характерно для багатьох комахоїдних птахів – зяблики, синиці, тощо.

Таким чином, незважаючи на екологічну специфічність різних способів живлення, вони пов'язані між собою різноманітними переходами, а іноді зустрічають разом у одного виду. Такі ж переходи можна зустріти в природі і між типовим хижацтвом і паразитизмом.

Паразитизм – це така форма трофічних зв'язків між видами, при якій організм-споживач використовує живого хазяїна не тільки як джерело їжі, але й як місце постійного або тимчасового проживання. Типово паразитичний характер мають зв'язки комах-шкідників з рослинами. паразити звичайно набагато менші за розмірами свого хазяїна.

Часто в екології використовують поняття паразитичного комплексу. **Паразитичним комплексом** називають систему, яка складається з одного виду (хазяїна) і всіх

тих видів, які поводять себе по відношенню до нього як паразити. Фактично паразитизм – явище настільки поширене, що єдині живі істоти, які не піддаються нападів паразитів, – це ті паразити, які є останньою ланкою ланцюга живлення.

У взаємовідносинах хижак – жертва, паразит – хазяїн найбільш яскраво проявляється еволюційна і екологічна роль трофічних зв'язків організмів. Хижацтво, що пов'язане з активним пошуком і енергійними способами оволодіння здобиччю, яка убігає і чинить опір, призводить до вироблення різноманітних екологічних адаптацій як у жертв, так і у хижаків. При активному способі захисту від ворогів природний добір сприяє розвитку у жертв органів почуття, швидкості реакції, швидкості бігу, інстинктів обманної поведінки, що супроводжується розвитком нервової системи і веде до прогресивної еволюції групи.

При пасивному способі захисту розвивається захисне забарвлення, тверді панцири, шипи, голки, інстинкти затаювання, використання недоступних хижакам сховищ тощо. Деякі з цих способів характерні не тільки для малорухомих або сидячих видів, але частково і для тварин, що активно рятуються від ворогів.

Захисні адаптації у потенційних жертв досить різноманітні, іноді дуже складні і несподівані. Наприклад, каракатиця, рятуючись від хижака, що її переслідує, спорожняє свій чорнильний мішок. Обманутий темним контуром, хижак хапає чорнильну рідину, наркотизуюча дія якої на деякий час взагалі позбавляє його можливості орієнтуватися в навколишньому середовищі.

В свою чергу, труднощі знаходження і піймання жертв сприяють у хижаків добору на кращій розвиток органів почуття, на більш швидку реакцію на здобич, витривалість при переслідуванні тощо. Таким чином, екологічні зв'язки хижаків і жертв спрямовують хід еволюції сполучених видів.

За спектром живлення хижаки і паразити можуть бути **монофагами** – живитись представниками тільки одного виду; **олігофагами** – живитись за рахунок декількох, часто близьких видів; **поліфагами** – нападати на велику кількість видів. При цьому паразитизм, на відміну від хижацтва, характеризується більш вузькою спеціалізацією видів, що пояснюється тим, що хазяїн забезпечує паразиту не лише їжу, але і мікроклімат, захист тощо. Тому, чим краща пристосованість паразита до особливостей організму хазяїна, тим більш успішним є його розмноження.

Тісний зв'язок паразита з хазяїном має наслідком добір двоякого роду. Серед паразитів одержують перевагу ті, які здатні більш повно і тривало використовувати хазяїна, не призводячи до його ранньої загибелі і забезпечуючи собі найкраще існування. В свою чергу, добір на опір організму хазяїна також призводить до того, що шкода від присутності в ньому паразита стає все менш відчутною. В ході еволюції відпочатково негативні відносини хазяїна і паразита можуть перейти в нейтральні або навіть у позитивні. Прикладом такої пом'якшеної історичним ходом розвитку системи паразит – хазяїн можуть служити трипаносоми в крові африканських антилоп, які не завдають відчутної шкоди цим тваринам. В той же час, у людини після передачі йому трипаносом переносником – мухою цеце – розвивається смертельна "сонна хвороба". Доведено, що помірне об'їдання листків комахами стимулює ростові процеси, внаслідок чого рослини більш повно розвивають фотосинтетичний апарат, і таким чином деякий ступінь "шкоди" від комах фітофагів навіть корисний для рослин.

Катастрофічна шкода від паразитів виражена переважно лише в тих зв'язках, які ще не стабілізовані тривалим ходом природного добору. Тому випадково завезені шкідники уражають культурні (і дикорослі) рослини або тварин набагато сильніше, ніж місцеві.

Серед різноманітних форм паразитичних відносин є й такі, при яких загибель хазяїна – обов'язковий наслідок перебування в ньому паразита. Цей тип зв'язків особливо поширений у комах, що відкладають свої яйця у яйця або личинки інших комах. Такі комахи називаються **паразитоїдами**.

Паразитизм, таким чином, пов'язаний різноманітними переходами з іншими типами взаємовідносин.

Основна екологічна роль хижацтва, паразитизму та інших варіантів трофічних зв'язків в угрупованнях заключається в тому, що послідовно живлячись один одним, живі організми створюють умови для кругообігу речовин, без якого неможливе життя. Друга, не менш важлива роль цих відносин – взаємна регуляція численності видів.

Коменсалізм.

Коменсалізм – це така форма взаємовідносин між двома видами, коли діяльність одного з них доставляє їжу або сховище іншому (коменсалу). Іншими словами, коменсалізм – одностороннє використання одного виду іншим, без завдання йому шкоди. Коменсалізм, що ґрунтується на споживанні залишків їжі хазяїв, називають нахлібництвом. Такими є, наприклад, взаємовідносини левів і гієн. Коменсалами великих акул є риби-причіпки тощо.

Як сховища види коменсали використовують або будівлі, або тіла інших видів. Риби *Fieraster* ховаються у водяних легенях голотурій, молодь інших риб – під зонтиками медуз. Коменсалізмом є поселення рослин-епіфітів на корі дерев.

Відношення типу коменсалізму дуже важливі в природі, сприяючи більш тісному співжиттю видів, більш повному освоєнню середовища і використанню ресурсів живлення.

Аменсалізм.

При **аменсалізмі** для одного з двох взаємодіючих видів наслідки сумісного проживання негативні, тоді як другий не має ні шкоди, ні користі. Така форма взаємовідносин частіше зустрічається у рослин. Наприклад, світлолюбні трав'янисті види, які зростають під ялиною, почувають себе пригніченими в результаті сильного затінення її кроною, тоді як для ялини це сусідство є байдужим.

Взаємовідносини цього типу також призводять до регуляції численності організмів, впливають на розподіл і взаємний добір видів.

Мутуалізм.

В природі дуже поширеними є взаємовідносини, що називаються **мутуалізмом**. Мутуалістичні зв'язки можуть виникати на основі попереднього паразитизму або коменсалізму. Ступінь розвитку взаємовигідного співжиття може бути дуже різноманітною – від тимчасових, необов'язкових контактів до такого стану, коли присутність партнера стає обов'язковою умовою життя кожного з них. Такі невід'ємні корисні зв'язки двох видів називають **мутуалістичним симбіозом**. Класичним прикладом таких відносин є лишайники, які складаються з гриба і водорості. Всього в природі нараховують понад 20 000 видів лишайників, що свідчить про успішність такого способу існування.

Типовим прикладом мутуалістичного симбіозу у тварин є відносини термітів і їх кишкових співмешканців – джгутикових ряду *Hypermastigina*. Ці найпростіші виробляють фермент β-глюкозидазу, яка перетворює целюлозу на цукор. Терміти не мають власних кишкових ферментів для перетравлювання целюлози і без симбіонтів гинуть від голоду. Молоді терміти, що з'являються з яєць, облизують анальні отвори дорослих, заражаючи себе джгутиконосцями. Джгутикові, в свою чергу, одержують від термітів сприятливий мікроклімат, захист, їжу і умови для розмноження.

Іншими прикладами симбіозу можуть бути взаємовідношення коренів вищих рослин з грибами (мікориза), рослин з соковитими плодами і птахів, що цими плодами живляться тощо.

Чим більш різноманітніші і міцніші зв'язки між видами, що проживають разом, тим стійкіше їх співжиття. Тому угруповання, які мають тривалу історію розвитку, міцніше тих, що виникають після різких порушень природної обстановки чи створюються штучно (поля, сади, городи, акваріуми тощо).

Конкуренція.

Конкуренцією називають взаємовідношення, що виникають між видами зі схожими екологічними вимогами. Коли такі види живуть сумісно, кожен з них знаходиться у не вигідному становищі, тому що присутність іншого зменшує можливості оволодіння ресурсами живлення, сховищами і іншими засобами до існування. Конкуренція – єдина форма екологічних відношень, яка негативно відбивається на обох взаємодіючих партнерах.

Форми конкурентних взаємодій можуть бути різними: від прямої фізичної боротьби до відносно мирного сумісного існування. Але, якщо два види з однаковими екологічними потребами okazуються в одному угрупованні, рано чи пізно один конкурент витісняє іншого. Це одне з найбільш загальних екологічних правил, яке називається "**законом конкурентного виключення**" і було сформульовано російським мікробіологом і екологом Георгієм Францевичем Гаузе.

Переможцем в конкурентній боротьбі оказується, як правило, той вид, який в даній екологічній обстановці має хоча б невеликі переваги над іншим, тобто більш пристосований до умов середовища. Приклад – дослід Парка з лабораторними культурами борошняних хрущаків двох видів (*Tribolium confusum* і *T. castaneum*), один з яких краще розмножується при високій температурі і вологості (*T. castaneum*), а інший – навпаки.

У рослин пригнічення конкурентів відбувається внаслідок перехоплення мінеральних речовин і ґрунтової вологи кореневою системою і сонячного світла – фотосинтезуючим апаратом, а також в результаті виділення токсичних речовин. Хімічна взаємодія рослин через продукти їх обміну речовин називають алелопатією. Наприклад, рогіз в водоймах, що заростають, алелопатично активний по відношенню до інших водних рослин, що дозволяє йому, уникаючи конкурентів, зростати практично в чистих заростях.

У тварин можуть траплятись випадки прямого нападу одного виду на інший в конкурентній боротьбі. Наприклад, личинки яйцеїдів *Diachasoma* і *Opius*, що опинились в одному яйці хазяїна, вступають в схватку і вбивають суперника перед тим, як приступити до живлення.

В результаті конкурентного виключення в біоценозі уживаються сумісно лише ті види, які змогли розійтися в своїх екологічних вимогах, тобто зайняти різні екологічні ніші. Під **екологічною нішею** розуміють сукупність потребностей особини або виду (популяції) в ресурсах і просторі. У тварин процес диференціації екологічних ніш досить наглядний: вони розрізняються за типом їжі, місцем проживання тощо. Більшість же рослин має однаковий тип їжі – мінеральний ґрунтовий розчин, сонячна енергія і CO₂. Але диференціація ніш існує і у рослин. Проявами її є, наприклад, фільтрація світла, ярусність (надземна і підземна), неодноразова вегетація і зацвітання рослин, різні запилювачі тощо.

Формування угруповання зводиться в загальному плані до процесу диференціації екологічних ніш. Якщо два види займають одну нішу, то, згідно закону Гаузе, можна припустити, що вони повинні або розійтись за екологічною спеціалізацією, що дає змогу існувати в одному біотопі, або один з них гине. Цей процес Р.Уіттекер називає "упаковкою" екологічних ніш.

В сучасній екології розрізняють два варіанта ніш – **фундаментальні** (потенційні) і **реалізовані**. Перша – це сукупність необхідних для виду умов середовища при відсутності найменшого тиску з боку інших видів. Вона відповідає максимальній можливості експансії виду. Друга – це частина фундаментальної ніші, яку фактично займає вид в певному біотопі.

Прикладом різниці між фундаментальною і реалізованою нішею може служити такий дослід. Якщо на ділянку природних луків вносити мінеральні добрива, видовий склад рослин зменшується, зокрема зникають такі рослини, як трясучка, пахуча трава тощо. В той же час, якщо ці види висіяти в чистому вигляді, вони позитивно реагують на внесення добрив. В чому справа? З'ясувалось, що фундаментальна ніша пахучої трави або трясучки включає в себе і область багатих ґрунтів, і область бідних, а реалізована – тільки бідних, де вони можуть краще проявити свою перевагу по утилізації ресурсів при їх дефіциті в ґрунті. Коли вносять добрива, види-аскети програють лучним травам багатих ґрунтів, різко скорочують свою участь в угрупованнях, а потім зникають.

Найбільш жорстока конкуренція з непередбаченими наслідками виникає тоді, коли ми вводимо в угруповання нових тварин або рослини, не враховуючи відносин, що вже склались. І навпаки, якщо інтродукований вид не зустрічає конкурентів, він приживається легко і успішно. Таким є приклад акліматизації ондатри в Європі і в Сибіру, де практично не було гризунів зі схожим способом життя.

Нейтралізм.

Нейтралізм – це така форма біотичних відношень, при якій співжиття 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, проживаючи в одному лісі, практично не контактують один з одним. Однак, пригнічення лісу тривалою посухою або знищенням листків при масовому розмноженні шкідників, відбивається на кожному з цих видів, хоча і неоднаковою мірою. Відносини типу нейтралізму особливо розвинені в насичених видами угрупованнях, що включають різних за екологією членів.

Всі перераховані типи біотичних зв'язків, які виділяють за критеріями користі або шкоди взаємних контактів для окремих партнерів, характерні не лише для міжвидових, але й для внутрішньовидових відношень. Однак прояви їх всередині виду

або розвинені іншою мірою, ніж між різними видами, або мають певну специфіку. Так, наприклад, відношення типу паразит – хазяїн і хижак – жертва у представників одного виду також зустрічаються, але досить рідко. Канібалізм, тобто поїдання собі подібних, найбільш розвинений у хижих риб – щук, окуней, тріски тощо. В умовах загостреної конкуренції за їжу або воду канібалізм проявляється іноді і у нехижких тварин. Наприклад, личинки хруща, які знаходяться в сухому ґрунті, можуть поїдати одна одну. Паразитування на собі подібних трапляється ще рідше і характеризує в основному відносини статей. Самки глибоководної риби-видильника носять на собі більш дрібних самців, які прирастають ротом до їх тіла і живляться як паразити. Такий внутрішньовидовий паразитизм має пристосувальне значення: наявність "кишенькових" самців знімає необхідність витрат енергії на зустріч статей і, при незначних розмірах самця, знижує конкуренцію за їжу в умовах загальної нестачі корму на великих глибинах.

Мутуалістичні і конкурентні відношення є основною сутністю внутрішньовидових зв'язків. Вивчення ролі цих взаємовідносин в межах виду, різноманіття і специфіка їх форм є предметом спеціального розділу синекології – екології популяцій.

ПОПУЛЯЦІЇ. ОСНОВНІ ПОПУЛЯЦІЙНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ. ПОПУЛЯЦІЙНІ СТРУКТУРИ. ДИНАМІКА ТА ГОМЕОСТАЗ ПОПУЛЯЦІЙ.

Популяцією в екології називають групу особин одного виду, що знаходяться і взаємодіють між собою, можуть вільно обмінюватись генетичною інформацією і населяють загальну територію. Слово походить від латинського "populus" – народ, населення. Екологічну популяцію, таким чином, можна визначити як населення одного виду на певній території.

Члени однієї популяції оказують один на одного не менший вплив, ніж фізичні фактори середовища або інші організми, що існують сумісно. В популяції тою чи іншою мірою проявляються всі форми зв'язків, що характерні для міжвидових відношень, але найбільш виражені мутуалістичні і конкурентні. Специфічні внутрішньовидові взаємозв'язки – це відношення, що пов'язані з відтворенням: між особинами різних статей і між батьківськими і дочірніми поколіннями.

При статевому розмноженні обмін генами перетворює популяцію у відносно цілісну генетичну систему. Якщо перехресне запліднення відсутнє і переважає вегетативне, партеногенетичне або інші способи розмноження, генетичні зв'язки слабші і популяція є системою клонів, або чистих ліній, які сумісно використовують середовище. Такі популяції об'єднуються в основному екологічними зв'язками. У всіх випадках у популяціях діють закони, які дозволяють таким чином використовувати обмежені ресурси середовища, щоб забезпечити залишення потомства. Досягається це в основному за рахунок кількісних змін населення. Популяції багатьох видів мають властивості, що дозволяють їм регулювати свою численність.

Підтримування оптимальної в даних умовах численності називають **гомеостазом популяції**. Гомеостатичні можливості популяцій по-різному виражені у різних видів. Здійснюються вони також через взаємовідносини особин.

Таким чином, популяції, як групові об'єднання, мають ряд специфічних властивостей, що не притаманні кожній окремій особині. Групові особливості – це основні **характеристики популяцій**. До них належать:

- 1) **численність** – загальна кількість особин на території, що виділялась;
- 2) **щільність** популяції – середнє число особин на одиницю площі або об'єму простору, що займає популяція; щільність популяції можна виражати також через масу членів популяції в одиниці простору;
- 3) **народжуваність** – число нових особин, що з'явилися за одиницю часу в результаті розмноження;
- 4) **смертність** – показник, що відбиває кількість загиблих в популяції особин за певний відрізок часу;
- 5) **приріст популяції** – різниця між народжуваністю і смертністю; приріст може бути як позитивним, так і негативним;
- 6) **темп росту** – середній приріст за одиницю часу.

Популяції властива певна організація. Розподіл особин по території, співвідношення груп за статтю, віком, морфологічними, фізіологічними, генетичними і поведінковими особливостями відбиває **структуру популяції**. Вона формується, з одного боку,

на основі загальних біологічних властивостей виду, а з іншого – під впливом абіотичних факторів середовища і популяцій інших видів, тобто має пристосувальний характер. Адаптивні можливості виду в цілому, як системи популяцій, значно ширше пристосувальних особливостей кожної конкретної особини.

Популяційна структура виду.

Кожен вид, який займає певну територію, або ареал, представлений на ній системою популяцій. Чим більш складним є розчленування території, що займає вид, тим більш можливостей для відокремлення популяцій. Однак, значною мірою популяційну структуру виду визначають його біологічні особливості, такі, як рухливість особин, що його складають, ступінь їх прив'язаності до території, здатність долати природні перешкоди.

Якщо особини даного виду здатні переміщуватись на значних територіях, вид характеризується невеликою кількістю чималих популяцій. Великі міграційні здатності мають, наприклад, північні олені і песці. Відстані їх переміщень складають сотні кілометрів, а іноді і більше тисячі км. Межі між популяціями таких видів проходять звичайно по значним географічним перешкодам: широким річкам, протокам, гірським хребтам тощо.

При слабо розвиненої здатності до переміщення у складі виду формується багато дрібних популяцій, які відбивають мозаїчність ландшафту. У рослин і малорухливих тварин кількість популяцій знаходиться в прямій залежності від ступеня різноманітності середовища. В гірських районах територіальне диференціювання таких видів завжди більш складне, ніж на рівних відкритих просторах.

Ступінь відокремленості популяцій дуже різна. В деяких випадках вони різко поділені територією, що непридатна для проживання, і чітко локалізовані у просторі, наприклад, популяції риб в різних озерах, птахів в оазисах і долинах річок в пустелях.

Протилежний варіант – суцільне заселення видом великих територій. Прикладом може служити малий ховрашок в сухих степах і напівпустелях. В цих ландшафтах щільність їх населення всюди висока. Окремі непридатні для життя ділянки легко долаються при розселенні молодняку, в у сприятливі роки на них виникають тимчасові поселення. Тут виокремити межі між популяціями можна лише умовно, між областями з різною щільністю населення.

Відмінності між окремими популяціями виражені різною мірою. Вони можуть торкатися не тільки їх групових характеристик, але й якісних особливостей фізіології, морфології і поведінки окремих особин. Ці відмінності створюються переважно під впливом природного добору, який пристосовує кожен популяцію до конкретних умов її існування. Зайці-біляки з різних частин ареалу розрізняються характером забарвлення, розмірами, будовою травної системи. Наприклад, довжина сліпої кишки у зайців півострову Ямал в 2 рази більше, ніж у представників із лісостепового Уралу. Це пов'язане з характером живлення, різною часткою грубих кормів у складі раціону. Популяції розрізняються між собою тим сильніше, чим більш несхожі умови їх існування і чим слабкіший між ними обмін особинами.

Екологи виділяють і класифікують популяції як територіальні угруповання в межах виду за різними принципами.

Н.П. Наумов на прикладі ссавців розглядає вид як ієрархічну систему популяцій різних рангів. Його класифікація базується на **ландшафтно-біотопічному підході** до виділення популяційних одиниць. Найбільш великі територіальні угруповання виду – підвиди, або географічні раси.

В школі академіка Станіслава Семеновича Шварца розвивають інший, **історико-генетичний підхід** до виділення природних популяцій. З цієї точки зору популяції як генетичну єдність можна виділяти тільки у видів зі статевим розмноженням і перехресним заплідненням

З позицій Володимира Николаевича Беклемішева і його послідовників, популяційна структура характерна для всіх видів, але при цьому необхідно виділяти різні типи популяцій, користуючись критеріями, що відбивають різні сторони їх взаємодії із середовищем. На стан популяції впливають процеси, що відбуваються як в самій популяції, так і в сусідніх. На цій підставі В.Н.Беклемішев виділяє наступні популяції:

1) **незалежні популяції** (мають достатньо високий потенціал розмноження, тому відновлення особин проходить без надходження їх ззовні);

2) **напівзалежні популяції** (можуть існувати тільки при розмноженні власних особин при низькій їх численності);

3) **залежні популяції** (народжуваність не компенсує втрат, такі популяції існують тільки за умови надходження особин з сусідніх популяцій);

4) **псевдопопуляції** (поширені там, де група особин не має змоги розмножуватись в даному місці);

5) **популяції, що періодично виникають** за межами поширення виду або в біотопах, які ще не повністю заселені;

6) **геміпопуляції** – стан популяцій, коли диференціюються потреби при різних фазах життєвого циклу у певного виду.

Популяції можна класифікувати також за їх просторовою і віковою структурою, за постійністю приуроченості або зміні середовищ існування та іншим екологічним критеріям.

Структура популяцій.

Основні показники структури популяцій – численність і розподіл організмів у просторі та співвідношення різноякісних особин.

Кожна особина має певні розміри, стать, відмінні риси морфології, особливості поведінки, свої межі витривалості і пристосованості до змін середовища. Розподіл цих ознак в популяції також характеризує її структуру.

Статева структура популяцій.

Співвідношення особин за статтю і особливо частка в популяції самок, що розмножуються, мають велике значення для подальшого зростання її численності. У більшості організмів стать майбутньої особини визначається в момент запліднення. Такий механізм забезпечує рівне співвідношення зигот за статтю, але зчеплені зі статтю ознаки часто визначають досить значні відмінності у фізіології, екології та поведінці самців і самок. Внаслідок цього з'являється більш висока вірогідність загибелі представників якоїсь статі і зміни співвідношенні статей в популяції.

Екологічні і поведінкові відмінності між особинами чоловічої і жіночої статі можуть бути сильно вираженими. Наприклад, самці комарів родини Culicidae, на відміну

від самок, що ссуть кров в імагінальний період живляться россою, нектаром рослин, або не живляться зовсім.

У деяких видів стать визначається не генетичними, а екологічними факторами. Так, польський фітоценолог Фалінський, аналізуючи співвідношення чоловічих і жіночих екземплярів у дводомних рослин тополі і верби, показав, що у більш суворих умовах переважають чоловічі екземпляри, а у більш сприятливих – співвідношення чоловічих і жіночих особин або приблизно рівне, або жіночі переважають. Доведено, що чоловічі особини відрізняються більшою пластичністю, і підвищенням їх участі популяції багатьох тварин (і навіть людини) реагують на кризові ситуації. У деяких видів хвощів, які розмножуються спорами, в цьому відношенні своєрідний "рекорд мудрості": з однієї й тієї ж спори в залежності від умов середовища можуть розвиватися або чоловічі, або жіночі гаметофіти, причому жіночі розвиваються лише при сприятливих умовах.

Вікова структура популяцій.

З віком вимоги особини до середовища і стійкість її до екологічних факторів закономірно і іноді досить суттєво змінюються. Нерідко вікові екологічні відмінності в межах виду виражені значно сильніше, ніж відмінності між видами. Трав'яні жаби на суші і їх пуголовки у водоймах, гусені, що гризуть листки і квіти, і крилаті метелики, що ссуть нектар, – це лише різні онтогенетичні стадії одних і тих самих видів.

Вікові відмінності в популяціях суттєво підсилюють її екологічну неоднорідність і, завдяки цьому підвищується опір середовищу. Вікова структура популяцій має пристосувальний характер. Вона формується на основі біологічних властивостей виду, але завжди відбиває також силу впливу факторів навколишнього середовища.

Вікова структура популяцій у рослин. Якщо популяція стійка (а це особливу важливість має для рідких та зникаючих видів або для видів, що мають значення як ресурс для медичної, харчової промисловості та декоративних видів), то до її складу повинні входити юні, дорослі особини та особини, що старіють, тобто повинний проходити нормальний процес зміни поколінь. Це – **нормальна вікова структура** популяції.

Якщо популяція ослаблена і у неї мало шансів зберегтися в угрупованні, то переважати будуть старі особини: відсутність здорового відновлення – показник близького краху ценопопуляції. Це – **регресивна структура** популяції.

Якщо популяція представлена тільки молодими рослинами, то можна припустити, що вона тільки починає заселяти угруповання. Це – **інвазійна структура** ценопопуляції. Якщо ця рослина малоцінна, то слід шукати шляхи, щоб запобігти цьому процесу.

Вікова структура популяцій у тварин. В залежності від особливостей розмноження виду члени популяції можуть належати до одній генерації або до різних. В першому випадку всі особини близькі за віком і приблизно одночасно проходять чергові етапи життєвого циклу. Прикладом може служити розмноження багатьох видів не стадних саранових, дубової листовертки та інших видів з однорічним циклом розвитку, що розмножуються один раз на життя. Численність таких популяцій, як правило, нестійка: сильне відхилення умов від оптимальних на будь-якої стадії життєвого циклу діє відразу на всю популяцію, викликаючи значну смертність.

Види з одночасним існуванням різних генерацій можна поділити на дві групи: ті, що розмножуються один раз на життя – **моноциклічні** види, і ті, що розмножуються багаторазово – **поліциклічні** види.

У моноциклічних видів з одноразовим розмноженням і короткими життєвими циклами протягом року змінюється декілька поколінь. Одночасне існування різних генерацій обумовлено розтягнутістю відкладання яєць, росту і статевого дозрівання окремих особин. Це відбувається як внаслідок спадкової неоднорідності членів популяції, так і через інші умови. Наприклад, у бурякової молі зимують гусені різного віку і лялечки. За літо розвивається 4 – 5 генерацій.

Ще складніше вікова структура популяцій у поліциклічних видів. При цьому можливі дві крайні ситуації: 1) тривалість життя у дорослому стані невелика і 2) дорослі живуть довго і розмножуються багаторазово. В першому випадку щорічно змінюється значна частина популяції. Численність її нестійка і може різко змінюватись в окремі роки, що сприятливі або несприятливі для чергового покоління. Вікова структура популяції сильно варіює. У полівки, наприклад, вікова структура популяції за літній сезон поступово ускладнюється. Спочатку населення складається лише з особин минулого року народження, потім додаються молоді першого і другого поколінь. На час появи третього і четвертого приплодів настає статева зрілість у представників перших двох, і в популяцію вливаються представники генерації внучатого покоління. Восени популяція складається переважно з особин поточного року народження, тому що старші гинуть.

У другому випадку виникає відносно стійка структура популяції з тривалим співіснуванням різних поколінь. Так, індійські слони досягають статевої зрілості у 8 – 12 років і живуть до 60 – 70 років. Самка народжує одного, рідше двох слоненят приблизно раз на чотири роки. У стаді дорослі тварини різного віку складають біля 80%, молодняк – 20%. У видів з більш високою плодовитістю співвідношення вікових груп може бути іншим, але загальна структура популяції завжди залишається досить складною, включаючи представників різних поколінь та їх різновікове потомство. Коливання численності таких видів відбувається у відносно невеликих межах.

При експлуатації людиною природних популяцій тварин або рослин велике значення має аналіз вікової структури популяції, який допомагає прогнозувати численність популяції протягом життя ряду найближчих поколінь. Такі аналізи широко застосовують, наприклад, у рибному господарстві, для передбачення динаміки промислових стад.

Просторова структура популяцій.

Простір, що займає популяція, надає їй засоби для життя. Кожна територія може прокормити лише певну кількість особин. Зрозуміло, що повнота використання наявних ресурсів залежить не тільки від загальної численності популяції, але й від розміщення особин у просторі. Це наглядно проявляється у рослин, площа живлення яких не може бути менш певної граничною величини. Кожна рослина, перехоплюючи коренями поживні речовини і воду, затінюючи простір, виділяючи активні хімічні речовини, поширює свій вплив на певну площу, тому оптимальним для популяції є такий інтервал між сусідніми екземплярами, при якому вони не впливають негативно один на одного, але при цьому не залишається вільного простору.

У природі зрідка трапляється майже рівномірний впорядкований розподіл особин на території, наприклад, в чистих заростях деяких рослин. Однак частіше всього члени

популяції розподілені у просторі нерівномірно, що обумовлено двома причинами: по-перше, неоднорідністю простору, по-друге, особливостями біології видів, які сприяють виникненню скупчень індивідів. У рослин така агрегованість виникає, наприклад, при вегетативному розмноженні, при слабому розповсюдженні насіння і проростанні його поблизу материнської особини; у тварин – при груповому способі життя родинами, стадами, колоніями, при концентраціях для розмноження, перезимівлі тощо.

Найпростішим показником просторового розміщення особин в популяції є так званий **показник дисперсії популяції**. Нерівномірне розміщення членів популяції може проявлятися у таких варіантах з різноманітними переходами між ними: 1) в різко вираженій **мозаїчності** з незайнятим простором між окремими скупченнями особин; 2) у розподілі **випадкового, дифузного** типу; 3) у розподілі **пульсуючого** типу; 4) у розподілі **циклічного** типу. Прикладом першого може бути гніздівля граків, що поселяються колоніями в парках і галях, до яких прилягають сприятливі кормові угіддя.

Прикладом дифузного розподілу може бути розміщення борошнистих хрущаків у борошні, нірок павуків-каракуртів на луках тощо.

Пульсуючий тип просторової структури характерний для популяцій з різкими коливаннями численності. Наприклад, у роки депресії популяції полівки складаються з відокремлених поселень, а у роки підвищення численності займає всю територію, змінюючи мозаїчний тип розподілу на дифузний.

Циклічний тип просторової структури характеризується закономірним почерговим використанням території протягом року. Це дозволяє зберігати баланс між споживанням кормів і їх щорічним відновленням, що робить можливим існування майбутніх поколінь. Прикладом можуть служити лемінги, що не мають постійних поселень і змінюють місця зимного і літнього проживання.

Рослини в популяціях частіше розподілені нерівномірно, утворюючи більш менш ізольовані групи, скупчення, так звані **мікропопуляції**, або **ценопопуляційні локуси**. Ці скупчення відрізняються один від одного числом особин, щільністю, віковою структурою. Часто більш щільний центр скупчення оточений особинами, що розташовані менш щільно.

У тварин завдяки їх рухливості засоби впорядкування територіальних відносин більш різноманітні. Навіть у сидячих форм є ряд пристосувань до раціонального розміщення у просторі. У моховинок і асцидій край колонії, що росте, наштовхуючись на колонію іншого виду, росте поверх неї і придушує її. Але якщо зустрічається колонії одного виду, кожна з них гальмує ріст іншої і вони починають рости в інший бік. При повному оточенні колоніями свого виду вегетативне розмноження припиняється, але підсилюється утворення статевих продуктів і рухомих личинок.

У вищих тварин внутрішньо-популяційний розподіл регулюється системою інстинктів. Їм властива особлива **територіальна поведінка** – реакція на місцезнаходження інших членів популяції. Такі інстинкти існують у птахів, ссавців, рептилій, ряду риб, амфібій, а також у безхребетних зі складною нервовою системою – деяких комах, павуків, крабів тощо.

Територіальна поведінка тварин включає два типи активності: 1) спрямовану на забезпечення власного існування (пошуки їжі, дослідження території, риття нір тощо); 2) спрямовану на встановлення відношень з сусідніми особинами (охорона ділянки, сигналізація, мічення території тощо).

"Закріплення" ділянки досягається різними способами: 1) охороною границь ділянки і прямою агресією по відношенню до чужака; 2) особливою ритуальною поведінкою, яка демонструє загрозу; 3) системою спеціальних сигналів і міток (звукових, зорових, запахових), що свідчать про зайнятість території. Звичайна реакція на територіальні мітки – уникання – закріплена у тварин генетично, що дозволяє зберігати енергію і витратити її на більш необхідні потреби.

За типом використання простору всі рухливі тварини поділяються на дві основні групи: **осілі і кочові**, кожна з яких має свої переваги.

При **осілому** існуванні тварина протягом всього або більшої частини життя використовує досить обмежену ділянку середовища. Такі тварини відрізняються інстинктами прив'язаності до своєї ділянки, а у випадку примусового переселення – прагненням повернутись на знайому територію. Це "почуття дому" в екології називають "хомінг" (від англійського home – дім). Хомінг голубів використовують, наприклад, для перенесення пошти.

Осілий спосіб життя має значні біологічні переваги. На добре знайомій території тварина вільно орієнтується, витрачає менш часу на пошуки корму, найкоротшим шляхом спасається від ворогів у відомому йому укритті. Крім того, багато осілих видів створює систему запасів, додаткових нір тощо. Однак осілий спосіб життя приховує загрозу швидкого виснаження ресурсів, якщо щільність популяції стає занадто високою.

Переваги **кочового** способу життя заключаються в тому, що тварини не залежать від запасів корму на конкретній території. Постійне пересування одиночних особин, однак, збільшує вірогідність загибелі від хижаків. Тому кочовий спосіб життя практично невластивий одиночним тваринам, кочують групи – стада, зграї.

Етологічна, або поведінкова структура популяцій.

Форми сумісного існування особин у популяції надзвичайно різноманітні.

Одиночний спосіб життя, при якому особини популяції незалежні і відокремлені одна від одної, характерний для багатьох видів, але лише на певних стадіях життєвого циклу. У таких видів часто утворюються тимчасові скупчення особин – в місцях зимівлі, на період перед розмноженням тощо. Однак подібні агрегації не супроводжуються встановленням більш менш закономірної поведінки тварин по відношенню одна до одної, і кожна з них відносно незалежна від решти. Прикладами можуть бути жукелиці, мідії, сонечко.

При **сімейному способі життя** підсилюються зв'язки між батьками і потомством. Найпростіший вид таких зв'язків – турбота одного з батьків про відкладені яйця – охорона кладки, інкубація, додаткова аерація тощо. У птахів складні турботи о пташенят продовжуються до їх підняття на крило, а у ряду крупних ссавців (ведмеді, тигри), дитинчата виховуються в сімейних групах протягом декількох років, до настання їх статевої зрілості.

Колонії – це групові поселення осілих тварин. Вони можуть існувати тривалий час (колонії байбаків, термітів, мурах, бджіл) або виникають лише на період розмноження (граки, чайки). В колоніях мурах, наприклад, існує розподіл праці і спеціалізація окремих особин або вікових груп на виконання певних операцій.

Зграї – це тимчасові об'єднання тварин, які проявляють біологічно корисну організованість дій. Зграї полегшують виконання деяких функцій в житті виду: захист від

ворогів, добування їжі, міграції. Найбільш характерна зграйність для птахів, риб, у ссавців частіше трапляється у собачих. У зграях сильно розвинені наслідувальні реакції і орієнтація на сусідів.

За способом координації дій зграї поділяються на дві категорії: 1) еквіпотенціальні, без вираженого домінування окремих членів; 2) зграї з лідерами, в яких тварини орієнтуються на поведінку одної або декількох, звичайно найбільш досвідчених, особин. Об'єднання першого типу характерні в основному для риб, деяких дрібних птахів, сарани тощо. Другий тип зграй зустрічається у крупних птахів і ссавців.

Стада – більш тривалі і постійні об'єднання тварин у порівнянні зі зграями. У стадних групах здійснюються всі основні функції життя виду: добування їжі, захист від хижаків, міграції, розмноження, виховання молодняку тощо. Основу групової поведінки тварин в стадах складають взаємовідношення субординації, що базуються на індивідуальних відмінностях між тваринами.

Один з варіантів організації стад – це групи з тимчасовими або відносно постійними лідерами – особинами, на яких концентрується увага інших і які своєю поведінкою визначають напрямок переміщення, місця годівлі, реакцію на хижаків та інші властивості стаду. Діяльність лідера не спрямована безпосередньо на підпорядкування інших особин. Лідером стає більш досвідчений член стаду. Прикладом таких стад можуть служити стада північних оленів, які ведуть звичайно старі важенки.

Найбільш складна поведінкова організація стад з вожаками і ієрархічним підпорядкуванням особин. Вожаки, на відміну від лідерів, характеризуються поведінкою, яка безпосередньо спрямована на активне керування стадом: спеціальними сигналами, загрозами і прямим нападом. В таких стадах часто виникають розподіл "прав" і "обов'язків" і більш складні форми суспільної поведінки, що корисні для групи в цілому.

Ранг кожної особини у стаді визначається багатьма причинами. Має значення вік, фізична сила, досвід і спадкові якості тварини. Більш сильні і досвідчені, зі стійким типом нервової системи, як правило, домінують над більш слабкими. Домінування проявляється у перевагах при поїданні корму, праві на самку, пересуванні в групі тощо.

Ієрархічно організованому стаду властивий закономірний порядок переміщення, певна організація при захисті, розташування на місцях відпочинку тощо. Біологічне значення ієрархічної системи субординації заключається у створенні погодженої поведінки групи, що вигідна для всіх її членів. Прикладами можуть служити стада павіанів, горил, коней Пржевальського, їздових собак тощо.

Ефект групи. Життя в групі через нервову і гормональну систему відбивається на протіканні багатьох фізіологічних процесів в організмі тварини. У ізольованих особин помітно змінюється рівень метаболізму, швидше витрачається резервні речовини, не проявляються деякі інстинкти і погіршується загальна життєздатність.

Оптимізація фізіологічних процесів, що призводить до підвищення життєздатності при сумісному існуванні, одержала назву "**груповий ефект**". Він проявляється як психофізіологічна реакція окремої особини на присутність інших особин свого виду. Наприклад, у вівці поза стадом учащаються пульс і дихання, а при приближенні стада ці процеси нормалізуються.

Груповий ефект проявляється у прискоренні темпів росту тварин, підвищення плодовитості, більш швидкому утворенні умовних рефлексів, підвищенні середньої тривалості життя індивідууму тощо.

Так, колонія бакланів може існувати лише в тому випадку, коли популяція нараховує не менш 10 000 особин та 3 гнізда на 1 кв.м. Стадо слонів для нормального виживання повинно мати не менше 25 особин, стадо північних оленів – 300 – 400 голів.

Цей принцип мінімального розміру популяції пояснює, чому неможливо врятувати види, що стали рідкісними. Виявлення групового ареалу призвело до необхідності вивчення групових відносин, які мають не менше значення, ніж відносини хижак – жертва або конкуренція.

Позитивний ефект групи проявляється лише до певного оптимального рівня щільності популяції. Якщо тварин стає занадто багато, це загрожує всім нестачею ресурсів середовища. В цьому випадку кажуть про **масовий ефект**. Цим терміном позначають ефект, що викликається перенаселенням середовища. Між груповим та масовим ефектами існують переходи, але, як правило, масовий ефект викликає шкідливі наслідки. У багатьох видів в умовах скупченості підвищується рівень агресивності, змінюється реакція на особин протилежної статі тощо. Тоді починають діяти інші механізми, що призводять до зниження численності особин в групі шляхом її поділу, розосередження або падіння народжуваності. Ці механізми обговорюватимуться при розгляданні гомеостазу популяції.

Динаміка популяцій.

Будь-яка популяція теоретично здатна до необмеженого росту численності, якщо її не лімітують фактори середовища. В такому гіпотетичному випадку швидкість росту популяції залежатиме тільки від величини біотичного потенціалу, що властивий виду. Поняття **біотичного потенціалу** введено в екологію в 1928 р. Р.Чепменом. Цей показник відбиває теоретичний максимум нащадків від однієї пари (або однієї особини) за одиницю часу, наприклад, за рік або за весь життєвий цикл. При розрахунках його частіше всього виражають коефіцієнтом r і вчислюють як максимально можливий приріст популяції ΔN за відрізок часу Δt , віднесений до однієї особини, при початковій численності популяції N_0 .

Величина біотичного потенціалу дуже різноманітна у різних видів. Наприклад, самка косулі здатна за своє життя народити 10 – 15 козенят, самка бджоли – 40 – 50 тисяч яєць, а місяць-риба – до 3 млрд. ікринок. Біотичний потенціал цих видів насправді ще більший, тому що частина яєць і зародків, що розвиваються, гине ще до народження. Якщо б всі зародки зберігались, а все потомство виживало, численність будь-якої популяції через певні інтервали збільшувалась би в геометричній прогресії.

Крива, що відбиває на графіку такий ріст популяції, швидко збільшує свою крутизну і уходить у нескінченність. Така крива називається експоненціальною. Експоненціальний ріст характеризує потенційні можливості популяції. Реальний, або логістичний ріст – це ріст під впливом реальних екологічних факторів, що стримують максимальний розвиток популяції.

В природі біотичний потенціал ніколи не реалізується повною мірою. Його величина звичайно складається як різниця між народжуваністю і смертністю в популяції: $r = b - d$, якщо b – число народжених, а d – число загиблих особин у популяції за один і той самий період часу. При $r = 0$, тобто $b = d$, спостерігається стаціонарний стан популяції, при $r > 0$ – збільшення численності, а при $r < 0$ – зменшення численності популяції.

Необхідно зазначити, що логістична крива займає центральне місце в кількісній оцінці популяції і є центральною в популяційній екології, тому що вона описує поведінку популяцій в природі.

Експоненціальна крива характеризує найвищий темп росту, в той час як логістична – найповільніший. Реально в природі темпи росту коливаються в зазначених межах в залежності від дії екологічних факторів.

Загальні зміни численності популяції складаються за рахунок трьох явищ: народжуваності, смертності і міграції (вселення і виселення) особин.

Народжуваність – це кількість нових особин, що з'являються в популяції за одиницю часу в розрахунку на певну кількість її членів. Величина народжуваності залежить від багатьох причин. Велике значення має частка особин, які здатні в даний період до розмноження, що визначається співвідношенням статей і вікових груп; частота послідовності генерацій; співвідношення періоду розмноження до загальної тривалості життя, а також плодовитість особин.

Смертність, або кількість особин, що загинули в популяціях за одиницю часу, також залежить від багатьох причин: генетичній і фізіологічній повноцінності особин, впливу несприятливих фізичних умов середовища, хвороб, паразитів і хижаків тощо. На різних стадіях життєвого циклу кожного покоління ці фактори впливають з різною силою.

Вживаність поколінь, або розподіл смертності в залежності від віку особин, відображається у вигляді так званих **кривих вживаності**. Їх існує три типи – **опукла** (крива дрозофіли), **увігнута** (крива риб, молюсків) та **діагональна** (крива гідри).

Міграції – виселення особин з популяції або поповнення її особинами, що приходять – закономірне явище, що засноване на важливій біологічній рисі виду – його здатності до розселення. В кожній популяції частина особин регулярно залишає її, поповнюючи сусідні або заселяючи нові, ще не зайняті видом території. Цей процес називають **дисперсією популяції**. Розселення призводить до зайняття нових біотопів, розширенню загального ареалу виду, його успіху у боротьбі за існування. Проникнення особин на незайняті ще видом території, заселення їх і утворення нових популяцій називають **інвазією**.

Встановлення певного рівня щільності популяцій після деякого періоду росту зовсім не означає, що в популяціях більш не відбувається кількісних змін. Навпаки, будь-яке населення завжди динамічно і постійно піддається коливанням численності, однак розмах всіх добових, сезонних і річних змін набагато менше теоретично можливого, що відповідає реалізації всього біотичного потенціалу.

Високий потенціал розмноження відіграє велику роль у виживанні видів. Популяції, що зведені до низького рівня численності, можуть швидко відновитись при сприятливих змінах умов. Деякі види тільки масовим розмноженням можуть протистояти поїданню їх різними споживачами або загрози витіснення конкурентами. Висока розмножуваність сприяє швидкому засвоєнню видом нових просторів.

Однак безмежне розмноження ховає в собі і велику небезпеку для будь-якої популяції, тому що може призвести до швидкого підриву ресурсів середовища, нестачі їжі, схованок, простору тощо. Це неодмінно викличе загальне послаблення популяції. Перенаселеність настільки несприятлива для будь-якого виду, що в ході еволюції у різних форм виробились в результаті природного добору різноманітні механізми, що сприяють запобіганню надлишку особин і підтримуванню певного рівню щільності популяцій.

Гомеостаз популяцій.

Підтримування певної численності називають **гомеостазом популяцій**. В основі здатності популяції до гомеостазу є зміни фізіологічних особливостей росту, поведінки кожної особини у відповідь на збільшення чи зменшення кількості членів популяції, до якої вона належить.

Механізми популяційного гомеостазу залежать від екологічної специфіки виду. У одних видів вони проявляються у жорсткій формі, призводячи до загибелі надлишку особин, у інших – у пом'якшеній, наприклад, у пониженні плодовитості на основі умовних рефлексів.

До жорстких форм внутрішньовидової конкуренції належить, наприклад, явище самозрідження у рослин. При великій гущині сходів частина рослин неминуче гине в результаті пригнічення фізіологічно більш сильними сусідами. Регуляція щільності популяції у рослин завдяки особливостям їх росту відбувається звичайно не тільки шляхом зміни кількості особин на одиницю площі, але й шляхом зміни вегетативної потужності кожної рослини. Загальна їх маса при збільшенні щільності посіву спочатку зростає пропорційно кількості висіяного насіння, а потім залишається на постійному рівні, тоді як середня маса окремих особин відповідно зменшується. В даному випадку стабілізується не кількість особин в популяції, а загальна листово-фотосинтезуюча поверхня рослин.

У тварин жорсткі форми регуляції щільності популяцій проявляються звичайно лише у тих випадках, коли запасу їжі, води або інших ресурсів різко обмежені, а тварини або не здатні в даний період до пошуків ресурсів на іншій території, або ці пошуки неефективні. Наприклад, у невеликих прісних водоймах, де немає інших видів риб, популяції окуня здатні підтримувати своє існування і регулювати щільність за рахунок живлення своєю молоддю. Мальки ж ростуть за рахунок дрібного планктону, до живлення яким дорослі особини не пристосовані. Канібалізм виникає іноді в період тривалого голодування і в популяціях хижих ссавців.

Серед механізмів, що затримують ріст популяцій, у багатьох видів велику роль відіграють хімічні взаємодії особин. Наприклад, пугловки виділяють у воду білкові речовини, які затримують ріст інших пугловків. Виділення у навколишнє середовище таких інгібіторів росту виявлено у багатьох рослин і водних тварин, особливо у риб.

Інший механізм обмеження численності популяцій – такі зміни фізіології і поведінки при збільшенні щільності, які призводять до проявлення інстинктів масової міграції.

Виселення як реакція на збільшення щільності популяції властиві багатьом видам птахів і ссавців. Крім звичайної дисперсії молодняку, для видів з різкими коливаннями численності характерні масові переміщення – **навали** (нашествія). Вони виникають нерегулярно, лише у роки спалахів розмноження і не мають постійного напрямку. Приклади – навали тундрових лемінгів, білок Сибіру і Північної Америки тощо. При навалах частина особин залишається на місці, а серед емігрантів переважають молоді.

Підвищення щільності популяції можуть супроводжуватись такими змінами у фізіології особин, які призводять до зниження народжуваності і збільшенню смертності. У ссавців відомо явище **стресу** яке вперше було описано у 1936 році фізіологом Г.Сельє для людини. Реакція напруги, або стрес, виникає у відповідь на будь-які негативні впливи середовища, в тому числі і на відхилення щільності популяції від оптимуму. Велику роль у розвитку стресу відіграють сигнали кори головного мозку, що змінюють активність гіпоталамусу. Це призводить до змін в гормональній сфері, які впливають на порушення овуляції, загибель ембріонів, передчасне припинення лактації,

згасання інстинктів турботи про потомство тощо. В результаті це призводить до гальмування росту популяції. При усуненні перенаселеності здатність до розмноження може відновитись у короткі терміни.

Зміни щільності населення, які сприймаються через частоту контактів, звукових сигналів, міток тощо, змінюють поведінку тварин. У багатьох видів в умовах стресу зростає рівень агресивності, змінюється реакція на особин протилежної статі, молодняк тощо. Порушення стереотипів поведінки приводить більшість особин до стану стресу.

Всі ці приклади взаємодії між членами популяції, від жорстких форм – прямого знищення одною особиною іншої – до зниження репродуктивних здатностей являють собою різні форми обмеження росту популяції. Ці гальмуючі механізми включаються до повної виснаженості ресурсів середовища у відповідь на сигнали, що свідчать про загрозу перенаселення.

Ступінь розвитку механізмів популяційного гомеостазу знаходиться у тісному зв'язку з тим, як впливають на популяцію інші види: конкуренти, хижаки, паразити. Загальна регуляція численності популяцій в природних угрупованнях відбувається в результаті складних міжвидових і внутрішньовидових взаємовідношень.

Загальні закономірності регуляції численності популяцій.

Серед різноманіття факторів, що впливають на численність популяцій, розрізняють модифікуючі і регулюючі.

Модифікуючі фактори, викликаючи зміну численності популяцій, самі не відчувають впливу цих змін. Дія їх одностороння. До модифікуючих факторів належать всі абіотичні впливи на організми, кількість і якість кормів, активність ворогів тощо. Сприятлива погодна обстановка може послужити причиною масового спалаху розмноження виду і перенаселення території, яку він займає, наприклад, у випадку стадних саранових. Негативний вплив модифікуючих факторів, навпаки, знижує численність популяції іноді до повного її зникнення.

Регулюючі фактори не просто змінюють численність популяції, а вирівнюють її коливання, призводячи після чергового відхилення від оптимуму до колишнього рівню. Це відбувається тому, що ефект їх впливу тим сильніше, чим вища щільність популяції. В ролі таких регуляторів динаміки численності можуть виступати лише живі організми.

Обмеження можливих коливань численності популяцій має велике значення не тільки для їх власного процвітання, але й для стійкого існування угруповань. Успішне співжиття організмів різних видів можливе тільки при їх певних кількісних співвідношеннях. Природним добром закріплені найрізноманітніші заслони на шляху катастрофічного збільшення численності популяцій.

Природна регуляція численності має дві особливості. По-перше, більшість регуляторних механізмів діє у відповідь на зміни численності, що вже відбулись і регуляторний ефект досягається з деяким запізненням. Це означає, що повної стабілізації досягнути неможливо, численність популяції завжди здійснює коливання, синхронні з впливом модифікуючих факторів, а регулюючі лише зменшують розмах коливань. Таким чином, популяції властивий тип регуляції, що керується помилкою: механізми регуляції спрацьовують лише при виході численності за певні межі.

По-друге, регуляція відрізняється однобічною дією, вона сприяє лише активному обмеженню росту популяції, тоді як підйом численності після сильного зниження можливий в результаті зменшення сили дії регуляторів.

Розмежування факторів динаміки численності популяції на модифікуючі і регулюючі має велике практичне значення через принципову різницю їх впливу на популяцію. Вивчення модифікуючих факторів важливе для з'ясування причин коливання численності і їх прогнозування, а вивчення регуляторних механізмів – для обмеження

амплітуди коливань численності і її максимально можливої стабілізації. Виділяють три основних типи популяційної динаміки:

1. Відносно спокійний хід численності з невеликим розмахом коливань в різні роки (в декілька разів, але не на декілька порядків величин). Властивий видам з добре розвиненими механізмами внутрішньо популяційного гомеостазу, високою виживаністю, низькою плодовитістю, великою тривалістю життя, складною віковою структурою, розвиненою турботою про потомство. Такою є динаміка численності крупних ссавців і птахів, а також ряду безхребетних.

2. Сезонний тип динаміки популяцій проявляється у чітко вираженій щорічній зміні численності по сезонам як у видів з однією генерацією у році (моновольтинні види), так і з декількома генераціями (полівольтинні види). Загальна численність поступово зростає від весни до середини літа або до осені. При цьому у полівольтинних видів зростає складність вікової структури популяцій. Взимку численність популяції різко знижується, а навесні починається новий підйом. Численність таких популяцій в різні роки може давати розмах в десятки і сотні разів.

3. Багаторічний тип динаміки популяції зі спалахом масового розмноження відрізняє види з малою тривалістю життя, високою плодовитістю, швидкою зміною генерацій. Спалахи розмноження можуть досить правильно повторюватись через ряд років, іноді виявляючи кореляцію з циклічністю погодних змін, які обумовлені космічними впливами. Так, хід численності стадної сарани або непарного шовкопряда має в середньому 11-річну циклічність у відповідності до змін сонячної активності. У інших видів різкі підйоми численності нерегулярні або мають інший середній період. За тривалістю найбільш варіює період депресії численності популяції, тоді як розвиток і затухання спалаху відбуваються цілком закономірно. Характерна особливість такого типу динаміки популяції – великий розмах коливань. Численність збільшується на короткий термін на декілька порядків величин – іноді в мільйони і більш разів.

Всі основні типи динаміки популяції трапляються майже в кожній таксономічній групі організмів – серед рослин, безхребетних і хребетних тварин, і навіть у мікроорганізмів.

Цікава інформація:

"Рекордсмени" по відкладанню ікри:

- В'юн – до 3 тисяч ікринок; щука річкова – 200 тисяч та більше; карась – до 300 тис.; судак – 200 – 300 тис.; окунь – 900 тис.; короп – до 2 млн.; риба-меч – до 16 млн.; тріска – до 9 млн.; вуго – до 10 млн.; барракуда (морська щука) – до 30 млн. На 1 місці знаходиться риба-луна – до 300 млн. ікринок.

"Антирекордсмени" – найменшу кількість ікринок відкладають: електричний скат – не більше 10 – 14 ікринок; дрібноп'ятниста акула та носатий вудильщик – 18- 20 яець; риба-меч – до 16, а великоокий тунець – 6 ікринок. Піщана акула та полосатий тунець – лише 2 ікринки. У манти виводиться лише один -----.

Риби-довгожителі: вугор – до 57 років, форель – 24, лосось – до 19, сом – до 11, лин та плітка – до 10 років. Проте масовий "рекорд" належить осетру – до 100 років.

Втім, відомий випадок, коли у 1947 році в озері біля міста Хельборна (Німеччина) було впіймано щуку вагою 145 кг та довжиною близько 5,5 м, на якій було знайдене кільце з датою 1680 рік. Отже тривалість життя даного екземпляру складає 267 років.

Лекція 7.

БІОЦЕНОЗИ. ТИПИ БІОТИЧНИХ ЗВ'ЯЗКІВ. БІОЦЕНОТИЧНІ СТРУКТУРИ.

Історично складене угруповання взаємопов'язаних організмів, що мешкають сумісно у більш-менш однотипних умовах, називають **біоценозами** (bios – життя, kenos – загальний). Пристосованість членів біоценозу до сумісного життя виражається в певній схожості вимог до важливих абіотичних факторів і закономірних відношеннях один з одним.

Поняття "біоценоз" було запропоновано в 1877 році німецьким зоологом Н.Мебіусом. Мебіус, вивчаючи устричні банки, прийшов до висновку, що кожна з них є угрупованням живих істот, усі члени якого знаходяться у тісному зв'язку.

Термін "біоценоз" в сучасній екологічній літературі частіше використовують стосовно до населення територіальних ділянок, які на суші виділяють за відносно однорідною рослинністю (часто – по межах рослинних асоціацій), наприклад, біоценоз ялиника-зеленомошника. При цьому мається на увазі вся сукупність живих організмів – рослин, тварин, грибів, мікроорганізмів, що пристосовані до сумісного проживання на даній території. У водному середовищі розрізняють біоценози, які відповідають екологічним підрозділам частин водойм, наприклад, біоценози прибережних піщаних ґрунтів, абісальних глибин тощо.

По відношенню до більш дрібних угруповань (населенню стовбурів або листків дерев, мохових горбків на болотах тощо) застосовують різноманітні терміни: мікроугруповання, біоценотичні угруповання, біоценотичні комплекси тощо.

Угруповання часто мають розпливчасті границі, іноді невловимо переходячи одне в одне. Тим не менш вони цілком об'єктивно, реально існують в природі. Та частина екології, що вивчає закономірності складання угруповань і сумісному життю в них живих організмів, називається **синекологією**, або **біоценологією**.

Ділянка абіотичного середовища, яку займає біоценоз, називається **біотопом**, тобто біотоп – це місце, де мешкає біоценоз (від латинського bios – життя, topos – місце). Основу виникнення та існування біоценозів становлять відношення організмів, зв'язки, в які вони вступають один з одним, населяючи один і той самий біотоп.

Відношення у біоценозах.

Різнманітні форми біотичних відносин, в які вступають представники того чи іншого виду в біоценозі (конкуренція, хижак – жертва, коменсалізм тощо), визначають основні умови їх життя в угрупованні, можливості добування їжі і завоювання нового простору.

То положення виду, яке він займає в загальній системі біоценозу, комплекс його біоценотичних зв'язків і вимог до абіотичних факторів середовища називають **екологічною нішею** виду.

За класифікацією В.Н.Беклемішева, прямі і непрямі міжвидові відношення за тим значенням, яке вони можуть мати для зайняття видом у біоценозі певної екологічної ніші, підрозділяють на чотири типи: 1) трофічні; 2) топічні; 3) форичні; 4) фабричні.

Трофічні зв'язки виникають, коли один вид живиться іншим – або живими особинами, або їх мертвими залишками, або продуктами їх життєдіяльності. І бабки, що ловлять на літу інших комах, і жуки-гноювики, що живляться екскрементами крупних копитних, і бджоли, що збирають нектар рослин, вступають в прямі трофічні зв'язки з видами, що надають їм їжу.. у випадку конкуренції двох видів за об'єкти живлення між

ними виникає непрямий трофічний зв'язок, тому що діяльність одного відбивається на постачанні корму іншому. Будь-який вплив одного виду на поїдання іншого або доступність для нього їжі розглядають як непрямий трофічний зв'язок між ними. Наприклад, гусені метеликів-черниць, об'їдаючи хвою сосни, полегшують короїдам доступ до послаблених дерев.

Топічні зв'язки характеризують будь-яку, фізичну або хімічну зміну умов проживання одного виду в результаті діяльності іншого. Ці зв'язки дуже різноманітні. Вони заключаються у створенні одним видом середовища для іншого (наприклад, внутрішній паразитизм або норувий коменсалізм), у формуванні субстрату, на якому оселяються, або навпаки, уникають оселятись представники інших видів, у впливі на рух води, повітря, зміну температури, освітленості навколишнього простору тощо. Морські жолуді, що оселяються на шкірі китів, личинки мух, що живуть на коров'ячому гною, лишайники на стовбурах дерев пов'язані прямим топічним зв'язком з тими організмами, які надають їм субстрат або середовище існування. Особливо велика роль у створенні або зміні середовища для інших організмів належить рослинам. Рослинність через особливості енергообміну є потужним фактором перерозподілу тепла у поверхні Землі і створенні мезо- і мікроклімату. Наприклад, під пологом лісу все живе населення знаходиться в умовах більш вирівняних температур, більш високої вологості повітря тощо.

Топічні і трофічні зв'язки мають найбільше значення в біоценозі, складаючи основу його існування. Саме ці типи відношень утримують один біля одного організми різних видів, об'єднуючи їх у достатньо стабільні угруповання різного масштабу.

Форичні зв'язки – це участь одного виду у розповсюдженні іншого. У ролі транспортувальників виступають тварини. Перенесення тваринами насіння, спор, пилку рослин називають **зоохорією**, перенесення інших, більш дрібних тварин – **форезією**. Зоохорія може бути пасивною (при випадковому зіткненні тіла тварин з рослиною, насіння якої має спеціальні зачіпки, гачки і вирости – череда, лопух) і активною – поїдання плодів і насіння. Форезія тварин поширена переважно серед дрібних членистоногих, особливо у кліщів, яких переносять, наприклад, жуки-гноювики, а також у нематод, яких переносять мухи, що повзають на гною.

Фабричні зв'язки – це такий тип біоценотичних взаємовідносин, в який вступає вид, що використовує для своїх споруд (фабрикації) продукти виділення, або мертві залишки, або навіть живих особин іншого виду. Наприклад, птахи використовують для будівлі гнізд гілки дерев, шерсть тварин, траву, листки, пір'я і пух інших видів птахів тощо.

Через складність міжвидових відношень кожний вид може процвітати далеко не всюди, де є для нього сприятливі умови середовища. Розрізняють фізіологічний і синекологічний оптимуми у поширенні виду. **Фізіологічний оптимум** – це сприятливе для виду сполучення всіх абіотичних факторів, при якому можливі найбільш швидкі темпи росту і розмноження. **Синекологічний оптимум** – це таке біотичне оточення, при якому вид зазнає найменший тиск з боку ворогів і конкурентів, що дозволяє йому успішно розмножуватись. Синекологічний і фізіологічний оптимуми далеко не завжди співпадають. Якщо в підходящому біотопі екологічна ніша зайнята більш сильним конкурентом або занадто великим є вплив хижаків і паразитів, вид в ньому не приживається. Прикладом розбіжності фізіологічного і синекологічного оптимумів – масове розмноження шкідника зернових культур, гессенського комарика, після особливо сурових зим. В нормальні за умовами роки гессенського комарика дуже знищують декілька видів його природних ворогів – паразитичних перетинчастокрилих наїзників. В

сурові зими вони вимерзають майже повністю, що дає можливість шкіднику швидко відновити власну численність, що зменшується морозами, і розмножуватись без перешкод у загрозливої для врожаю кількості.

Міжвидові зв'язки, які формують біоценоз, обумовлюють закономірні співвідношення в ньому видів, їх екологічних особливостей, численності, розподілу в просторі, тобто створюють певну структуру біоценозу.

Структура біоценозу.

Структурою будь-якої системи є закономірності у співвідношенні і у зв'язках її частин. Структура біоценозу багатопланова, і при вивченні її виділяють різні аспекти.

Видова структура біоценозу.

Під видовою структурою біоценозу розуміють різноманітність в ньому видів і співвідношення їх численності або маси. Розрізняють бідні і багаті видами біоценози. У пустелях, у тундрі, у сильно забруднених водоймах – всюди, де один або декілька факторів середовища далеко відхиляються від середнього оптимального для життя рівня, угруповання дуже збіднені, тому що лише небагато видів здатні пристосуватись до таких тяжких умов. Невеликим є видовий спектр і в тих біоценозах, які часто піддаються катастрофічним впливам, наприклад, затопленню при розливах річок або при регулярному знищенні трав'яного покриву при оранці тощо. І навпаки, там, де умови абіотичного середовища наближуються до оптимальних для життя, виникають дуже багаті видами угруповання. Прикладами можуть служити тропічні ліси, коралові рифи, долини річок в аридних районах тощо.

Видовий склад біоценозів залежить також від тривалості їх існування, історії кожного біоценозу. Молоді угруповання, що тільки формуються, звичайно включають менший набір видів, ніж ті, що склались давно. Біоценози, які створені людиною, також бідніше видами, ніж схожі з ними природні системи.

Майже всі наземні і більшість водних біоценозів включають до свого складу і мікроорганізми, і рослини, і тварин, і гриби. Однак у деяких умовах формуються біоценози, в яких нема рослин (наприклад, у печерах або у водоймах нижче фотичної зони), а у виключних випадках – такі, що складаються лише з мікроорганізмів (наприклад, в анаеробному середовищі на дні водойм, сірководневих джерелах тощо).

Загальну кількість видів у біоценозі підрахувати досить складно через методичні складності обліку мікроскопічних організмів і не розробленості систематики багатьох груп. Однак зрозуміло, що багаті на види природні угруповання містять тисячдини десятки тисяч видів, що об'єднуються складною системою різноманітних взаємозв'язків.

Складність видового різноманіття угруповання значною мірою залежить від різноманітності середовища існування. Вплив різноманітності умов на різноманітність видів проявляється у так званому "пограничному" ефекті. Відомо, що на узліссі звичайно рослинність багатша і пишніша, там гніздиться більше видів птахів, зустрічається більше видів комах, павуків тощо, ніж в глибині лісу. Тут різноманітніше умови освітленості, вологості, температури. Чим більше розрізняються умови сусідніх біотопів, тим сильніше проявляється "пограничний" ефект. Видове багатство сильно зростає в місцях контактів лісових і трав'янистих, водних і сухопутних угруповань тощо. Прояв пограничного ефекту властивий флорі і фауні проміжних смуг між контрастними природними зонами (лісотундра, лісостеп).

Різноманітність середовища створюється як абіотичними факторами, так і живими організмами. Кожен вид створює умови для закріплення в біоценозі і інших видів, пов'язаних з ним трофічними і топічними відношеннями. Наприклад, ховрашки, що

освоюють нові для них місця, приваблюють туди хижаків, для яких вони є звичною їжею, а також привносять біля 50 видів своїх паразитів і сотні видів норових співмешканців. Для тварин додаткову різноманітність середовища створює рослинність. Чим сильніше вона розвинена, тим більш різноманітні мікрокліматичні умови, і тим більше екологічних ніш в біоценозі і багатший його видовий склад.

Крім кількості видів в біоценозі, для характеристики його видової структури важливо визначити їх кількісні співвідношення. Для оцінки кількісного співвідношення видів в сучасній екологічній літературі часто використовують **індекс різноманітності**, що обчислюється за формулою Шеннона:

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

де \sum – знак суми, p_i – частка кожного виду в угрупованні (за численністю або масою), а $\log_2 p_i$ – двоичний логарифм p_i .

Кількість представників різних видів в біоценозі надзвичайно варіабельна. Одні з них зустрічаються зрідка, інші настільки часто, що визначають зовнішній вигляд (аспект) біоценозу, наприклад, ковила в ковиловому степу. Види, які переважають за численністю, є **домінантами** в угрупованні. Наприклад, в ялинових лісах серед дерев домінує ялина, в трав'яному покриві – квасениця, серед птахів – корольок, зарянка, пеночка-теньковка, серед мишоподібних гризунів – руда і червоно-сіра полівки тощо.

Домінанти панують в угрупованні і складають його "видове ядро". Однак не всі домінанти однаково впливають на біоценоз. Серед них є такі, що своєю життєдіяльністю у найбільшому ступені створюють середовище для всього угруповання і без яких існування більшості інших видів неможливо. Такі види називають **едифікаторами** (у буквальному перекладі з латинської – будівельники). Основними едифікаторами наземних біоценозів є певні види рослин: в ялинових лісах – ялина, в соснових – сосна, в степах – дернинні злаки (ковила, типчак тощо). Однак у деяких випадках едифікаторами можуть бути і тварини. Наприклад, на територіях, що зайняті колоніями байбаків, саме їх риюча діяльність визначає, в основному, і характер ландшафту, і мікроклімат, і умови зростання рослин.

Крім відносно невеликої кількості видів-домінантів, до складу біоценозів входить багато малочислених і навіть рідкісних форм. Чим специфічніше умови середовища, тим біднішим є видовий склад угруповання і вище численність окремих видів. Достатньо згадати спалахи масового розмноження лемінгів в тундрі або комах-шкідників в агроценозах.

У найбільш багатих біоценозах практично всі види малочислені. В тропічних лісах зрідка можна зустріти поруч декілька дерев однієї породи. В таких угрупованнях не відбувається спалахів масового розмноження окремих видів, біоценози відрізняються високою стабільністю. Крива, що відбиває видову структуру даного типу, має особливо круту ліву частину.

Рідкісні і малочислені види також дуже важливі для життя біоценозу. Вони складають його видове багатство, збільшують різноманітність біоценотичних зв'язків і є резервом для поповнення і заміщення домінантів, тобто надають біоценозу стійкості і забезпечують надійність його функціонування в різних умовах. Чим більше резерв таких видів в угрупованні, тим більша вірогідність того, що серед них знайдуться такі, які зможуть виконати роль домінантів при будь-яких змінах середовища. Іншими словами, чим вище видова різноманітність, тим стабільнішим є біоценоз. Діяльність людини дуже скорочує різноманітність в природних угрупованнях. Це викликає необхідність

передбачати її наслідки і вживати відповідні заходи для підтримування стійкості природних систем.

Для оцінки ролі окремого виду у видовій структурі біоценозу використовують різні показники, що засновані на кількісному обліку. **Рясність виду** – кількість особин даного виду на одиницю площі або об'єму простору, наприклад, кількість птахів, що гніздяться на 1 кв.км, або кількість дрібних ракоподібних в 1 куб. дм води тощо. Іноді замість кількості особин для розрахунку рясності використовують значення їх загальної маси. **Частота появи** характеризує рівномірність або нерівномірність розподілу виду в біоценозі. Вона розраховується як процентне співвідношення кількості проб або облікових ділянок, де зустрічається вид, до загальної кількості таких проб або ділянок. **Ступінь домінування** – показник, що відбиває відношення кількості особин даного виду до загальної кількості всіх особин даного угруповання.

На основі топічних зв'язків в біоценозі формуються **консорції** – групи різномірних організмів, що оселяються на тілі або в тілі особини будь-якого певного виду – центрального члена консорції. У більшості випадків члени консорції пов'язані також різноманітними трофічними відношеннями. консорції формуються фактично навколо представників будь-якого виду, що має середоутворюючий вплив на інших. Наприклад, сосна з її мікоризними грибами, епіфіт ними мохами і лишайниками, з членистоногими, що її населяють – складна консорція. Так як кожен член крупної консорції може бути, у свою чергу, центром більш дрібного об'єднання, виділяють консорції першого, другого, і третього порядків. Таким чином, біоценоз – це система пов'язаних між собою консорцій, які виникають на основі тісних топічних і трофічних відносин між видами.

Просторова структура біоценозу.

Просторова структура біоценозу визначається передусім складанням його рослинної частини – фітоценозу, розподілом надземної і підземної маси рослин.

Ярусністю фітоценозу називають розміщення органів рослин різних видів на різних висотах над поверхнею ґрунту і на різних глибинах в ґрунті. Розрізняють ярусність надземну і підземну. Різна кількість світла на різних рівнях визначає розподіл рослин за надземними ярусами.

Розподіл коренів рослин за підземними ярусами визначається змінами з глибиною ступеня зволоженості ґрунту і багатства її поживними речовинами; менш важлива, але має значення і зменшення аерації ґрунту з глибиною.

В одних і тих самих ярусах знаходяться рослини однакової висоти, близькі за своїми екологічними особливостями, або такі, що відрізняються (наприклад, хвойні і листяні породи), але яким необхідні однакові умови освітлення. В різних ярусах знаходяться рослини, у яких ці потреби різні. Рослини, що утворюють одні яруси, впливають на рослини, які входять до складу інших ярусів.

Рослини верхніх наземних ярусів більш світлолюбні, ніж рослини нижніх ярусів, і краще пристосовані до коливань температури і вологості. Під своїми кронами вони створюють умови слабкої освітленості і стабільної температури і вологості. Тому нижні яруси утворені рослинами, у яких потреби у світлі менше, ніж у рослин верхніх ярусів. У свою чергу рослини нижніх ярусів впливають на рослини верхніх ярусів. Так, наприклад, ярус мохів в ялиновому лісі накопичує значну кількість вологі.

Так само корені, що утворюють верхній підземний ярус, можуть перехоплювати дощову воду у рослин, корені яких знаходяться в більш глибоких ярусах. В свою чергу, корені більш глибоких ярусів перехоплюють капілярну воду, що піднімається.

Ярус – структурна частина фітоценозу. З цього витікає, що до того чи іншого ярусу слід відносити рослини, що досягають звичайних для даного виду розмірів. Молоді рослини, що тимчасово входять до складу більш низьких ярусів не повинні до них включатися. Точно так не потрібно виділяти в окремий ярус ті екземпляри, що тимчасово пригнічені.

Але ярусність характерна не для всіх угруповань. Найбільш чітко виражені яруси в лісових фітоценозах помірної зони. Тропічні ліси повністю позбавлені ярусності (від поверхні ґрунту і до верхньої межі угруповання буквально набито листками різних видів). Майже не виражена ярусність і в лучних фітоценозах.

Мозаїчність називають горизонтальне розчленування всередині фітоценозу. Фітоценоз звичайно не буває повністю однаковим на всьому своєму просторі. У лісі розрізняють ділянки під кронами дерев і більш освітлені, на болотах – купини і ділянки між ними тощо. Такі ділянки фітоценозу, що розрізняються за особливостями будови рослинного покриву, називають мікроценозами, або мікрофітоценозами. Причини мозаїчності різні. Частіше всього це неоднорідність умов існування, що викликана життєдіяльністю рослин: різниця в затіненні, хімізмі і фізичних особливостях опаду. Іноді це результат діяльності тварин, що викидають на поверхню ґрунт з глибоких горизонтів, поїдають рослини. Мозаїчність може бути пов'язана зі способом росту рослин, що утворюють купини або куртини.

Екологічна структура біоценозу.

Різні типи біоценозів характеризуються певним співвідношенням екологічних груп організмів, яке виражає **екологічну структуру біоценозу**. Біоценози зі схожою екологічною структурою можуть мати різний видовий склад, тому що одні й ті самі екологічні ніші можуть бути зайняті схожими за екологією, але далеко не спорідненими видами. Такі види, що виконують однакові функції у схожих біоценозах, називають **вікаруючими**. Явище екологічного вікаріату дуже поширено в природі. Наприклад, одну й ту саму екологічну нішу займає куниця в європейській і соболь в азіатській тайзі, бізони в преріях Північній Америки, антилопи в саванах Африки, дикі коні і кулани у степах Азії. Конкретний вид для біоценозу звісно мірою випадкове явище, тому що угруповання формуються з тих видів, що є у навколишньому середовищі. Але екологічна структура біоценозів, що складаються у певних кліматичних і ландшафтних умовах, строго закономірна. Так, в біоценозах різних природних зон закономірно змінюється співвідношення фітофагів і сапрофагів. У степових, напівпустельних і пустельних районах тварини фітофаги переважають над сапрофагами, у 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, що живляться фітопланктоном, або видів зі змішаним типом живлення. Трофічна структура таких угруповань різна.

Екологічну структуру угруповань відбиває також співвідношення таких груп організмів, як гігрофіти, мезофіти і ксерофіти серед рослин або гігрофіли, мезофіли і ксерофіли серед тварин. Цілком природно, що в сухих аридних умовах рослинність характеризується переважанням склерофітів і сукулентів, а в дуже зволжених біотопах багатше представлені гігро- і гідрофіти. Різноманітність і рясність представників тієї чи іншої екологічної групи характеризують біотоп у не меншому ступені, ніж точні виміри фізичних і хімічних параметрів середовища.

Лекція 8.

ЕКОЛОГІЧНІ СИСТЕМИ.

Угрупування організмів пов'язані з неорганічним середовищем тісними матеріально-енергетичними зв'язками. Рослини можуть існувати лише за рахунок постійного надходження до них CO₂, води, кисню, мінеральних солей. Гетеротрофи живуть за рахунок автотрофів, але потребують таких неорганічних речовин, як вода і кисень. У будь-якому конкретному місці запасів неорганічних речовин, необхідних для підтримування життєдіяльності організмів, що його населяють, вистачило б ненадовго, якщо б ці запаси не відновлювались. Повернення біогенних елементів в середовище відбувається як протягом життя організмів (в результаті дихання, екскреції, дефекації), так і після їх смерті, внаслідок розкладання трупів і рослинних рештків. Таким чином, угруповання утворює з неорганічним середовищем певну систему, в якій потік атомів, що викликається життєдіяльністю організмів, має тенденцію замикатись у кругообіг.

Будь-яку сукупність організмів і неорганічних компонентів, в якій може відбуватись кругообіг речовин, називають екосистемою. **Екосистема** – це біологічна система, що являє собою функціональну єдність угруповання організмів і навколишнього середовища, яка характеризується цілісністю та стійкістю, що виявляється у здатності до саморегуляції та самовідновлення. Термін був запропонований англійським екологом А.Тенслі, який підкреслював, що при такому підході неорганічні і органічні фактори виступають як рівноправні компоненти і ми не можемо відокремити організми від конкретного оточуючого середовища. А.Тенслі розглядав екосистеми як основні одиниці природи на поверхні Землі, хоча вони і не мають певного об'єму і можуть охоплювати простір будь-якого розміру.

Для підтримування кругообігу речовин в системі необхідна наявність запасу неорганічних молекул у формі, що засвоюється, і трьох функціонально різних екологічних груп організмів: продуцентів, консументів і редуцентів.

Продуцентами – це автотрофні організми, які здатні будувати свої тіла за рахунок неорганічних сполук. **Консументи** – це гетеротрофні організми, що споживають органічні речовини продуцентів або інших консументів і трансформують їх у нові форми. **Редуценти** – це організми, які живуть за рахунок мертвих органічних речовин, переводячи їх знов у неорганічні сполуки. Класифікація ця відносна, тому що і консументи, і самі продуценти є частково редуцентами, протягом життя виділяючи у навколишнє середовище мінеральні продукти обміну речовин. Кругообіг атомів може підтримуватись в системі і без проміжної ланки – консументів, за рахунок діяльності двох інших груп. Однак такі екосистеми трапляються як виключення, там, де функціонують угруповання, що сформовані лише з мікроорганізмів. Роль консументів виконують в природі в основному тварини, їх діяльність по підтримуванню і прискоренню циклічної міграції атомів в екосистемах складна і багатогранна.

Масштаби екосистем в природі дуже різноманітні. В якості окремих екосистем можна розглядати, наприклад, і подушку лишайників на стовбурі дерева, і невелику тимчасову водойму, ліс, степ весь океан і, нарешті, всю поверхню Землі, що зайнята життям.

Паралельно з розвитком концепції екосистем успішно розвивається вчення про **біогеоценози**, автором якого був академік В.Н.Сукачев (1942). "Екосистема" і

"біогеоценоз" – близькі за сутністю поняття, але екосистема – є поняттям широким, гнучким, безранговим, що належить до систем будь-якої розмірності – від краплі ставкової води, луків, лісу, Світового океану і поверхні Землі в цілому. Біогеоценоз – поняття більш конкретне і чітке у відношенні територіальної обмеженості, що належить до ділянок суші або акваторій, які зайняті певними одиницями рослинного покриву – фітоценозами. Наука про біогеоценози – біогеоценологія – займається вивченням функціонування екосистем в конкретних умовах ландшафту, в залежності від властивостей ґрунту, рельєфу, характеру оточення біогеоценозу і його первинних компонентів – гірських порід, тварин, рослин, мікроорганізмів.

Потік енергії.

Організми в екосистемах пов'язані спільністю енергії і поживних речовин. Якщо в системі є енергія, то в ній може здійснюватись робота. Живі організми потребують енергії так само, як машини для того, щоб працювати. Всю екосистему можна порівняти з єдиним механізмом, що споживає енергію і поживні речовини для здійснення роботи. Поживні речовини виникають з абіотичного компоненту системи, в який і повертаються або у якості відходів, або після загибелі і руйнування організмів. Таким чином, в екосистемі проходить кругообіг поживних речовин, в якому беруть участь як живі, так і неживі компоненти. Такі кругообіги називають **біогеохімічними циклами**.

Рушійною силою цих кругообігів у будь-якому випадку є енергія сонячного випромінювання. Фото синтезуючі організми безпосередньо використовують енергію сонячного світла, а потім передають її іншим представникам біотичного компоненту. В результаті створюється потік енергії і поживних речовин через екосистему. Необхідно ще відмітити, що кліматичні фактори абіотичного компоненту – температура, рух повітряних мас, випаровування і опади – теж регулюються надходженням сонячної енергії.

Для того, щоб зрозуміти, чому має місце лінійний потік енергії через екосистему, а не її кругообіг і повторне використання, як у випадку поживних речовин, необхідно коротко розглянути термодинамічні міркування.

Енергія може існувати у вигляді різноманітних форм, що взаємо перетворюються, таких як механічна, хімічна, теплова чи електрична енергія. Перехід однієї форми в іншу, що називається перетворенням енергії, підлягає законам термодинаміки. **Перший закон термодинаміки – закон збереження енергії**, гласить, що енергія може перетворюватись з однієї форми в іншу, але не може бути створена чи знищена. **Другий закон термодинаміки – закон зростання ентропії** стверджує, що процеси, пов'язані з перетворенням енергії, можуть проходити мимовільно лише при умові, що енергія переходить з концентрованої форми в розсіяну (деградує). Ентропія – це міра кількості зв'язаної енергії, яка стає недоступною для використання, або міра зміни впорядкованості, яка відбувається при деградації енергії.

Найважливішою характеристикою організмів, екосистем і біосфери в цілому є здатність створювати і підтримувати високий ступінь впорядкованості, або стан з низькою ентропією.

Таким чином, екосистеми є відкритими нерівноважними термодинамічними системами, які постійно обмінюються з навколишнім середовищем енергією і речовиною, зменшуючи тим самим ентропію всередині себе, але збільшуючи ентропію ззовні у відповідності із законами термодинаміки.

При виконанні роботи енергія не може бути використана на всі 100% і частина її неодмінно перетворюється на тепло. Тепло – результат випадкового руху молекул, тоді як робота – це завжди невід випадкове, впорядковане використання енергії. Поняття "робота" стосується будь-якого процесу, що протікає в живій системі зі споживанням енергії (це стосується процесів як на клітинному рівні, так і на рівні організмів).

Таким чином, живі організми – це перетворювачі енергії, і при її перетворенні частина енергії втрачається у вигляді тепло. Фактично живі організми не використовують тепло як джерело енергії, для здійснення роботи вони використовують світлову і хімічну енергію. Трофічні зв'язки в екосистемах – це механізми передачі енергії від одного організму до іншого. Енергія може передаватись не більш, ніж через 4 – 6 ланок ряду, який складається з організмів, що послідовно споживають один одного. Такі ряди, в яких можна прослідити шляхи початкової дози енергії, називаються **ланцюгами живлення**.

Місце кожної ланки в ланцюгу живлення називається **трофічним рівнем**. Перший трофічний рівень – це завжди продуценти, які створюють органічну масу. Рослиноїдні консументи належать до другого трофічного рівня, а м'ясоїдні, що живляться за рахунок рослиноїдних форм, – до третього. Ті, що споживають інших м'ясоїдних – відповідно до четвертого тощо. Таким чином, розрізняють консументів першого, другого і третього порядків, що займають різні рівні в ланцюгах живлення. Основну роль при цьому відіграє трофічна спеціалізація консументів. Види з широким спектром живлення можуть включатись в трофічні ланцюги на різних трофічних рівнях (людина, ведмідь). Види, що спеціалізуються на рослинній їжі (тля, зайцеподібні, копитні), завжди є другою ланкою в ланцюгах живлення.

Енергетичний баланс консументів складається наступним чином. Їжа, що поглинається, засвоюється не повністю. Незасвоєна частина знову повертається у зовнішнє середовище у вигляді екскрементів, і в подальшому може включатись в інші ланцюги живлення. Процент засвоєної їжі у тварин складає від 10 – 12 до 75% і більше. Асимільована організмом їжа витрачається двома шляхами. Більша частина енергії використовується на підтримання робочих процесів в клітинах, а продукти розщеплення видаляються з організму у складі екскретів (сечі, поту, різноманітних виділень залоз) і вуглекислого газу, що утворюється при диханні. Енергетичні витрати на підтримання всіх метаболічних процесів умовно називають **тратою на дихання**, тому що загальні їх масштаби можна оцінити, враховуючи виділення CO₂ організмом. Менша частина засвоєної їжі трансформується в тканини самого організму, тобто витрачається на ріст або відкладання запасних поживних речовин, збільшення маси тіла.

Ці відношення скорочено можна виразити формулою:

$$P = \Pi + D + H,$$

де P – раціон консумента, тобто кількість їжі, що він з'їдає за певний період часу; Π – продукція, тобто трати на ріст; D – трати на дихання, тобто на підтримання обміну речовин за той же самий період; H – енергія незасвоєної їжі, що виділяється у вигляді екскрементів.

"Трати на дихання" у багато разів більші, ніж на збільшення маси самого організму і залежить від стадії розвитку і фізіологічного стану організмів. У молодих трати на ріст можуть бути значними, а дорослі організми використовують енергію їжі майже виключно на підтримання обміну речовин і дозрівання статевих продуктів.

Іншими словами, більша частина енергії при переході від однієї ланки ланцюга живлення до іншої втрачається, тому що до наступного користувача може надійти лише та енергія, яка заключається в масі організму, що поїдається. Ці втрати складають приблизно 90% при кожному акті передачі енергії через трофічний ланцюг. Отже, якщо калорійність рослинного організму 1000 Дж, при повному поїданні його травоядною твариною в тілі останнього залишиться від цієї порції всього 100, в тілі хижака – лише 10 Дж, а якщо цього хижака з'їсть інший, то йому дістанеться тільки 1 Дж, тобто 0,1%.

Таким чином, запас енергії, що накопичується зеленими рослинами, в ланцюгах живлення стрімко виснажується. Тому трофічний ланцюг включає звичайно всього 4 – 5 ланок. Загублена в ланцюгах живлення енергія може бути восполнена тільки надходженням нових її порцій. Тому в екосистемах не може бути кругообігу енергії, аналогічного кругообігу речовин. Екосистема функціонує лише за рахунок направленої потоку енергії, постійного надходження її ззовні у вигляді сонячного випромінювання або готових запасів органічних речовин.

Трофічні ланцюги, які починаються з фотосинтезуючих організмів, називаються **ланцюгами виїдання** (або пасовищними, або ланцюгами використання), а ланцюги, які починаються з відмерлих решток рослин, трупів і екскрементів тварин, – **детритними ланцюгами розкладання**. Приклад ланцюга виїдання: хвоя сосни – гусінь соснового шовкопряду – велика синиця – яструб – пухоїд. Приклад ланцюга розкладання: лісова підстилка – дощовий черв'як – чорний дрозд – пухоїд; мертва тварина – личинки мух – трав'яна жаба – вуж. Таким чином, потік енергії, що входить в екосистему, розбивається далі як би на два основних русла, поступаючи до консументів через живі тканини рослин або через запаси мертвої органічної речовини, джерелом якої є фотосинтез.

В різних типах екосистем потужність потоків енергії через ланцюги виїдання і розкладання різна: у водних угрупованнях більша частина енергії, яка фіксована одноклітинними водоростями, поступає до тварин, що живляться фітопланктоном, і далі – до хижаків, і значно менша частина включається до ланцюгів розкладання. У більшості екосистем суші протилежне співвідношення: в лісах, наприклад, більше 90% щорічного приросту рослинної маси поступає через опале листя в детритні ланцюги.

Біологічна продуктивність.

Швидкість, з якою продуценти екосистеми фіксують сонячну енергію, енергію в хімічних зв'язках органічної речовини, що синтезується, визначає **продуктивність угруповань**. Органічну масу, яку створюють рослини за одиницю часу, називають **первинною продукцією угруповання**. Продукцію виражають кількісно в сирій або сухій масі рослин або в енергетичних одиницях – еквівалентному числі джоулів.

Валова первинна продукція – кількість речовини, що створюється рослинами за одиницю часу при даній швидкості фотосинтезу. Частина цієї продукції (від 40 до 70%) йде на підтримання життєдіяльності самих рослин (трати на дихання). Частина створеної органічної маси, що залишається, характеризує **чисту первинну продукцію**, яка являє собою величину приросту рослин. чиста первинна продукція – це енергетичний резерв для консументів і редуцентів. Перероблюючись в ланцюгах живлення, вона витрачається на поповнення маси гетеротрофних організмів. Приріст за одиницю часу маси консументів – це **вторинна продукція** угруповання. Вторинну продукцію розраховують окремо для кожного трофічного рівня, тому що приріст маси на

кожному з них відбувається за рахунок енергії, що поступає з попереднього. **Вторинною продуктивністю** називають швидкість утворення продукції гетеротрофами.

Гетеротрофи живуть за рахунок чистої первинної енергії угруповання. В різних екосистемах вони витрачають її з різною повнотою. Якщо швидкість витрачання первинної продукції в ланцюгах живлення відстає від темпів приросту рослин, то це призводить до поступового збільшення загальної біомаси продуцентів. Біомасою називають сумарну масу організмів даної групи або всього угруповання в цілому. Часто біомасу виражають в еквівалентних енергетичних одиницях.

Недостатня утилізація продуктів опаду в ланцюгах розкладання має наслідком накопичення в системі мертвої органічної речовини, що відбувається, наприклад, при заторфовуванні боліт, заростанні водойм, створенні запасів підстилки в хвойних лісах тощо. Біомаса угруповання з врівноваженим кругообігом речовин залишається відносно постійною, тому що практично вся первинна продукція витрачається в ланцюгах живлення і розкладання.

Екосистеми дуже різноманітні за відносною швидкістю створення і витрачання як чистої первинної продукції, так і чистої вторинної продукції на кожному трофічному рівні. Однак всім без виключення екосистемам властиві певні кількісні співвідношення первинної і вторинної продукції, які одержали назву **правила піраміди продукції, або екологічної піраміди Ч.Елтона**: на кожному попередньому трофічному рівні кількість біомаси, що створюється за одиницю часу, більше, ніж на наступному. Графічно це правило виражається у вигляді пірамід, що звужуються доверху, і утворені поставленими один на одного прямокутниками рівної висоти, довжина яких відповідає масштабам продукції на відповідних трофічних рівнях. Піраміда продукції відбиває закони витрачання енергії в трофічних ланцюгах.

кінцеві хижаки

м'ясоїдні тварини II порядку

м'ясоїдні тварини I порядку

рослиноїдні тварини

рослини

У більшості наземних екосистем діє також **правило піраміди біомас**, тобто сумарна маса рослин оказується більше, ніж маса всіх фітофагів і трав'яних, а маса тих, у свою чергу, перебільшує масу всіх хижаків. Відношення річного приросту рослинності до біомаси в наземних екосистемах порівняно невелике. В різних фітоценозах це відношення складає від 2 до 76%, причому в лісах ця величина не перевищує 6,5%, в угрупованнях з переважанням трав'янистих форм до 40 – 55%, а в трав'янисто-чагарникових фітоценозах досягає 70 – 76%.

В океанах основними продуцентами є одноклітинні водорості з високою швидкістю зміни поколінь, їх річна продукція в десятки і навіть в сотні разів може перевищувати запас біомаси. Вся чиста первинна продукція так швидко втягується в ланцюги живлення, що накопичення біомаси водоростей дуже мале, але внаслідок

високих темпів розмноження невеликий їх запас оказується достатнім для підтримування швидкості відтворення органічної речовини.

Для океану правило піраміди біомас не дійсне, вона має перевернутий вигляд. На вищих трофічних рівнях переважає тенденція до накопичення біомаси, тому що тривалість життя крупних хижаків велика, швидкість зміни поколінь, навпаки, мала, і в їх тілах затримується значна частина речовини, що надходить по ланцюгам живлення.

У тих трофічних ланцюгах, де передача енергії відбувається в основному через зв'язки хижак – жертва, часто діє **правило піраміди чисел**: загальне число особин, що приймають участь в ланцюгах живлення, з кожною ланкою зменшується. Це пов'язано з тим, що хижаки, як правило, більше за розміром об'єктів свого живлення і для підтримування біомаси одного хижака потрібно декілька або багато жертв.. з цього правила можуть бути і виключення – це рідкі випадки, коли більш дрібні хижаки живуть за рахунок групового полювання на крупних тварин. Це правило не можна застосовувати також до ланцюгів живлення паразитів, розміри яких з кожною ланкою зменшуються, а кількість особин збільшується.

Всі три правила пірамід – чисел, біомаси і продукції (екологічна піраміда) – виражають енергетичні відносини в екосистемах, і якщо перші два проявляються в угрупованнях з певною трофічною структурою, то останнє (екологічна піраміда) має універсальний характер.

Динаміка угруповань.

Будь-який біоценоз є динамічним, в ньому постійно відбуваються зміни в стані і життєдіяльності його членів і співвідношенні популяцій. Всі ці різноманітні зміни можна віднести до двох основних типів: циклічні і поступові.

Циклічні зміни угруповань відбивають добову, сезонну і різнорічну періодичність зовнішніх умов і прояву ендогенних ритмів організмів.

Добові зміни в житті біоценозу виражаються у змінах інтенсивності транспірації, дихання, фотосинтезу, у добових рухах квіток і листків, у ритмі відкривання і закривання квіток. Ці зміни мають ритмічний характер і значною мірою визначаються особливостями фітоклімату, який створюють рослинні угруповання.

Сезонні відміни у термінах проходження фенологічних фаз різними видами постійно спостерігаються у біоценозах, послаблюючись або зупиняючись у несприятливих періодах (зима, посушливий період) і підсилюючись у сприятливих періодах року. Ці зміни дозволяють сумісно великої кількості видів рослин, ніж у тому випадку, коли б вони розвивались одночасно. На певний час року багато видів практично повністю виключається з життя біоценозів, переходячи до стану спокою, перекочуючи в інші біотопи.

Флуктуаційні, або різнорічні зміни, пов'язані з відмінами умов середовища існування біоценозу в різні роки. Їх характерними ознаками є: зворотність змін, або, точніше, повернення до стану, що є близьким до вихідного, їх неспрямованість, тобто різна орієнтованість змін в окремі роки, стійкий видовий склад і відсутність ефективних інвазій – появи нових домінантів, що призводить до спрямованих змін угруповань.

Флуктуації можуть викликатися змінами метеорологічних, гідрологічних умов і відмінами у впливі людини. Ці первинні причини впливають не тільки на рослинність, але й на тварин і мікроорганізми, зміни яких також можуть стати причинами (вже вторинними) флуктуацій.

За ступенем прояву розрізняють флуктуації:

а) **скриті**, що виявляються лише при точних обліках і не мають суттєвого значення для життя біоценозу;

б) **осциляторні** – короткострокові (1 – 2 роки) зміни у співвідношенні компонентів біоценозу;

в) **дигресійно-демутаційні** – більш тривалі зміни (від 3 до 10 років), що викликаються більш глибокими змінами умов і обов'язково супроводжуються масовим відмиранням (або переходом у стан вторинного спокою) одного чи декількох компонентів біоценозу.

У біоценозах мають місце також зміни, що пов'язані зі змінами вікового складу популяцій, зокрема з онтогенезом едификаторів. Онтогенетичні зміни лісових фітоценозів супроводжуються суттєвими змінами структури і складу супутніх порід деревостану і нижніх ярусів при збереженні лісоутворюючого значення панівної породи. Ці зміни відбуваються "всередині" лісової асоціації і займають проміжок часу, який, як мінімум, дорівнює тривалості життя одного покоління лісоутворюючої породи (від 40 до 300 років у переважній більшості типів лісу помірної зони). Прикладом онтогенетичних змін можуть служити розвиток лісового угруповання від стадії молодняка до лісу, що досягає і стиглого лісу. Цей розвиток супроводжується не тільки змінами віку рослини-едификатора, але й відповідними змінами фітосередовища і співвідношень компонентів рослинного покриву.

Всі ці зміни відбуваються в межах одного біоценозу. В той же самий час ці зміни можуть вийти за межі одного біоценозу: різнорічні зміни при збільшенні амплітуди коливань умов існування можуть переходити в зміни одного угруповання іншим; процеси мікроеволюції, які викликають зміни в межах одного біоценозу, лежать в основі макроеволюції, яка призводить до зміни одного біоценозу іншим.

Зміни бувають ненаправлені і направлені. Ненаправлені являють собою подальше поглиблення процесу різнорічних змін в межах одного біоценозу. Направлені зміни називаються **сукцесіями** і вони є такими незворотними змінами, при яких одні угруповання змінюються іншими.

Сукцесії можуть починатися на ділянках, які повністю позбавлені життя (**первинні сукцесії**), і на ділянках з рослинним покривом, що тою чи іншою мірою зруйнований, або в результаті різкої зміни умов існування змінює напрямок розвитку, наприклад, ділянки, що заболочуються, внаслідок дренажу починають осушуватися (**вторинні сукцесії**). Сукцесія включає всі зміни біоценозу, починаючи з заселення оголеної території або території з порушеною рослинністю чи зі зміною напрямку розвитку біоценозу, і закінчуючи тим часом, коли угруповання прийде у відносну відповідність з кліматичними і всіма іншими умовами існування в даному місці.

Процес зміни біогеоценозів, за Ф.Клементсом, складається з декількох етапів:

- виникнення незайнятої життєм ділянки;
- міграція на неї різноманітних організмів або їх зачатків;
- приживання організмів на новому місці;
- конкуренція між собою і витіснення окремих видів;
- перетворення живими організмами середовища життя;
- поступова стабілізація умов та взаємовідносин.

Кожне угруповання, яке в процесі сукцесії змінює інше, називають **стадією** цієї **сукцесії**. Заключне угруповання, яке знаходиться у відносній відповідності до умов існування, називають **клімаксом**. Всю конкретну сукцесію в цілому називають **серією**.

В одному й тому ж місці однотипна серія може повторюватись багаторазово, якщо повторюються порушення рослинного покриву або його знищення, чи різко змінюються умови існування.

Сукцесії накладаються на зміни, що відбуваються в угрупованні (добові, сезонні, різнорічні, онтогенетичні тощо), а також на різнорічні зміни угруповань. В кожному даний момент в рослинному покриві спостерігаються зміни всіх типів.

Утворення ділянок, повністю позбавлених рослинного покриву, і ділянок, де рослинний покрив тою чи іншою мірою зруйнований, викликається дією вітру (вітрова ерозія), відходом берегів водойм і zalивання ділянки водою, вигоранням рослинного покриву, вигризанням рослин тваринами, вирубкою лісу, розорюванням земель, тобто кліматичними, едафічними, біотичними і антропогенними факторами.

Процес сукцесії на оголених ґрунтах обов'язково включає дві фази: **поступове формування біоценозу** із рослин, тварин, грибів та мікроорганізмів, що поселяються на голій площі і **зміну одного сформованого біоценозу іншим**. При вторинних сукцесіях перша фаза може починатися з однієї з проміжних стадій або повністю відсутня.

Зміни одних біоценозів іншими.

Спостерігається два основних типи змін: **ендодинамічні**, що відбуваються внаслідок розвитку самого біоценозу, який змінює середовище і при цьому змінюється сам; і **екзодинамічні**, що виникають під дією зовнішніх факторів. Приклади ендодинамічних змін – процеси заболочування лісів в результаті змін в їх ґрунтовому покриві; процеси заростання водойм; розвиток рослинного покриву на скелях і висушених днищах водойм тощо. Екзодинамічні зміни – зміни рослинного покриву на вирубках, перелогах, місцях пожеж, ділянках, що засипані лавиною або залиті селевим потоком тощо.

Екзодинамічні зміни в залежності від факторів, що їх викликають, поділяють на:

а) **кліматогенні** – заміна одних біоценозів іншими під впливом зміни клімату, наприклад, у бік збільшення або зменшення вологості;

б) **едафогенні** зміни – заростання оголених ділянок, що виникають під впливом ерозійної діяльності;

в) **зоогенні** – зміни, що виникають під впливом тварин;

г) **пірогенні** – зміни внаслідок пожеж;

д) **антропогенні** – зміни, що пов'язані з безпосереднім або опосередкованим впливом антропогенного фактору.

Перша група антропогенних змін – це зміни, що відбуваються під дією постійного випасу, осушення, зрошення, удобрення, дією атмосферних забруднювачів, радіації тощо. В цьому випадку зміни можуть супроводжуватись підвищенням продуктивності, наприклад, при внесенні добрив, зрошенні або знижувати її. В останньому випадку процес називається **ретрогресією**. Класичним прикладом ретрогресії є зміна складу рослинності під впливом випасу. У степах, де при сінокісному використанні домінують ковили і різнотрав'я, при випасанні домінування спочатку переходить до типчаку, який значно стійкіший до комплексу факторів випасання: ущільнення ґрунту, витоптування і постійне об'їдання пагонів. Однак якщо інтенсивність випасання ще

більша, то не витримує і типчак, і масово розвивається полин австрійський, який в умовах степової зони є своєрідним чемпіоном стійкості до випасання. При внесенні добрив чемпіонами можуть бути кульбаба лікарська, види подорожника, конюшина повзуча і "чемпіон чемпіонів" – спориш. Приблизно так протікають сукцесії під впливом рекреаційних навантажень. У травостой лісів відбувається поступова заміна типових лісових видів пасовищними лучними, зникає відновлення деревних порід, і тому деревостан з часом стає більш рідким.

Дуже цікаві сукцесії під впливом радіації, які описали Р.Уїттекер і Дж.Вудвелл в експерименті на острові Лонг. Оказалось, що по мірі збільшення дози радіації сукцесія стає як би дзеркальним відбитком тієї, що протікає при заростанні скель. Спочатку зникають дерева, потім чагарники, мохи і лишайники, і, нарешті, найбільш стійкими до дії радіації okazуються одноклітинні водорості, що знаходяться у ґрунті. У такий же послідовності, до речі, відбуваються зміни складу і структури угруповань і при сильному забрудненні, наприклад, при осаді пилу деяких підприємств гірничодобувної промисловості і при "переудобрюванні" – на території навколо підприємств, що виробляють мінеральні добрива.

Однак, якщо дія фактору, що викликає сукцесію, припиняється, починається зворотній процес відновлення. На пасовищах починається процес постпасовищної демутації – поступово знов появляються (або через підземні вегетативні органи чи насіння, що збереглись у ґрунті, або через насіння, що заноситься тваринами або вітром) ті ж самі види, які характерні для сінокісного степу. У лісі після зведення деревостану, після рубки або пожежі починається процес відновлення, причому спочатку бурхливо розвиваються трави, які одержали додаткові ресурси в результаті зникнення пологів дерев, гниття їх коренів. Далі можуть відновлюватися ті породи, які були знищені, або з'являється "буферна" порода, як, наприклад, вільха в ялиниках. І вже під пологом вільхи починається відновлення ялини, яка добре почуває себе під тінню вільхи і потім, коли рослини виростуть, пригнічує її.

Повне відновлення можливо не завжди, і тому після сильних впливів людини екосистема може не приходити до колишнього стану. На межі лісів і степів знищення лісу сприяє формуванню вже не лісової, а степової рослинності. Після пожежі і випасу на місці тропічного лісу може формуватися савана. Після покидання паші перелоги багато десятків років залишаються відмінними за видовим складом від вихідного степу або прерії. Погано відновлюються угруповання тундри після випасу великих стад оленів; перевипасу у горах викликає розвиток процесів ерозії, і в цьому випадку після втрати мілкоземистого шару відновлення затягується на тисячоліття.

Іншими словами, далеко не після кожного впливу людини рослинність може відновитися. Людині приходить допомогати ліквідації наслідків власного (часто необачного) впливу на природу – проводити насадження лісів, висіювати травосуміші. Особливою турботою для людства є відновлення рослинності на промислових техногенних субстратах – відвалах доріг, намитих ґрунтах тощо. Площа їх безперервно збільшується, і тому перетворити їх на корисні екосистеми, що дають кисень і рослинну біомасу – завдання досить актуальне.

Чи є сукцесії безконечними або вони закінчуються якимось біоценозом, що далі не змінюється? Як відбуваються самі зміни?

Розвиток, в тому числі і розвиток біоценозів, ніколи не припиняється. Біоценози змінюються завдяки своїй взаємодії з навколишнім середовищем. Зміни у складі біоценозу, більш швидкі або більш повільні, відбуваються безперервно і поступово. Однак протягом цього безперервного розвитку доводиться виділяти стадії, оскільки певна група видів, що домінує у даний момент, поступається домінуванням іншої групи видів, а вплив першої групи зменшується.

Якщо через якісь причини біоценоз руйнується, він відновлюється відносно швидкими темпами, але якщо таких різких змін немає, зміни біоценозу відбуваються більш повільно. Ці зміни відбуваються навіть у тих випадках, коли кліматичні умови відносно стабільні. При цьому біоценоз змінюється за рахунок мікроеволюції видів, що його утворюють, тобто шляхом більш глибоких пристосувань цих видів до умов середовища та один до одного. Однак темпи цих змін неоднакові. На ділянках, де рослинний покрив був знищений людиною, або на ділянках, що первинно позбавлені рослинності, перші стадії змінюють одна одну через рік – декілька років, а далі процес змін уповільнюється і більш пізні стадії відновлення або формування біоценозу займають десятиріччя, а потім і століття. Біоценози, що вже склались, змінюють один одного уже протягом тисяч, десятків і сотень тисяч років. Нарешті, тривалість філоценогенетичних змін відповідає тривалості геологічних періодів.

Зміни середовища, спочатку сприятливі для біоценозу, потім можуть стати для нього несприятливими. Що призводить до зміни одного біоценозу іншим. Так, підводні луки, що розвиваються на дні водойми, сприяють його обмілінню у першу чергу за рахунок збільшення потужності шару мулу на дні. Коли внаслідок обміління ділянка дна водойми, що зайнята підводними луками, стає несприятливою для їх зростання, вони змінюються угрупованнями рослин з плаваючими на поверхні води листками або рослинами, які напівзанурені у воду.

Організми, які при зміні біоценозів залишаються в нових біоценозах, пристосовуються до нових умов середовища і утворюють нові біотики і екотипи. Таким чином, в процесі зміни біоценозів відбувається мікроеволюція видів.

Поступово внаслідок зміни виникають біоценози, що найбільш відповідають умовам середовища, як кліматичним, так й едафічним, а також складені з видів, які добре пристосовані до сумісного існування. Такі угруповання оказують досить глибокий перетворюючий вплив на середовище існування. Зрозуміло, що формується біоценоз і навіть біогеоценоз в цілому із властивими цьому ценозу фітокліматом і гідрологічним режимом, що перетворився під впливом ценозу. Ця стадія, як вже говорилося, одержала назву **клімаксової**, або **клімаксу**. Цілком зрозуміло, що в силу свого "припасування" до умов існування клімаксова стадія набагато більш стійка, ніж початкова і перехідні стадії даної серії. Тим не менш і клімакс продовжує змінюватись, хоча й набагато повільніше, ніж інші стадії. Ці зміни пояснюються тим, що ніколи не припиняється зміна зовнішніх умов, які викликають зміни або всього географічного середовища, або його окремих частин – атмосфери, літосфери тощо.

Лекція 9.

БІОСФЕРА. ОСНОВНІ БІОГЕОХІМІЧНІ ЦИКЛИ. СТАБІЛЬНІСТЬ БІОСФЕРИ ТА ЇЇ РЕГУЛЯТОРНІ МЕХАНІЗМИ.

Ідея про вплив життя на природні процеси на великих просторах Землі вперше була науково обґрунтована на рубежі XIX і XX століть в роботах В.В.Докучаєва, який вказав на залежність типу ґрунтоутворення не тільки від клімату, але й від сукупного впливу рослинності і тварин.

У 20-ті роки XX століття в працях В.І.Вернадського було розроблено уявлення про біосферу як глобальну єдину систему Землі, де весь основний хід геохімічних і енергетичних перетворень визначається життям. Ідеї Вернадського набагато випередили стан сучасної йому науки і належним чином були оцінені лише у другій половині XX століття, після виникнення концепції екосистем. Більшість процесів, що змінюють протягом геологічного часу планету Земля, розглядали раніше як чисто хімічні, фізичні або фізико-хімічні явища (розмивання, розчинення, осадження, гідроліз тощо). В.І.Вернадський вперше створив вчення про геологічні ролі живих організмів, показавши, що діяльність живих істот є головним фактором перетворення земної кори.

Вернадський вважав, що життя – така ж вічна основа Космосу, якими є матерія та енергія. Виходячи з уявлення про біосферу як про земний, але одночасно і космічний механізм, В.І.Вернадський пов'язував її утворення та еволюцію з організованістю Космосу.

Біосферою В.І.Вернадський назвав ту область нашої планети, в якій існує або коли-небудь існувало життя і яка постійно піддається або піддавалась впливу живих організмів. Іншими словами, біосфера є оболонкою життя, областю існування живої речовини.

Участь кожного окремого організму в геологічній історії Землі дуже мала. Однак живих істот на Землі безкінечно багато, вони мають високий потенціал розмноження, активно взаємодіють із середовищем існування і врешті решт являють у своїй сукупності особливий, глобальних масштабів фактор, що перетворює верхні оболонки Землі.

Значення організмів обумовлено їх великим різноманіттям, повсюдним поширенням, тривалістю існування в історії Землі, вибіркоким характером біохімічної діяльності і виключно високою хімічною активністю у порівнянні з іншими компонентами природи.

Всю сукупність організмів на планеті В.І.Вернадський назвав **живою речовиною**, розглядаючи у якості її основних характеристик сумарну масу, хімічний склад і енергію.

Біосфера, таким чином, це та область Землі, яка охоплена впливом живої речовини. З сучасних позицій біосферу розглядають як найбільш велику екосистему планети, що підтримує глобальний кругообіг речовин.

Сучасне життя поширене у верхній частині земної кори (літосфері), в нижніх шарах повітряної оболонки Землі (атмосфері) і у водній оболонці Землі (гідросфері). В глибину Землі живі організми проникають на невеликі відстані в літосфері життя обмежує насамперед температура гірських порід і підземних вод, яка поступово зростає з глибиною і на рівні 1,5 – 15 км уже перевищує +100°C. Найбільша глибина, на якій в породах земної кори були знайдені бактерії, складає 4 км. В океані життя поширене до

більш значних глибин і зустрічається навіть на дні океанічних впадин на 10 – 11 км від поверхні, тому що температура там біля 0°C. Однак, за В.І.Вернадським, нижню межу біосфери треба проводити ще глибше. Гігантські товщі осадових порід, що поступово накопичуються в океані, пов'язані походженням з діяльністю живих істот – це також частини біосфери.

Верхня межа життя в атмосфері визначається наростанням з висотою ультрафіолетової радіації. На висоті 25 – 27 км більшу частину ультрафіолетового випромінювання Сонця поглинає тонкий шар озону, що тут знаходиться – озоновий екран. Все живе, що піднімається вище захисного шару озону, гине. Атмосфера над по верхньою Землі насичена різноманітними живими організмами, що пересуваються в повітрі активним або пасивним способом. Спори бактерій і грибів виявлені до висоти в 20 – 22 км, але основна частина аеропланктону зосереджена в шарі до 1 – 1,5 км. В горах межа поширення наземного життя біля 6 км над рівнем моря.

Розподіл життя в біосфері.

На поверхні Землі в наш час позбавлені живих організмів лише області чималих заледенінь і кратери діючих вулканів. В.І.Вернадський вказував на "повсюдність" життя в біосфері. Життя з'явилося локально у водоймах і потім розповсюдилось все ширше і ширше, зайнявши всі материки. Поступово воно захопило всю біосферу, і захоплення це, на думку В.І.Вернадського, ще не закінчилось. Про ці потенційні можливості свідчать масштаби пристосовності живих організмів.

Крайні межі температур, які витримують деякі форми життя (в латентному стані), – від практично абсолютного нуля до +180°C (а за останніми даними навіть до 400°C). Тиск, при якому існує життя, – від часток атмосфери на великій висоті до тисячі і більше атмосфер на великих глибинах. Для ряду бактерій критичні точки тиску знаходяться в області 12 000 атм, насіння і спори рослин, дрібні тварини в анабіозі зберігають життєздатність в повному вакуумі.

Живі організми можуть існувати в широкому діапазоні хімічних умов середовища. Перші живі істоти Землі жили у безкисневій атмосфері. Анаеробний обмін властивий і багатьом сучасним організмам, в тому числі і багатоклітинним. Оцтові нематоди мешкають в чанах з оцтом, що бродить. Ряд мікроорганізмів живе в концентрованих розчинах солей, в тому числі мідного купоросу, фториду натрію, в насиченому розчині повареної солі. Сірчані бактерії витримують децимолярні розчини сірчаної кислоти.

Деякі особливо стійкі форми можуть існувати навіть при дії іонізуючої радіації. Наприклад, рід інфузорій витримує випромінювання, за дозою в 3 млн разів перевищує природний радіоактивний фон на поверхні Землі, а деякі бактерії знайдені навіть у котлах ядерних реакторів.

Витривалість життя в цілому до окремих факторів середовища ширше діапазонів тих умов, які існують в сучасній біосфері. Життя, таким чином, має значний "запас міцності", стійкості до впливів середовища і потенційної здатності до ще більшого поширення.

Поряд з тим розподіл життя в біосфері відрізняється крайньою нерівномірністю. Воно слабо розвинене в пустелях, тундрах, глибинах океану, високо в горах, тоді як в інших ділянках біосфери надзвичайно рясне і різноманітне. Найбільш висока

концентрація живої речовини на межах розділу основних середовищ – в ґрунті, тобто в пограничному шарі між літосферою і атмосферою, в поверхневих шарах океану, на дні водойм і особливо – на літоралі, в лиманах і естуаріях річок, де всі три середовища – ґрунт, вода і повітря – близько існують одне з одним. Місця найбільшої концентрації життя В.І.Вернадський назвав "плівками життя".

Згідно з сучасними оцінками, суха маса живої речовини на Землі становить 2 – 3 трильйони тон. У порівнянні з іншими сферами – це дуже мала величина (у 1000 разів менша за масу тропосфери; у 10 млн. разів – за масу земної кори; в 1 млрд разів – за масу Землі).

Жива речовина.

Вся сукупність живих організмів на планеті називається **живою речовиною**. Сумарний хімічний склад живих організмів достатньо відрізняється від складу атмосфери і літосфери. Він ближче до складу гідросфери за абсолютним переважанням атомів водню і кисню, але, на відміну від гідросфери, в організмах відносно велика частка вуглецю, кальцію і азоту. Жива речовина в основному складається з елементів, що є водними і повітряними мігрантами, тобто утворюючими газоподібні і розчинні сполуки. 99,9% маси живих організмів припадає на ті 14 елементів, які переважають і в земній корі, складаючи в ній 98,9%, хоча і в інших співвідношеннях. Таким чином, життя – це хімічне похідне земної кори. В організмах виявлені майже всі елементи таблиці Менделєєва, тобто вони характеризуються тією ж хімією, що і нежива природа.

Біогеохімічні цикли.

Хімічні елементи, в тому числі всі основні елементи протоплазми, циркулюють в біосфері по характерним шляхам із зовнішнього середовища в організми і знову в зовнішнє середовище. Ці більшою або меншою мірою замкнені шляхи називаються **біогеохімічними циклами**.

Кругообіг необхідних для життя елементів та неорганічних сполук можна назвати **кругообігом елементів живлення**. В кожному кругообігу розрізняють:

- 1) **резервний фонд** – великі маси речовин, які повільно рухаються (небіологічний компонент);
- 2) **рухливий (або обмінний) фонд** – менший, але більш активний, для якого характерний швидкий обмін між організмами та навколишнім середовищем.

По відношенню до біосфери в цілому біогеохімічні цикли можна поділити на два основних типи:

- 1) кругообіг газоподібних речовин з резервним фондом в атмосфері (або в гідросфері);
- 2) осадовий біогеохімічний цикл з резервним фондом в земній корі (літосфері).

Такий поділ базується на тому, що деякі кругообіги (С, N₂, O₂) завдяки наявності значних фондів(в атмосфері або гідросфері) досить швидко компенсують різні порушення, або іншими словами, характеризуються значними **буферними якостями**, їх здатність до саморегуляції досить висока.

Осадові цикли (Р, Fe) значно менше самоконтролюються, тому що основна маса речовини зосереджена у відносно малоактивному резервному фонді – земній корі.

У кругообігу речовин жива речовина виконує **ряд біогенних функцій**: газову, концентраційну, окислювально-відновлювальну та біохімічну.

Газова функція здійснюється зеленими рослинами у процесі фотосинтезу – при цьому атмосфера поповнюється киснем, а також рослинами і тваринами, які виділяють вуглекислий газ у процесі дихання. Відбувається також кругообіг азоту, який тісно пов'язаний з життєдіяльністю мікроорганізмів.

Концентраційна функція проявляється у здатності живих організмів акумулювати різноманітні хімічні елементи, у тому числі мікроелементи, із зовнішнього середовища (ґрунт, вода, атмосфера). Так, морські водорості концентрують йод, діатомові водорості і злаки – кремній, молюски та ракоподібні – мідь тощо.

Окисно-відновлювальна функція виражається у хімічних перетвореннях речовин у процесі життєдіяльності організмів. У ґрунті, водному та повітряному середовищах утворюються солі, оксиди, різноманітні нові речовини як результат окисно-відновлювальних реакцій. З діяльністю мікроорганізмів пов'язане формування залізних та марганцевих руд, вапняків тощо.

Біохімічна функція здійснюється в процесі обміну речовин у живих організмах (живлення, дихання, виділення), розкладу відмерлих організмів і продуктів життєдіяльності до простих вихідних речовин.

З появою живої речовини на основі кругообігу в атмосфері води, розчинених в ній мінеральних сполук, тобто на базі абіотичного, геологічного кругообігу виник кругообіг органічної речовини або малий біологічний кругообіг.

Міграцію речовин у біогеохімічних циклах можна розглянути на прикладі **кругообігу вуглецю**. На суші він починається з фіксації вуглекислого газу рослинами в процесі фотосинтезу з утворенням органічних речовин та побічним виділенням кисню. Частина зв'язаного вуглецю виділяється під час дихання рослин у складі вуглекислого газу.

Ґрунтові гриби в залежності від швидкості росту виділяють від 200 до 2000 см³ вуглекислого газу на 1 т сухої маси. значну кількість вуглекислого газу виділяють бактерії, які у перерахунку на живу масу дихають у 200 разів інтенсивніше, ніж людина.

Вуглекислий газ виділяється живими організмами, які мешкають у всіх середовищах Землі. У результаті процесів розкладу органічної речовини у лісах помірного клімату з 1 га ґрунту виділяється 70 – 80 т вуглекислого газу.

Відмерлі рослини та тварини розкладаються мікроорганізмами, в результаті чого вуглець мертвої органічної речовини окислюється і знову надходить в атмосферу. Подібний кругообіг вуглецю відбувається і у водному середовищі. Фіксований у рослинах вуглець у значній кількості споживають і тварини, які під час дихання виділяють його у вигляді вуглекислого газу. Усі зелені рослини Землі щорічно споживають з атмосфери до 300 млрд. т вуглекислого газу (100 млрд. т вуглецю).

Кругообіг вуглецю в гідросфері є більш складним у порівнянні з континентальним. Це пов'язане з тим, що повернення цього елемента у формі вуглекислого газу залежить від надходження кисню у верхні шари води як з атмосфери, так і з нижче розташованих шарів. в цілому показники річного кругообігу вуглецю у Світовому океані майже у два рази нижчі, ніж на суші. Сумарна кількість вуглекислого газу в атмосфері планети становить $2,3 \cdot 10^{12}$ т, тоді як у Світовому океані – $1,3 \cdot 10^{14}$ т.

Значну роль у природі відіграє **кругообіг азоту**. У кругообігу азоту основною ланкою є мікроорганізми: азотфіксатори, нітрифікатори та денітрифікатори. Бобові рослини постійно фіксують азот за допомогою бактерій-симбіонтів.

Встановлено, що для кругообігу азоту необхідний елемент молібден, який входить до складу системи азотфіксуючих ферментів. Фіксувати азот здатна лише незначна кількість родів мікроорганізмів: вільноіснуючі аеробні бактерії роду азотобактер, анаеробні роду клостридій, симбіотичні бульбочкові бактерії бобових рослин.

Загальна кількість азоту в атмосфері приблизно дорівнює $3,8 \cdot 10^{15}$ т, а у водах Світового океану – $2 \cdot 10^{13}$ т. У кругообігу азоту із значного запасу цього елемента в атмосфері та осадовій оболонці літосфери приймає участь лише фіксований азот, який може засвоюватись живими організмами. На великих масивах, де діяльність людини майже відсутня, рослини беруть необхідний для них азот з ґрунту, який надходить туди з дощами (нітрати) або з повітря (аміак), внаслідок розкладу решток тварин та рослин, екскрементів тварин, а також з різноманітних азотфіксуючих організмів.

Маса зв'язаного азоту біомаси суші становить 14020 млн. т, а у біомасі фітопланктону Світового океану – 2762 млн. т.

Біохімічний **цикл кисню** є планетарним процесом, який зв'язує атмосферу та гідросферу із земною корою. Головними ланками кругообігу кисню є утворення вільного кисню під час фотосинтезу, споживання його для здійснення дихання всіма живими організмами, для реакцій окислення органічних решток та неорганічних речовин та інших хімічних перетворень.

У кругообігу кисню чітко просліджується активна геохімічна діяльність живої речовини. Щорічно зеленими рослинами планети продукується $300 \cdot 10^9$ т кисню. Біля $\frac{3}{4}$ цієї кількості кисню виділяється рослинами суші і лише трохи більше як $\frac{1}{4}$ – фотосинтезуючими організмами Світового океану.

Вільний кисень присутній не тільки в атмосфері, частина його розчинена і у природних водах. Так, у літрі води може міститись від 2 до 8 см³ розчиненого кисню. Таким чином у водах Світового океану знаходиться від 2,7 до $10,9 \cdot 10^{12}$ т розчиненого кисню.

Необхідно також врахувати, що значна частина запасів кисню витрачається внаслідок різного роду антропогенної діяльності. До цього слід додати витрати кисню, які забезпечують дихання рослин, тварин і людей.

Таким чином, біосфера є унікальною оболонкою Землі, яка заселена живими організмами. Саме ця властивість відрізняє її від інших геологічних оболонок. Біосфера функціонує за всіма законами, які характерні для живих організмів різного рівня організації. Біосфера може існувати тільки за умови безперервного хімічного перетворення її живої речовини та кругообігу різноманітних хімічних елементів. З розвитком суспільства біосфера може стати **ноосферою, тобто біосферою, яка розумно використовується і керується людиною.**

Ноосфера.

Людина в біосфері є новою силою, новим фактором. Нині людина оволодіває найбільшими, найпотаємнішими силами природи, і це поставило її перед найболючішим питанням – про саму себе.

Особливого значення в усвідомленні людиною свого місця і ролі на Землі має її вихід в космос. Зараз склались зовсім нові взаємовідносини в системі людина – біосфера. Діяльність людини нині зрівнялась з деякими геологічними силами.

Термін "ноосфера" (сфера розуму) запропонував видатний французький філософ і природознавець Тейяр де Шарден. Виповнив його змістом і розвив В.І.Вер-

надський. зміст його концепції такий: впливати на природу, змінювати біосферу слід особливо обережно і раціонально, думаючи не про сьогоднішній зиск, а про майбутні наслідки. Обов'язковою умовою повинен залишатись сприятливий стан біосфери, адже Homo sapiens пристосований лише до тих умов, до тих сполучень природних агентів, в яких він виник і живе.

Біосфера, що сформувалась еволюційно як складова частина космічної організації матерії і з якою нерозривно пов'язана людина, має бути збережена на благо людства. Саме в цьому полягає сенс ноосфери – не стихійне руйнівне втручання в природу, а науково обґрунтоване збереження на Землі умов для життя і щастя людства.

Слід наголосити, що В.І.Вернадський розглядав ноосферу як майбутній стан біосфери. На його думку, людство нині далеке від такого стану. В останній монографії "Кілька слів про ноосферу" він визначив кілька загальних умов, які необхідні для створення ноосфери:

- 1) людство має бути єдиним в економічному та інформаційному відношеннях;
- 2) ноосфера – явище всепланетне, тому людство повинно прийти до цілковитої рівності незалежно від кольору шкіри та інших відмінностей;
- 3) ноосфера не може бути створена до припинення війн між народами.

ЕКОЛОГІЯ ТА ДІЯЛЬНІСТЬ ЛЮДИНИ.

Найактуальнішими проблемами сучасності, що торкаються кожної людини на Землі і визначають майбутнє людства, є проблеми екологічні, які викликані недалекоглядним, нерозумним і необґрунтованим ставленням людини до природи.

Із розвитком цивілізації та НТП, бурхливим зростанням кількості населення Землі, обсягів виробництва та збільшення кількості його відходів, проблеми стосунків між природою та суспільством дедалі загострюються. Наприкінці XIX століття екологічну кризу, що наближалась, передбачали лише окремі фахівці, а вже в 60 – 70-х роках XX століття про критичний стан біосфери стало відомо всім.

Екологічна криза загрожує всім країнам. Спричинений економічними, політичними помилками та серйозним екологічними прорахунками теперішній стан природного середовища України оцінюється фахівцями як критичний, коли вже неможливі його самовідновлення і самоочищення: відбувається активна деградація і небезпечне знищення останніх природних ресурсів. Найавторитетніші вчені в результаті поглибленого аналізу, ретельних досліджень і моделювання сучасних природних процесів, які розвиваються в біосфері, дійшли висновку, що вже в цьому столітті наша планета може перетворитись на безлюдну пустелю, а ресурсів біосфери вистачить всього на кілька десятиліть.

В Україні загинули сотні мілких річок, деградують Чорне та Азовське моря, спотворений забрудненими водосховищами Дніпро, винищена значна частина лісів Карпат, розорані 95% степової зони, задихаються від промислових викидів всі великі міста. За даними міжнародного благодійного фонду Blacksmith Institute, Чорнобиль очолив десятку найзабрудненіших міст світу. За даними експертів, найбільш поширеними дитячими захворюваннями прилеглих областей є рак щитовидної залози – з 2002 року зафіксовано більше 4000 випадків. Одна з головних його причин – підвищена концентрація радіоактивного йоду в молоці.

Ліквідація глобальної екологічної кризи є на сьогодні найважливішим завданням людства. Для його вирішення перш за все необхідна зміна екологічної стратегії і тактики, всієї економічної моделі, організація всебічної екологічної освіти, виховання екологічної свідомості всього населення планети.

Ще в XVIII столітті французький вчений Ж.Кюв'є вважав, що спокійний розвиток життя на Землі багато разів переривався революційними швидкими змінами катастрофічного характеру, внаслідок яких кардинально змінювався склад тварин і рослин, що населяли Землю.

З появою еволюційного вчення Ч.Дарвіна **теорію катастроф**, як рушійних сил розвитку життя на Землі. Відкинули, але як на сьогодні виявляється – відкинули не зовсім обґрунтовано. Зараз ідею про катастрофічні події в історії Землі, зокрема про екологічні катастрофи, поділяють багато вчених. Серед причин катастрофічних швидких змін, в тому числі й екологічних, називають внутрішні, зумовлені властивостями самої Землі як планети, так і зовнішні (або космічні).

Але слід зазначити, що чіткої межі між цими двома групами причин провести неможливо, бо всі (або майже всі) внутрішні причини при більш детальному розгляді виявляються так чи інакше пов'язаними із зовнішніми (космічними).

Людина – частина природи, але найбільш небезпечні для нашої планети катастрофи і забруднення навколишнього середовища пов'язані саме з нею. У світі

останнім часом набуває розвитку всеохоплююча кооперація наукових досліджень глобальних процесів, які відбуваються в біосфері. Вчені різних континентів, дослідники найрізноманітніших галузей знань часто збираються на міжнародні форуми для обговорення теоретичних і практичних проблем, що повстають перед людством. Однією з останніх значущих подій світового значення стало проведення Всесвітньої конференції в Ріо-де-Жанейро (1992) по навколишньому середовищу і розвитку. Поряд з тим, що на конференції були прийняті конкретні міжнародні екологічні конвенції по змінах клімату, біологічній різноманітності, декларацію по лісах, оцінюючи значення конференції, насамперед слід мати на увазі те, що форум державних діячів і вчених всієї планети започаткував, по суті, нову ідеологію, новий світогляд сучасної цивілізації. Принаймні, було зроблена перша серйозна спроба в цьому напрямку. Форум обговорив ключову проблему XXI століття: співвідношення екології і економічного розвитку, політики і навколишнього середовища.

Природоохоронна діяльність людства розглядалась не окремо, ізольовано від найважливіших проблем розвитку планети, а навпаки, у взаємозв'язку і взаємозалежності з ними. Всі нарешті зрозуміли, що лише стійка, прогресуюча, ресурсозберігаюча світова економіка, яка враховує всю залежність від біосфери та ноосфери, забезпечить стабільно і довічне існування всієї природи і не тільки виживання, а й нормальне життя людей на Землі.

Конгрес довів, що найважливішою проблемою сучасності є зміна світогляду всього людського суспільства. Якщо не вдасться досягти порозуміння всіх країн – людство прийде до самознищення. А порозуміння можливе лише на основі спільної ідеї, ідеології, світогляду. Ця ідеологія має об'єднати політичних, релігійних, наукових, культурних діячів в єдиному прагненні зберегти природне оточення людини.

В науковій літературі вже з'явилась назва цього нового світогляду – **інвайронменталізм**. Ця ідеологія розглядається як альтернатива всім існуючим капіталістичним чи соціалістичним ідеологіям, яким вона приходить на зміну. Сприйняття цієї могутньої загальної ідеї всіма політичними, державними і міжнародними силами може забезпечити успіх новій парадигмі суспільного розвитку, а природі і людині – надійне, вічне і достойне співіснування.

Термін "інвайронменталізм" (від англійського "environment" – навколишнє середовище) виник внаслідок того, що за останні десятиріччя екологія, яка була частиною біології, вийшла за її межі. В літературі, спілкуванні, виступах політичних та суспільних діячів розпочалась плутанина в термінах. Все, що стосується охорони природи, будь-якого забруднення, знищення живої і неживої природи, зводиться часто до поняття "екологія". Термін "екологія" вживається де треба і де не треба. Дуже рідко зустрічається термінологія, яка є похідною від environment. Але вся наукова термінологія насичена термінами англійського походження. Дуже вірогідно, що незабаром набудуть широкого розповсюдження поняття і терміни, які визначають сучасний стан і віддалене майбутнє навколишнього середовища. Ця наука одержала назву "інвайронменталістика" (інвайронментологія). Зміст, який вкладається в це поняття, допоможе суспільству усвідомити те, що загроза глобальної інвайронментальної катастрофи реальна, запобігти їй чи уникнути її можна лише об'єднавши інтелектуальні і матеріальні ресурси планети.

Ідеологія інвайронменталізм висуває новий погляд на світ, на взаємовідносини людства і біосфери. Головне в ньому – визнання залежності кожної людини і людства в цілому від біосфери. Інвайронментальний підхід передбачає і врахування збройних

конфліктів, мілітаризації, різних форм сепаратизму і економічної відокремленості, які призводять до розтрачання ресурсів, тим самим підриваючи стійкість екосистем, з одного боку, так і цілком, так би мовити, "мирній" діяльності промисловості, будівництва, сільського господарства, з іншого. Треба підкреслити, що розпочався новий етап в історії людства, тому що виникла реальна, серйозна і неминуча небезпека швидкої (50 – 100 років) інвайронментальної катастрофи. Багато вчених вважають, що єдиний вихід для людства – це перехід від біосфери до ноосфери.

Інвайронментальна проблема залежить від інших глобальних проблем, що стоять перед людством і глибоко пов'язані з ними. Сьогодні 1/6 людства страждає від голоду та вмирає від нього, 1/2 – не забезпечена належною медичною допомогою і джерелами чистої питної води. Вичерпуються запаси корисних копалин, все більше ускладнюється демографічна ситуація. Але на превеликий жаль – ні світова громадськість, ні більшість урядів зовсім не усвідомили справжніх масштабів і серйозності катастрофи, що насувається.

На думку прогресивних вчених, інвайронменталізм є дуже привабливою ідеологією, тому що це – надійна альтернатива загибелі природи і людства. Щоб переконатися в цьому, наведемо лише деякі проблеми, якими в комплексі повинні займатись інвайронменталістика як наука про навколишнє середовище:

- 1) економіка;
- 2) процес відновлення фізичних і соціальних потенцій людини;
- 3) здоровий спосіб життя в незабрудненому і неагресивному середовищі;
- 4) перебудова національної і глобальної економічних систем і створення прогресивної економіки;
- 5) відновлення порушених балансів у енергетиці, сировинних ресурсах, продовольстві, демографії;
- 6) поширення найновітніших технологій із розвинених країн в країни, що розвиваються;
- 7) певна демілітаризація і усунення загрози війн у будь-якому регіоні Землі;
- 8) просвітницька діяльність в ім'я спасіння всього людства від загибелі.

Подолання глобальної, загально біосферної кризи вимагає кардинальних перетворень в галузях етики, права, економіки, природознавства, філософії і політики.

Розглядаючи інвайронментальний світогляд, не можна обминути питання про місце вчення В.І.Вернадського про ноосферу в ідеології інвайронменталізму. Хоча ці дві ідеології дуже близькі, однак Вернадський вважав майбутнє надійним і стійким, очевидно не помічаючи негативної дії людського розуму. В наш час наукова громадськість формує спільний інвайронментальний підхід до кризової ситуації, в який опинились природа і людство.

По-перше, слід стабілізувати народонаселення світу шляхом створення в кожній країні умов для стабільної рівноваги між рівнем народжуваності і смертності.

По-друге, потрібно подбати про створення в короткі строки нових безвідходних технологій в тих галузях промисловості, які забруднюють навколишнє середовище.

По-третє, ситуація вимагає прийняти пакет нових міжнародних угод, які б передбачали механізм обмежень і заборон, стимули і штрафи, потрібні для успіху глобального плану відновлення рівноваги в природі.

По-четверте, потрібне виробити програми співробітництва у справі виховання громади планети на основі природоохоронних знань.

Людство може обрати або шлях інвайронменталізму, або шлях катастрофи і самогубства.

ПЕРЕЛІК ЛАБОРАТОРНИХ РОБІТ

УВАГА! Приведений нижче перелік лабораторних робіт не є константним, він може варіювати в залежності від навчальних планів.

Лабораторна робота № 1.

Тема: Екологія як наука. Термінологічний апарат екології. Основи глобальної екології.

Основні питання:

1. Наукові засади екології як синтетичної біологічної дисципліни.
2. Історія розвитку екології.
3. Термінологічний апарат екології.
4. Основні розділи екології.
5. глобальні екологічні проблеми планети:
 - а) глобальні зміни клімату;
 - б) транскордонне забруднення атмосфери та гідросфери;
 - в) проблеми стратосферного озону.
6. Екологічні проблеми України.
7. Екологічні проблеми Чернігівщини.

Лабораторна робота № 2.

Тема: Найважливіші екологічні фактори. Закон мінімуму Лібіха та закон толерантності Шелфорда.

Основні питання:

1. Поняття про екологічні фактори: абіотичні, біотичні та антропогенні.
2. Сила дії фактора. Закон мінімуму Лібіха і закон толерантності Шелфорда.
3. Найважливіші екологічні фактори:
 - а) світло:
 - б) температура:
 - в) вологість:
 - г) адетивна дія факторів.

Завдання:

Заповнити таблицю:

Екологічний фактор	Фізичний зміст	Екологічне значення для організмів	Основні адаптації організмів
Світло			
Температура			
Вологість			

Лабораторна робота № 3.
Тема: Біологічні ритми. Життєві форми.

Основні питання:

1. Час як екологічний фактор.
2. "Біологічний годинник" – циклічність фізіологічних процесів організмів.
3. Церкадні, місячні та сезонні ритми.
4. Фотоперіодизм. Адаптації рослин та тварин до несприятливих умов навколишнього середовища.
5. Поняття про життєві форми рослин та тварин.
6. Життєві форми рослин за Раункієром та Серебряковим.

Лабораторна робота № 4.
Тема: Антропогенний фактор. Виникнення, дія, наслідки.

Основні питання:

1. Людина та екосистема.
2. Антропогенна трансформація екосистем.
3. Агроекосистеми.
4. Урбоекосистеми.
5. Антропогенна динаміка екосистем.
6. Гармонізація взаємовідносин у системі "суспільство – природа".

Лабораторна робота № 5–7.
Тема: Основні середовища життя: водне, надземно-повітряне, ґрунт та живі організми як середовища життя

Основні питання:

1. Біосфера – оболонка життя.
2. Специфіка водного середовища існування (екологічні режими).
3. Екологічні групи гідро біонтів: планктон, бентос, нектон, нейстон.
4. Особливості океанічних та прісноводних екотопів.
5. Лентичні та лотичні екосистеми. Заболочені прісноводні ділянки.
6. Морські екосистеми: зони континентального шельфа, пелагіалі.
7. Особливості екологічних режимів надземно-повітряного середовища існування.
8. Адаптації рослин і тварин до наземно – повітряного середовища існування.
9. Ґрунт як приклад середовища існування створеного діяльністю живої матерії.
10. Фізико-хімічні властивості ґрунту. Гранулометричний склад ґрунтів.
11. Едафічний фактор у житті рослин.
12. Фауна ґрунту.
13. Живі організми як середовище існування.
14. Паразитарний комплекс, біопаразити.
15. Переваги та недоліки внутрішніх паразитів.

Завдання: Заповнити таблицю

Середовище існування	Специфіка екологічних режимів	Основні адаптації організмів до середовищ життя	
		Рослини	Тварини
Водне середовище існування			

Середовище існування	Специфіка екологічних режимів	Основні адаптації організмів до середовищ життя	
		Рослини	Тварини
Наземно-повітряне середовище існування			
Ґрунт, як середовище існування створене діяльністю живої матерії			
Живі організми як середовище існування			

Лабораторна робота № 8 – 9.

Тема: Біотичні взаємовідносини: гомотипічні та гетеротипічні реакції.

Основні питання:

1. Загальна характеристика біотичної групи екологічних факторів.
2. Гомотипічні реакції: груповий та масовий ефекти.
3. Внутрішньовидова конкуренція.
4. Гетеротипічні реакції.
5. Системи "хижак – жертва" та "паразит – хазяїн".
6. Мутуалізм.
7. Коменсалізм та аменсалізм.
8. Нейтралізм. Міжвидова конкуренція.
9. Поняття екологічної ніші.

Завдання Розмістити вздовж вектора всі типи біотичних взаємовідносин (за критерієм користі-шкоди).

⊕ _____ 0 _____ ⊖

Лабораторна робота № 10 – 11.

Тема: Популяційно-видовий рівень організації живої матерії. Динаміка та гомеостаз популяцій.

Основні питання:

1. Основні популяційні характеристики.
2. Популяційні структури: просторова, статева, вікова, етологічна.
3. Популяційна структура біологічного виду.
4. Флуктуація чисельності особин в популяції.
5. Експоненційний ріст популяції.
6. Логістичний ріст популяції.
7. Гомеостаз популяцій та його механізми.
8. Антропогенний фактор та гомеостаз популяцій.

Лабораторна робота № 12 – 13.

Тема: Основи синекології. Біотичні зв'язки та біоценотичні структури.

Основні питання:

1. Поняття про біоценоз. Мебіус.
2. Фітоценоз.

3. Зооценоз.
4. Екотоп.
5. Форми біотичних зв'язків в біоценозах.
6. Біоценотичні структури.
7. Види-домінанти, види-едифікатори.
8. Ярусність та мозаїчність.
9. Принципові риси структури біоценозів як надорганізмних систем.

Завдання: зобразити схему умовного біоценозу із зазначенням ланцюгів живлення (на прикладі лісу, луки, болота, озера тощо).

Лабораторна робота № 14.

Тема: Основи екосистемології.

Основні питання:

1. Екосистемний рівень організації живого.
2. Основні ступені організації екосистем:
 - А) когнорційні екосистеми;
 - Б) парцелярні екосистеми;
 - В) біогеоценозні екосистеми;
 - Г) ландшафтні екосистеми;
 - Д) глобальна екосистема – біосфера.
3. Структурні та функціональні особливості екосистем.
 - А) просторова структура;
 - Б) функціональна структура;
 - В) продуктивність екосистем.
4. Класифікація екосистем.
5. Вчення про біогеоценози В.М. Сукачева. Співвідношення понять екосистеми та біогеоценозу.

Лабораторна робота № 15.

Тема: Енергетичні взаємовідносини в екосистемах. Піраміди чисел, біомас, енергій.

Основні питання:

1. Енергетичні взаємовідносини в екосистемах.
2. Перший закон термодинаміки – закон збереження енергії.
3. Другий закон термодинаміки – закон ентропії.
4. Поняття біопродуктивності. Піраміди чисел та біомас.
5. Харчові ланцюги, трофічні рівні.
6. Піраміда енергії.
7. Стратегія розвитку екосистем. Концепція клімакса.
8. Енергетична класифікація екосистем.

Лабораторна робота № 16.

Тема: Динаміка угруповань. Екологічні сукцесії.

Основні питання:

1. Загальні уявлення про динаміку популяцій та біоценозів.
2. Сезонні зміни складу угруповань.
3. Різнорічні флуктуації.

4. Екологічні сукцесії:
 - А) первинні та вторинні;
 - Б) ендлекогенетичні;
 - В) екзоекогенетичні.
5. Екологічні сукцесії, викликані дією антропогенного фактору:
 - А) пасквальні;
 - Б) ексараційні;
 - В) ексцизійні;
 - Г) пірогенні.
6. Екологічні сукцесії: катастрофічні та послідовні.
7. Екологічні сукцесії: деградаційні та демутативні.
8. Еволюція ценозів.
9. Роль і еволюційна сутність "сукцесійного колапсу" в саморозвитку екосистем.

Лабораторна робота № 17–18.

Тема: Біосфера. Основні біогеохімічні цикли.

Основні питання:

1. Поняття біосфери.
2. В.І.Вернадський про біосферу. Межі біосфери.
3. Структура та основні типи біогеохімічних циклів.
4. Біогеохімія водозбірного басейну.
5. Глобальні кругообіги води та карбону.
6. Осадкові цикли.
7. Кругообіги другорядних елементів.
8. Регуляторні механізми стабільності біосфери.

Завдання: зобразити схему одного з біогеохімічних циклів (води, вуглецю, фосфору, сірки).

Лабораторна робота № 19.

Тема: Моделювання стану екосистем.

Основні питання:

1. Математико-картографічне моделювання екологічних систем як один з методів новітньої екології.
2. Етапи математико-картографічного моделювання екологічних систем.
3. Математико-картографічна модель оптимального функціонування екосистем.
4. Моделювання стану екосистем з позицій теорії систем.
5. Прикладні аспекти екологічного моделювання.
6. Моделі екосистем Світового океану.
7. Моделі екосистем суші.

Лабораторна робота № 20.

Тема: Екологічні засади безпеки життєдіяльності.

Основні питання:

1. Поняття безпечної та небезпечної ситуації.
2. Міра ризику. Аналітичні методи оцінки міри ризику.
3. Стихійні лиха. Класифікація: стихійні лиха природного та антропогенного характеру.

4. Стихійні лиха соціального характеру.
5. Чинники небезпеки.
6. Отруйні речовини та сильнодіючі отруйні речовини.
7. Основні правила надання першої долікарської допомоги при отруєннях.
8. Біотичні фактори ризику.
9. Радіометричних контроль.

Лабораторна робота № 21–22.

Тема: Основи неоекології. Прикладні проблеми загальної екології.

Основні питання:

1. Неоекологія як розділ сучасної класичної екології.
2. Предмет, об'єкт і завдання неоекології.
3. Наукові засади неоекології.
4. Прикладні проблеми сучасної екології.
5. Співвідношення екології, неоекології, соціальної екології, охорони природи та інвайронменталізму.
6. Екологія геоенергоаномальних зон.
7. Етнічна екологія.
8. Геоєкоінформатика.
9. Екологічний менеджмент.
10. Нообіосфера.
11. Дистанційні геоєкологічні дослідження.
12. Глобальна система моніторингу навколишнього середовища.

Лабораторна робота № 23.

Тема: Міжнародне співробітництво в галузі екологічних досліджень та охорони навколишнього природного середовища. Інвайронменталізм – нова стратегія поведінки людства в XXI ст.

Основні питання:

1. Організація Об'єднаних Націй – координатор світового співробітництва.
2. Державні та неурядові природоохоронні організації.
3. Глобальні екологічні проблеми людства.
4. Інвайронменталізм – нова стратегія поведінки людства в XXI ст.
5. GREENPEACE.
6. Міжнародна агенція з атомної енергії.
7. Інститут стійкого розвитку.
8. Українське товариство охорони природи.
9. Завдання людства на XXI ст.

Лабораторна робота № 24.

Тема: Підсумкове заняття.

Основні питання:

1. Основні завдання курсу.
2. Предмет, об'єкти та методологія екологічних досліджень.
3. Рівні організації живої матерії як об'єкти пізнання.
4. Теоретичні проблеми екології.
5. Практичні проблеми екології.

ТЕСТИ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

Варіант 1

Наука про взаємовідношення живих організмів з навколишнім середовищем

називається {

~ біоценологія

= екологія

~ фітоценологія}

Організми, що здатні синтезувати органічні речовини з неорганічних, називаються {

= автотрофи

~ сапротрофи

~ фітофаги}

Наземно-водні рослини, що зростають по берегах водойм, на мілководдях і частково занурені у воду, це {

~ мезофіти

~ ксерофіти

= гідрофіти}

Тварини, що здатні до швидкого плавання і подолання сили течій, називаються {

~ планктон

~ бентос

~ нейстон

= нектон }

Однорічники, що переживають несприятливі умови у вигляді насіння, називаються

{~ фанеро фіти

~ гемікриптофіти

= терофіти }

Розподіл видів в біоценозі по горизонталі називається {

= мозаїчність

~ ярусність

~ скупчення}

Група особин одного виду, що знаходяться у взаємодії між собою і населяють загальну територію, називається

{ ~ скупчення

~ біоценоз

= популяція }

Біоценоз це {

~ зооценоз + екотоп

~ фітоценоз + екотоп

= фітоценоз + зооценоз}

Який тип зв'язку у біоценозі виникає у випадку, коли один вид живиться іншим або продуктами його життєдіяльності

{~ топічний
~ форичний
~ фабричний
= трофічний }

Як називається структурно-функціональна єдність біоценозу та абіотичного середовища

{
~ популяція
~ консорція
= екосистема}

Види, які своєю життєдіяльністю в основному створюють середовище для всього угруповання, називаються

{~ едифікатори
~ випадкові
= додаткові}

Область існування живих організмів на планеті Земля

{ ~ атмосфера
~ гідросфера
= біосфера }

Варіант 2

Будь-який елемент середовища, що спроможний справляти прямий вплив на живі організми, називається {

~ середовище існування
~ адаптація
= екологічний фактор}

Автором закону обмежуючого (лімітуючого) фактору є {

~ Геккель
~ Мьобіус
= Лібіх}

Рослини, що зростають в місцях з недостатнім зволоженням і здатні краще за інших регулювати водний обмін, це {

~ мезофіти
= ксерофіти
~ гідрофіти}

За реакцією на кислотність ґрунтів розрізняють види {

= ацидофільні -> кислі ґрунти
= нейтрофільні -> нейтральні ґрунти
= базифільні -> лужні ґрунти}

Ендогенні ритми, при яких добова циклічність переходить у генетичні властивості виду, називаються {
= циркадними
~ адаптивними
~ місячними}

Багаторічні трави, бруньки відновлення яких знаходяться в землі, називаються { ~ фанерофіти
~ криптофіти
= геофіти }

Тварини, що живляться іншими тваринами, яких вони ловлять і вбивають називаються { ~ паразити
= хижаки }

Як називається тип популяцій, в яких процеси самовідтворення відбуваються без надходження особин з інших популяцій {
= незалежні
~ напівзалежні
~ залежні}

Середнє число особин на одиницю площі або об'єму простору, що займає популяція, називається {
~ численність популяції
~ приріст популяції
= щільність популяції}

Як називається тип зв'язків між особинами в біоценозі, який характеризує зміну умов існування одного виду в результаті життєдіяльності іншого {
= топічні
~ трофічні
~ форичні}

Види, які зустрічаються менш ніж у 25 % вибірок називаються {
~ постійні
~ додаткові
= випадкові}

Термін біогеоценоз вперше у науковий обіг увів {
~ В.В. Альохін
~ Т.Д. Лисенко
= В.М. Сукачев}

Сукцесійні зміни угруповань живих організмів, викликані зовнішніми факторами, називаються {
~ ендодинамічними
= екзодинамічними
~ флуктуаційними}

До якого типу належить біогеохімічний цикл фосфору
{осадовий }

Варіант 3

Фактори неживої природи, які прямо або опосередковано впливають на живі організми, називаються {
~ біотичними
= абіотичними
~ антропогенними}

Пагони з вкороченими міжвузлями, листки дрібні, з багат шаровою палісадною паренхімою мають рослини {
~ тінелюбиві
= світлолюбиві
~ тіневитривалі}

Соковиті рослини із сильно розвинутою водозапасаючою паренхімою в різних органах називаються {
= сукулентами
~ склерофіти
~ фанерофіти}

Організми, що здатні до активного чи пасивного паріння у воді, називаються
{~ нейстон
~ нектон
= планктон }

Форма трофічних зв'язків між видами, при яких один організм використовує іншого як їжу і місце проживання, це {
~ коменсалізм
~ аменсалізм
= паразитизм}

В залежності від субстрату, на якому вони зростають, рослини поділяють на такі групи {
= на камінні -> петрофіти
= на солонцях -> галофіти
= на пісках -> псамофіти}

Етологічна структура характерна для популяцій {
~ вищих рослин
~ кишковопорожнинних
= птахів та ссавців}

На збільшення кількості особин у популяції впливають {
= народжуваність та імміграція
~ народжуваність та смертність
~ народжуваність та еміграція}

Термін "біоценоз" вперше у науковий обіг увів {
~ Гумбольдт
~ Дарвін
= Мьобіус}

Енергетичні витрати на підтримування всіх метаболічних процесів умовно називають {
~ трати на розмноження
= трати на дихання
~ трати на розвиток}

Як називаються суцесійні зміни, викликані внутрішніми чинниками, які виникають в угрупованні живих організмів {
= ендодинамічними
~ екзодинамічними
~ флуктуаційними}

Ноосферою називають {
~ область існування живих організмів
~ частину атмосфери
= сферу розуму}

Варіант 4

Фактори неживої природи, які прямо або опосередковано впливають на живі організми, називаються {
~ біотичними
= абіотичними
~ антропогенними}

Організми, температура тіла яких залежить від зовнішньої температури, називаються {
= пойкилотермними
~ гомойотермними
~ гетеротермними}

Організми, що складають населення дна, називаються
{~ нектон
~ планктон
= бентос }

За відношенням до багатства ґрунтів розрізняють {
=евтрофні види -> багаті ґрунти
=мезотрофні види -> середні ґрунти
=оліготрофні види -> бідні ґрунти}

Наука, що займається вивченням сезонного розвитку природи, називається {
~ біоценологія
~ фітоценологія
= фенологія}

Хижак і паразит, що здатні жити тільки одним видом, називаються {
= монофагами
~ олігофагами
~ поліфагами}

Взаємовідношення, що виникають між видами зі схожими екологічними вимогами, називаються {
~ мутуалізм
~ коменсалізм
= конкуренція }

Популяції, які складаються з особин одного покоління називаються {
~ поліциклічними
= моноциклічними }

Коливання кількості особин в популяції протягом певного періоду називається {
~ гомеостазом популяцій
~ гомеорезом популяцій
= динамікою популяцій}

Розподіл видів у біоценозі по вертикалі називається {
~ мозаїчністю
~ скупченням
= ярусністю}

Чим екосистема відрізняється від біогеоценозу {
~ складом компонентів
~ особливістю функціонування
= розмірністю}

До гетеротрофного блоку екосистеми належать {
~ атмосфера та гідросфера
~ зелені рослини
= консументи та редуценти}

Верхня межа біосфери визначається {
~ наявністю кисню
~ наявністю води у рідкому стані
= наявністю озонового шару}

Кругообіги основних елементів живлення (біогеохімічні цикли) складаються з двох фондів {
~ з постійного і тимчасового
~ з великого та малого
= з обмінного та резервного}

ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ

1. Коротка історія екології.
2. Предмет екології. Методи екологічних досліджень.
3. Екологія як самостійна синтетична наука. Е.Геккель.
4. Розвиток синекології в першій третині ХХ ст. Вплив ідей В.І.Вернадського, В.В. Докучаєва, А.Тенслі, В.М.Сукачова.
5. Структура і завдання сучасної екології. Основні напрямки розвитку. Практичне значення екології.
6. Поняття про екофактори. Класифікація екофакторів.
7. Закон мінімуму Лібіха та закон толерантності Шелфорда. Екологічна валентність виду. Евритопні та стенотопні види. Лімітуючі екофактори.
8. Основні шляхи адаптації до дії екофакторів. Приклади екологічних класифікацій організмів.
9. Світло. Корпускулярно-хвильовий дуалізм. Спектр сонячного випромінювання. Роль світла в житті автотрофів. Екологічні групи рослин по відношенню до світла. Зорова орієнтація. Розвиток органів зору.
10. Температура та її фізичний зміст. Екологічна валентність видів по відношенню до температури. Основні шляхи терморегуляції рослин і тварин. Пойкілотермія, гомойотермія і гетеротермія.
11. Вологість. Роль води в житті гідро біонтів та наземних організмів. Джерела і форми води на суші. Основні адаптації пойкило- та гомойогідричних організмів. Екологічні групи рослин по відношенню до вологи. Їх адаптації. Способи регуляції водного балансу у тварин.
12. Адетивна дія температури та вологості на живі організми. Кліматичні зони Землі.
13. Специфіка водного середовища. Щільність та тиск. Основні адаптації. Кисневий режим. Специфіка водного балансу гідробіонтів. Режим солоності. Адаптації до водного середовища існування рослин і тварин.
14. Основні екологічні зони океану. Основні екологічні групи організмів: планктон. Бентос, нектон, нейстон.
15. Особливості наземно-повітряного середовища існування. Основний комплекс факторів. Низька щільність повітря. Розвиток зовнішнього та внутрішнього скелету. Світловий режим. Температурний режим. Форми опадів.
16. Едафічний фактор в житті рослин.
17. Ґрунт як середовище існування. Ґрунт як трьохфазна система. Особливості екологічних режимів. Екологічні групи організмів – мешканців ґрунту. Мікро-, мезо- та макрофауни ґрунтів. Поняття педосфери.
18. Живі організми як середовище існування. Специфіка умов існування внутрішніх паразитів. Їх переваги та недоліки. Основні екологічні адаптації. Зовнішній паразитизм. Гіперпаразитизм.
19. Час як екологічний фактор. Циклічність фізіологічних функцій організмів. "Біологічний годинник". Циркадні, місячні та сезонні ритми. Адаптації рослин і тварин до несприятливих умов. Фотоперіодизм. Анабіоз. Сплячка.

20. Формоутворюючий вплив факторів середовища на живі організми. Поняття про життєві форми рослин і тварин. Життєві форми рослин за Раункієром та Серебряковим. Життєві форми тварин.

21. Основні типи біотичних взаємовідносин. Гомо- та гетеротипічні реакції. Груповий та масовий ефект, внутрішньовидова конкуренція. Відношення типу хижак-жертва, паразит-хазяїн. Коменсалізм. Аменсалізм. Нейтралізм. Міжвидова конкуренція. Мутуалізм.

22. Популяція та її основні характеристики. Популяційна структура виду.

23. Структура популяцій: просторова, статева, вікова, етологічна.

24. Динаміка популяцій. Народжуваність. Смертність. Криві виживання. Моно- та поліциклічні популяції. Розселення та міграції. Гомеостаз популяцій та його механізми. Регуляція чисельності популяцій. Роль міжвидових та внутрішньовидових відношень.

25. Вплив діяльності людини на динаміку та гомеостаз популяцій.

26. Поняття про біоценоз. Фітоценоз. Зооценоз. Екотоп.

27. Форми зв'язків: трофічні, топічні, форичні та фабричні зв'язки. Поняття про екологічну нішу.

28. Структура біоценозів: просторова, видова та екологічна. Види-домінанти. Види-едифікатори. Ярусність та мозаїчність.

29. Принципові риси структури біоценозів як надорганізмних систем.

30. Поняття про екосистеми (А. Тенслі). Основні елементи екосистем. Біогеоценози В.М.Сукачова.

31. Потік енергії в екосистемах. Закони термодинаміки.

32. Ланцюги живлення. Піраміди чисельності та біомаси. Біологічна продуктивність.

33. Біологічний кругообіг речовин. Роль живої матерії в біологічному кругообігу речовин.

34. Поняття про екологічні сукцесії. Ендоекогенетичні та екзоекогенетичні сукцесії. Загальні закономірності сукцесій.

35. Проблеми стабільності угруповань. Проблеми стабілізації антропогенних ландшафтів.

36. Поняття біосфери. В.І.Вернадський.

37. Основні біогеохімічні цикли. Межі біосфери: променева і термічна. Геохімічна робота живої речовини.

38. Кругообіг води, газоподібних речовин, осадові цикли.

39. Стабільність біосфери та її динамічний характер. Регуляторні механізми стабільності біосфери.

40. Проблеми ноосфери. Вернадський про ноосферу. Виникнення і розвиток ноосфери.

41. Екологія як наукова основа охорони природи.

42. Інвайронменталізм як нова стратегія поведінки людства в XXI ст. Державні та громадські природоохоронні організації.

СЛОВНИК-МІНІМУМ ЕКОЛОГІЧНИХ ТЕРМІНІВ

Агробіоценози – угруповання організмів (рослин і тварин), штучно створювані людиною з метою отримання сільськогосподарської продукції.

Адаптація – пристосування окремих організмів і видів, їх будови і функцій до умов зовнішнього середовища, а також до співіснування в екосистемах певного типу.

Антропогенне навантаження – міра прямого і непрямого впливу діяльності людини на природу в цілому або на її окремі компоненти.

Антропогенний ландшафт – ландшафт, змінений і перетворений діяльністю людини, з агроценозами, житловими, технічними і транспортними спорудами.

Ареал – територія або акваторія, у межах якої поширений вид або інша таксономічна група рослин чи тварин.

Баланс водний – співвідношення між кількістю води, що надходить, і тією, що витрачається, на будь-якому етапі кругообігу води на планеті.

Баланс тепловий – співвідношення надходження і витрачання тепла будь-якої системи, об'єкта, поверхні тощо. Розрізняють баланс тепловий атмосфери, земної поверхні, ґрунту тощо.

Біогенні елементи – хімічні елементи, які необхідні для синтезу органічних сполук автотрофними організмами.

Біологічна продуктивність – кількість відтвореної організмами біоценозу біомаси за одиницю часу.

Біологічні ритми – циклічні коливання біологічних процесів і явищ.

Біом – сукупність видів рослин і тварин, які складають живе населення певного району. До нього близький термін *біота* (див.), який застосовується до більших ділянок поверхні Землі.

Біомаса – сукупність організмів у популяції або в біогеоценозі в момент спостереження. Характеризується ваговими одиницями. Розрізняють фітомасу і зоомасу.

Біорізноманіття – 1) варіативність живих організмів на всіх рівнях організації: генетичному, видовому і більш високих таксономічних, включаючи різноманіття місць існування екосистем (ландшафтів); 2) велика кількість видів живих організмів.

Біота – історично складена сукупність рослин і тварин, об'єднаних загальною областю поширення.

Вид вимираючий – вид, морфофізіологічні особливості поведінки якого не відповідають сучасним умовам середовища існування, а генетичні можливості подальшого пристосування вичерпані.

Вид ендемічний – види тварин чи рослин, поширення яких обмежене певною місцевістю, географічно чи екологічно ізольованих.

Вид зникаючий – вид, що перебуває під загрозою повного вимирання, чисельність уцілілих особин якого недостатня для самостійного підтримання популяцій у природних умовах, потребує спеціальних заходів охорони.

Вид реліктовий – вид, що зберігся у певній місцевості як залишок флори чи фауни минулої геологічної епохи.

Вид рідкісний – вид, що зустрічається в малій кількості особин або популяцій на обмеженій території, має специфічне місцезнаходження, і може швидко зникнути.

Види-космополіти – види рослин і тварин, поширені на всіх континентах земної кулі завдяки високій екологічній пластичності.

Вид-індикатор – вид, що є показником особливостей середовища певного біоценозу чи екосистеми.

Гідробіонти – організми, що живуть у воді.

Глобальна екологія – розділ екології, що вивчає біосферу в цілому, тобто екологічну систему, яка охоплює всю земну кулю. Розробляє прогнози можливих змін біосфери під впливом діяльності людини у різних варіантах господарського розвитку.

Деградація середовища – погіршення стану або руйнування навколишнього природного або антропогенного середовища, яке тягне за собою деградацію його живих (біотичних) компонентів.

Деструкція екосистеми – порушення її структури, стабільності й функціонування катастрофічними або антропогенними факторами.

Доза гранично допустима – максимальна кількість шкідливого агента, проникнення якого в організм ще не завдає йому шкоди.

Доза токсична – мінімальна кількість шкідливого агента, що спричиняє помітне отруєння організму.

Ойкумена – частина земної поверхні, заселена і використовується людьми.

Екогенез – історичний процес зміни екологічних особливостей організмів, пов'язаний з пристосуванням їх до умов середовища.

Екологічна безпека – стан довкілля, за якого забезпечується попередження погіршення екологічної ситуації, виникнення небезпеки для людей.

Екологічна катастрофа – повне порушення екологічної рівноваги в природних живих системах, яке виникає в результаті прямої чи опосередкованої людської діяльності.

Екологічна криза – ситуація, яка виникає в екологічних системах (біогеоценозах) у результаті порушення рівноваги під впливом природних стихійних явищ або впливу антропогенних факторів.

Екологічна рівновага – баланс природних або змінених людиною екологічних компонентів і природних процесів, що забезпечує тривале існування даної екосистеми.

Економіка природокористування – розділ економіки, який вивчає питання екологічної оцінки природних ресурсів і такої ж оцінки збитків від забруднення середовища.

Екорозвиток – екологічно орієнтований соціально-економічний розвиток, за якого зростання благополуччя людей не супроводжується погіршенням середовища існування і деградацією природних систем.

Інвайронметалізм – 1) теорія управління середовищем життя і соціально-економічним розвитком, виходячи із уявлень про людину (людство) як частину біосфери; 2) західний науковий і громадський рух за охорону навколишнього середовища.

Життя – вища форма існування матерії на нашій планеті, характерними рисами якої є обмін речовин, самооновлення, самовідтворення, еволюція, накопичення і передача інформації.

Закон про охорону навколишнього природного середовища – зведення основних юридичних норм, які регулюють державні заходи, спрямовані на охорону, раціональне використання й розширене відтворення природних ресурсів.

Концентрація гранично допустима – кількість шкідливої речовини в

навколишньому середовищі, яка практично не впливає на здоров'я людини і не спричиняє несприятливих наслідків у її потомства.

Ландшафтна екологія – розділ екології, що досліджує природні (існуючі або потенційно можливі) складові ландшафту.

Метаболіти – продукти обміну речовин у живому організмі.

Моделювання екологічне – імітація екологічних явищ за допомогою лабораторних, логічних й експериментальних моделей для оцінювання їх параметрів.

Моніторинг – система спостереження і контролю за станом навколишнього середовища, складається із спостереження, оцінки стану і прогнозу можливих змін. М. здійснює спостереження за антропогенними змінами та за малозміненою природою (для порівняння). У системі моніторингу розрізняють три рівні: санітарно-токсичний, екологічний і біосферний.

Мутагенез – процес виникнення мутацій; розрізняють індукований, тобто спричинений дією зовнішнього чинника, та спонтанний (самодо-вільний).

Мутація – пошкодження гена (генів), що передаються нащадкам клітин, в яких вони виникли.

Навколишнє середовище (довкілля) – 1) сукупність на даний момент фізичних, хімічних, біологічних характеристик, а також соціальних факторів, здатних викликати прямий чи віддалений вплив на живі істоти і діяльність людини; 2) сукупність усіх умов, у яких існують живі організми.

Ноосфера – сфера розуму. Сучасне поняття введено В.І.Вернадським (1931) для позначення стану еволюції біосфери, який характеризується провідною роллю розумної свідомості людського суспільства в її розвитку. В епоху Н. діяльність людини не суперечить розвитку природи.

Оптимум – значення фактора, яке відповідає найкращим показникам життєдіяльності організму.

Освіта екологічна – 1) цілеспрямований, безперервний і комплексний процес навчання і виховання громадян з метою формування в них екологічної культури, взаємодії в системі "людина – суспільство – природа"; процес, спрямований на формування ціннісних орієнтацій і норм поведінки (соціально цінного досвіду) у сфері культурного природокористування і охорони довкілля; процес і результат засвоєння систематичних знань, умінь і навичок у сфері впливу на довкілля, стану навколишнього середовища і наслідків змін довкілля. Термін введений на конференції, організованій Міжнародним союзом охорони природи (МСОП) у 1970 р.; 2) духовне, моральне удосконалення людей шляхом розповсюдження і правильного використання екологічних знань.

Охорона природи – система державних, громадських, адміністративно-господарських, техніко-виробничих, економічних і юридичних заходів, спрямованих на підтримання сприятливих для життя умов, раціональне використання, збереження і відтворення природних ресурсів Землі і навколоземного космічного простору в інтересах задоволення матеріальних і духовних потреб існуючих і майбутніх поколінь людей.

Педобіонти – живі організми, які мешкають у ґрунті.

Педосфера – ґрунтовий шар Землі, частина біосфери.

Песимум – життєві умови, несприятливі для існування виду, за яких межі мінливості

зовнішніх факторів ширші компенсаторних можливостей популяції.

Плетобіосфера – один із термінів визначення найбільш діяльного горизонту біосфери, "плівки життя".

Правова охорона навколишньої природного середовища - розробка юридичних норм, пов'язаних з охороною навколишнього природного середовища.

Принцип збалансованого природокористування – розміщення і розвиток матеріального виробництва на певній території, яке має здійснюватись відповідно до екологічної стійкості відносно техногенних впливів.

Принципи екологічного права виражені в нормах права основоположні й системоутворюючі ідеї, положення, риси, відповідно до яких здійснюється регламентація екологічних відносин і які спрямовані на досягнення цілей екологічної політики держави.

Природа – матеріально-енергетичний та інформаційний світ Всесвіту.

Природне середовище – уся сукупність елементів живої (біотичні фактори) і неживої (абіотичні фактори) природи.

Природокористування – сфера суспільно-виробничої діяльності, спрямованої на задоволення потреб людства шляхом використання природних ресурсів.

Районування – процес диференціації території та інтеграції географічної оболонки Землі або її ділянок, а також природних і соціально-екологічних процесів взаємодії суспільства і природи.

Резерват – загальна назва території усіх типів, що охороняються.

Стійкий розвиток – такий розвиток суспільства, за якого поліпшуються умови життя людини, а вплив на довкілля залишається в межах господарської ємкості біосфери так, то не руйнується природна основа функціонування людства.

Стійкість екологічна – властива системі внутрішня здатність протистояти змінам, зберігати свою структуру і функціональні властивості у разі дії зовнішніх факторів.

Техногенез – процес зміни природних комплексів під впливом виробничої діяльності людей.

Техногенна екосистема – функціональна система живих організмів і середовища, що виникла або значно змінилася під впливом техногенних факторів.

Техносфера – 1) частина біосфери, охоплена впливом технічних засобів і споруд; 2) сучасний етап еволюції біосфери, на якому в її зміні велику роль відіграє науково-технічний прогрес людства; 3) штучно перетворений простір планети, який знаходиться під впливом продуктів діяльності людини.

Урбоекосистема – нестійка природно-антропогенна система, яка склалася на урбанізованій території з архітектурно-будівельних об'єктів і різко змінених екосистем.

Фенологія – наука про сезонні явища у природі, строки їх настання та причини, які визначають ці строки.

Якість середовища – ступінь відповідності природних умов потребам людини або інших живих організмів.

СПИСОК РЕКОМЕНДАВНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

Основна

1. Батлук В.А. Основи екології: Підручник для студентів вищих навчальних закладів. – К.: Знання, 2007. – 519 с.
2. Білявський Г.О., Падун М.М., Фурдуй Р.С. Основи загальної екології. – К.: Либідь, 1995. – 368 с.
3. Білявський Г.О., Фурдуй Р.С. Практикум із загальної екології. – К.: Либідь, 1997. – 158 с.
4. Білявський Г.О., Фурдуй Р.С. Основи екологічних знань. – К.: Либідь, 1997. – 288 с.
5. Бойчук Ю.Д., Солошенко Е.М., Бугай О.В. Екологія і охорона навколишнього середовища. – Суми: Університетська книга, 2005. – 302 с.
6. Джигерей В.С. Екологія та охорона навколишнього середовища: навч. посібник. 4-е видання, випр. і доповн. – К.: Знання, 2006. – 319 с.
7. Джигерей В.С. Екологія та охорона навколишнього середовища: навч. посібник. 5-е видання, виправл. і доповн. – К.: Знання, 2007. – 422 с.
8. Запольський А.К., Салюк А.І. Основи екології. – К.: Вища школа, 2001. – 358 с.
9. Злобін Ю.А., Кочубей Н.В. Загальна екологія. – Суми: Університетська книга, 2003.
10. Корсак К.В., Плахоткін О.В. Основи екології. – К.: МАУП, 2000. – 240 с.
11. Основи екології: Підручник для студентів вузів/ За редакцією К.М.Ситника. – К.: Вища школа, 2001. – 358 с.
12. Чайка В.Є. Екологія: Навчальний посібник для студентів вузів. – Вінниця: Книга-Вега, 2002. – 408 с.

Додаткова

1. Бровдій В.М., Гаца О.О. Системоутворюючі закони екології. – К.:НПУ імені М.П.Драгоманова, 2002. – 173 с.
2. Бровдій В.М., Гаца О.О. Закони екології. – К.: Освіта України, 2007. – 380 с.
3. Екологія. Охорона природи: Словник-довідник/ М.М.Мусієнко, В.В. Серебряков. – К.: Знання, 2007. – 624 с.
4. Екологія. Охорона природи: Словник-довідник/ М.М.Мусієнко, В.В. Серебряков, О.В. Брайон. – К.: Знання, 2002. – 550 с.
5. Загальна екологія: Практичний курс. / С.С.Руденко, С.С. Костишин, Т.В. Морозова. – Чернівці: Рута, 2003. – Ч.1. – 320 с.
6. Кучерявий В.П. Екологія. – Львів: Світ, 2001. – 500 с.
7. Николайкин Н.И., Николайкина Н.Е., Мелехова О.П. Экология: учебник для вузов. – М.: Дрофа, 2004. – 624 с.
8. Основи екології: Навчальний посібник для студентів вищих навчальних закладів / Н.М. Заверуха, В.В.Серебряков, Ю.А.Скиба. – К.: Каравела, 2006. – 368 с.

Інтернет-джерела

- www.elementy.ru
- <http://evolbiol.ru>
- univertv.ru
- <http://www.naturalist.if.ua>
- <http://animalworld.com.ua>
- <http://eduknigi.com/Корсак К.В., Плахотнік О.В. Основи сучасної екології>
- <http://textbooks.net.ua/content/category/37/53/43/> Основи екології (Білявський Г.О.)
- <http://cikave.org.ua>

Навчальне видання

Лисенко Генадій Миколайович

ЗАГАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ

*Навчально-методичний посібник
для студентів біологічних спеціальностей*

Технічний редактор – І. П. Борис
Комп'ютерна верстка та макетування – О. В. Борщ
Книга друкується в авторському редагуванні

Підписано до друку 22.01.18 р.	Формат 60x848/16	Папір офсетний
Гарнітура Arial	Обл.-вид. арк. 7,23	Електр. вид-ня
Замовлення № 317	Ум. друк. арк. 6,04	



Ніжинський державний університет
імені Миколи Гоголя.
м. Ніжин, вул. Воздвиженська, 3/4
(04631)7-19-72
E-mail: vidavn_ndu@ukr.net
www.ndu.edu.ua

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи
ДК № 2137 від 29.03.05 р.