

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ «ЧЕРНІГІВСЬКА ПОЛІТЕХНІКА»

ЗАГАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ

КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ

для здобувачів вищої освіти першого (бакалаврського) рівня
спеціальності 101 – Екологія
Частина I

Обговорено і рекомендовано
на засіданні кафедри
харчових технологій
Протокол № 6
від 26.06.23

Чернігів 2023

Загальна екологія. Конспект лекцій для ЗВО першого (бакалаврського) рівня спеціальності 101 – Екологія. Частина I / Укл.: Буяльська Н.П. – Чернігів: НУ «Чернігівська політехніка», 2023. – 68 с.

Укладач: БУЯЛЬСЬКА НАТАЛІЯ ПАВЛІВНА, кандидат технічних наук,
доцент

Відповідальний за випуск: ХРЕБТАНЬ ОЛЕНА БОРИСІВНА, завідувач кафедри харчових технологій, кандидат технічних наук, доцент

Рецензент: Челябієва Вікторія Миколаївна, кандидат технічних наук,
доцент кафедри харчових технологій Національного університету «Чернігівська політехніка»

Зміст	Стор.
Вступ.....	4
.....	
Лекція 1. Екологія в системі природничих наук.....	5
Лекція 2. Екологічні фактори та їх класифікація (Частина I).....	14
Лекція 3. Екологічні фактори та їх класифікація (Частина II).....	23
Лекція 4. Екологічні фактори та їх класифікація (Частина III).....	30
Лекція 5. Екологія популяцій (Частина I).....	41
Лекція 6. Екологія популяцій (Частина II).....	47
Лекція 7. Біоценоз як співтовариство живих організмів (Частина I).....	52
Лекція 8. Біоценоз як співтовариство живих організмів (Частина II).....	62
Рекомендована література.....	68

Вступ

Загальна екологія є основою сучасної екології. Наукові та прикладні дані, які отримують у її рамках, є необхідними для інших екологічних напрямків (агроекологія, геоекологія, радіоекологія, промислова екологія та інші). У зв'язку з цим вивчення загальної екології є важливим етапом підготовки фахівців-екологів.

Незважаючи на те, що багато законів і закономірностей функціонування живих організмів та їх угруповань вже відомі до теперішнього часу, величезна кількість існуючих видів і складні екологічні зв'язки між ними визначають отримані раніше екологічні знання як явно недостатні для здійснення ефективної природоохоронної діяльності. Ця обставина повинна враховуватися екологами у їхній професійній діяльності. Тому фахівець у галузі екології повинен не тільки використовувати відомі наукові дані, а й бути здатним проводити самостійні екологічні дослідження на їх основі. Лекційні заняття із загальної екології дозволяють створити міцну теоретичну основу для подальшого застосування екологічних знань у практичній сфері.

Лекційний матеріал, який передбачений навчальною дисципліною «Загальна екологія», складений за класичною схемою, яка дозволяє ознайомитися з основними біологічними макросистемами та їх функціонуванням, а також рядом прикладних аспектів загальної екології. Крім того, детально розглядаються сучасні напрямки екології та визначається об'єкт та предмет загальної екології.

Перша частина конспекту лекцій включає наступні теми: «Екологія в системі природничих наук», «Екологічні фактори та їх класифікація», «Екологія популяцій», «Біоценоз як співтовариство живих організмів».

Після кожної лекції передбачено перелік контрольних питань, що дозволяє здобувачам самостійно оцінити рівень оволодіння вивченим матеріалом.

Лекції ґрунтуються на сучасних наукових даних та включають численні приклади, які є обов'язковим елементом вивчення загальної екології.

Лекція 1. Екологія в системі природничих наук

1.1 Структура, предмет, завдання сучасної екології.

1.2 Методи сучасної екології. Основні наукові напрямки сучасної екології.

1.1 Структура, предмет, завдання й методи сучасної екології.

Термін «Екологія» запропонував німецький природодослідник Ернст Геккель, 1866 р. З часу свого походження екологія як наука неодноразово змінювалася, що створило проблеми у визначенні її змісту. Сучасна екологія включає різні напрямки досліджень. Для їх характеристики доцільно проаналізувати паспорти спеціальностей, за якими присуджуються наукові ступені зі спеціальності «Екологія», що відображає науковий підхід до сучасної екології. Так, в Україні вчений ступінь за спеціальністю «Екологія» присуджується:

1) в галузі біологічних наук. Згідно даним напрямком екологія вивчає взаємовідносини організмів із довкіллям, досліджує структурно-функціональну організацію надорганізмових систем (популяцій, угруповань, екосистем, біосфери), виявляє механізми підтримання їх стійкості у просторі й часі. В структурі сучасної екології виділяють такі основні напрямки: загальну, спеціальну та прикладну екологію.

Загальна екологія вивчає фундаментальні проблеми структурно-функціональної організації екосистем, а також досліджує взаємодію біосистем різних рівнів інтеграції між собою та довкіллям. Спеціальна екологія досліджує закономірності функціонування конкретних екосистем або особливості пристосування популяцій різних видів організмів чи їх угруповань до умов навколишнього середовища. Прикладна екологія з'ясовує різні аспекти дії чинників довкілля на біосистеми і спрямована на розв'язання головним чином практичних питань.

Основні напрямки досліджень:

- Дослідження впливу різних чинників довкілля (зокрема й антропогенного походження) на біосистеми різного рівня інтеграції (організмового, популяційного, біоценотичного тощо).

- З'ясування специфіки дії екологічних чинників на поширення, чисельність та еволюцію організмів на нашій планеті.

- Розроблення проблем популяційної екології та екології екосистем – вивчення структурно-функціональної організації популяційних систем, угруповань рослин, тварин і мікроорганізмів, біотичних угруповань, дослідження структури й особливостей функціональної стійкості екосистем.

- Вивчення закономірностей трансформації енергії та кругообігу речовин в екосистемах і біосфері, дослідження динаміки біогеоценотичного покриву, біотичних угруповань, екосистем.

- Розроблення підходів і методів, що забезпечують системні екологічні дослідження, моделювання сукцесійних та еволюційних процесів в екосистемах.

- Вивчення дії екологічних чинників на продуктивність популяцій окремих видів рослин і тварин, біотичних угруповань і екосистем, з'ясування механізмів взаємодії компонентів екосистем, що забезпечують їх цілісність і стійкість.

- Розроблення і впровадження методів екологічного моніторингу та систем біоіндикації, моніторингові дослідження стану довкілля й біоти екосистем.

- Розробка методів нормування антропогенного навантаження на екосистеми, прогнозування стану природних комплексів і екосистем під впливом екологічних чинників.

- Розв'язання проблем збереження природних комплексів і біорізноманіття в сучасних умовах та опрацювання наукових основ заповідної справи.

2) в області медичних наук. Згідно даним напрямком екологія – галузь науки, яка вивчає закономірності формування та функціонування біологічних систем у їх взаєминах із навколишнім середовищем. Як розділ сучасної екології – екологія людини, або соціальна екологія, інтенсивно вивчає закономірності взаємин людського суспільства з довкіллям і проблеми його охорони.

Напрямки досліджень:

- Вивчення антропогенних змін навколишнього середовища (деструктивні зміни природного ландшафту, повітряного та водного середовища, трансформація елементів біосфери, вивчення природних ланцюгів, змін внутрішніх і зовнішніх умов проживання людини тощо).

- Вивчення медичних і біологічних аспектів взаємозв'язку людини та екологічних систем як основи сталого розвитку держави.

- Розроблення методів і заходів збереження та поліпшення навколишнього середовища в інтересах суспільства й екологічних систем.

- Прогнозування екологічної ситуації на рівні регіону, держави з обґрунтуванням наслідків для здоров'я населення.

- Проблеми екологічної безпеки за критеріями впливу на здоров'я населення.

- Оцінка якості навколишнього середовища і визначення рівня самоочищення, екологічної місткості та меж розвитку різних регіонів за гігієнічними показниками і критеріями.

- Розроблення медичних основ вивчення циркуляції шкідливих речовин у довкіллі та методології санітарної хімії (хіміко-аналітичних досліджень), визначення ризику для людини й екологічних систем.

- Медико-екологічні дослідження наслідків аварій та катастроф.

- Визначення процесів трансформації хімічних речовин у навколишньому середовищі, методологія та методики хіміко-аналітичних досліджень антропогенних полютантів, санітарна хімія, кількісне та якісне вивчення екзогенного й ендогенного синтезу токсичних речовин із їхніх попередників.

3) в галузі сільського господарства. Напрямок загальної і прикладної екології, який належить до сільськогосподарських наук (агроекологія та лісова екологія), досліджує процеси, що відбуваються в агросфері та лісових екосистемах як частині біосфери. Вирішує фундаментальні проблеми формування агро- і лісових екосистем, виявляє механізми і наслідки дії природних і антропогенних чинників на їх функціонування, розробляє оптимальні моделі цих систем, методи

і заходи вирішення екологічних проблем у всіх галузях АПК, досліджує вплив техногенних чинників на агро- і лісові екосистеми, вивчає особливості діяльності їхньої біоти, біотичного кругообігу речовин, екологічних механізмів в агро- і лісових екосистемах, що спрямовані на вирішення практичних питань; визначає шляхи ефективного екологічного менеджменту сільськогосподарського і лісогосподарського виробництва та агро- і лісоекологічного бізнесу.

Напрямки досліджень:

- Вивчення впливу природних і антропогенних чинників на екологічний стан агро- та лісових екосистем, напрямків формування і управління їхнім сталим розвитком, дослідження ґрунтоутворюючих та гідрологічних процесів в екосистемах, міграції ксенобіотиків та радіонуклідів у трофічному ланцюгу ґрунт-рослина-тварина-людина. Захист в агро- та лісових екосистемах. Біоіндикація довкілля. Оцінка екологічного ризику територій.

- Дослідження впливу різних чинників довкілля (головним чином антропогенного походження) на біосистеми та агросистеми різного рівня інтеграції (організмowego, популяційного, біоценотичного тощо). Використання імунних та стійких до шкідливих організмів сортів і гібридів, біологічних препаратів різної природи для захисту й охорони рослин і тварин, а також сільськогосподарської продукції – з метою зменшення пестицидного навантаження на довкілля.

- Розроблення методології, методів і технологій біологізації і екологізації аграрного та лісогосподарського виробництва шляхом реалізації системного підходу до організації сільськогосподарських та лісових ландшафтів, екологозабезпеченого земле- та лісокористування. Удосконалення й створення нових ресурсозберігаючих агро- та лісових технологій, біологічних препаратів, використання органічних, мінеральних, органо-мінеральних добрив, управління процесами обміну речовин та енергії в лісових та агроекосистемах з метою підвищення їх стійкості та продуктивності.

- Розроблення методології, застосування сучасних методів моніторингу, зокрема кризових явищ, що відбуваються в агросфері, лісових і сільськогосподарських ландшафтах шляхом використання дистанційного аерокосмічного зондування, геоінформаційних технологій, створення спеціальних програмних комплексів, баз агро- і лісоекологічних даних з метою запобігання забрудненню сільськогосподарської, лісогосподарської продукції та використання при підготовці управлінських рішень.

- Розроблення математичних моделей, сценарію і технологій формування агро- та лісових екосистем різної спеціалізації з оптимальними витратами ресурсів за різних форм господарювання; екологічне обґрунтування застосування їх у практиці сільськогосподарського та лісогосподарського виробництва. Розроблення ефективних екологічних методів утилізації відходів сільсько- і лісогосподарського виробництв.

- Дослідження біоти і агро- та лісових екосистем з метою з'ясування закономірностей поширення аборигенної й адвентивної синантропної флори, вивчення коєволюції розвитку корисних і шкідливих організмів, їх консортивних зв'язків, екологічної стійкості лісових та сільськогосподарських рослин і тварин

до несприятливих факторів середовища. З'ясування специфіки дії екологічних чинників на організми в агро- і лісових екосистемах. Форми динаміки: циклічні й сукцесійні.

- Забруднення, їх види. Вивчення факторів і обсягів техногенного впливу на агро- та лісові екосистеми, визначення його наслідків на розвиток біоти, продуктивність агро- і лісових екосистем, якість води, продукції рослинництва й тваринництва.

- Прикладні й технологічні аспекти агро- та лісової екології. Розроблення та застосування технологій і регламентів виробництва екологічно чистої продукції, зокрема за допомогою альтернативних систем землеробства.

- Проблеми аут- і популяційної екології та екології екосистем. Вивчення структурно-функціональної організації популяцій, угруповань рослин, тварин, грибів і мікроорганізмів в агро- і лісових екосистемах, урбоекосистемах.

- Вивчення негативних змін землекористування, пов'язаних із деградацією ґрунтового покриву, забрудненням водних джерел продуктами ерозії. Розроблення комплексних заходів щодо відновлення екологічної рівноваги в агро- та лісових ландшафтах за зміни земельних відносин. Сільське та лісове господарство і охорона довкілля.

- Оцінка антропогенного навантаження на басейни річок, методи моніторингу стану водних екосистем, поліпшення екологічного стану в басейнах річок методами залуження, лісорозведення тощо, екологічне нормування водних екосистем.

- Радіоекологія та її вплив на екосистеми різних рівнів. Застосування дистанційного зондування для вивчення лісових та агроекосистем, керування ними.

- Розроблення методології, методів розвитку агро- та лісоекологічної політики. Вивчення та розроблення ефективних методів екологічного контролю, управління, екологічного аудиту, експертизи й маркетингу в сільськогосподарському та лісогосподарському виробництвах.

- Вивчення та розроблення ефективних методів екологічного контролю й управління сільськогосподарським виробництвом, методів екологічного аудиту, експертизи, маркетингу в агросфері.

Термін «екологія» часто ототожнюють з дисципліною «Охорона природи» або «Охорона навколишнього природного середовища». При функціонуванні промислових підприємств, при такому підході до даного питання, інженерно-технічним працівникам доводиться мати справу не з екологією, а з охороною навколишнього середовища. Охорона навколишнього середовища – система заходів, скерованих на підтримку взаємодії людини та навколишнього середовища, що забезпечують збереження та відновлення природних багатств, раціональне використання природних ресурсів, попередження безпосереднього або опосередкованого впливу результатів діяльності суспільства на природу та здоров'я людини. Однак, в різних країнах наукові дослідження в даній сфері визнаються саме як екологічні та вчений ступінь присуджується за фахом екологія в галузі технічних наук. Даний напрямок в екології називають інженерної, або промислової екологією.

В Україні вивчення питань, які пов'язані з впливом промисловості та інших галузей, здійснюється в рамках наукової спеціальності «Екологічна безпека», за яку присуджуються наукові ступені. Вона передбачає: розроблення екологічного моніторингу та технічних засобів контролю за станом довкілля, теоретичних основ та обґрунтування оцінок екологічного ризику, пошук і створення за їх допомогою оптимальних форм управління екологічною безпекою. Вивчення й обґрунтування ступеня відповідності наявних або прогнозованих екологічних умов завданням збереження здоров'я людини, забезпечення сталого соціально-економічного розвитку та потенціалу держави, збереження й відновлення навколишнього середовища.

В цілому, поряд з промисловою екологією виділяють біоекологію, геоекологію, агро-, техно- і урбоекологію та соціоекологію. Біоекологія займається формуванням уявлень про екологію як економіку природи на основі вивчення потоків речовини, енергії та інформації в життєдіяльності організмів, їх груп та біологічних систем.

Геоекологія вивчає специфіку взаємовідносин організмів і середовища їх існування в різних географічних зонах, на суші і в океані, в тундрі, тайзі і тропіках, у горах і пустелях тощо; дає екологічну характеристику різних географічних регіонів, областей, районів, ландшафтів; розглядає екологічні наслідки ендегенних та екзогенних геологічних процесів, видобутку корисних копалин; займається екологічним картографуванням.

Агроекологія – це комплексна наукова дисципліна, об'єктом вивчення якої є агросфера планети, а предметом – взаємозв'язки людини з довкіллям у процесі сільськогосподарського виробництва, а також вплив сільського господарства на природні комплекси. Головна мета агроекології – ефективна екологізація всіх галузей сільського господарства для забезпечення виробництва якісної екологічно чистої продукції в достатній кількості при збереженні і відтворенні природноресурсної бази аграрного сектору.

Техноекологія – найбільший за обсягом блок прикладних екологічних напрямів, пов'язаних з такими сферами людської діяльності, як енергетика, промисловість, транспорт, військова справа, сільське господарство, космос.

Урбоекологія, або екологія міських систем, досліджує процеси урбанізованих селітебних і промислових територій, які формують екологічні умови та особливості функціонування екосистем під впливом житлових масивів, енергетики, транспорту, будівництва, різних галузей промисловості. Це території найбільш техногенно навантажені.

Соціальна екологія – розділ сучасної екології, що вивчає роль людини в довкіллі не як біологічного виду, а як соціальної істоти, а також шляхи оптимізації взаємовідносин людського суспільства з природою.

Таким чином, існує дві точки зору на характер екології як науки. Одна з них затверджує її як біологічну науку, друга, з огляду на те значення, що екологія придбала в сучасному світі, її положення на стику багатьох галузей знань, вважає, що екологія – це міждисциплінарна наука, що виражає наукові основи природокористування.

Враховуючи інтеграційні процеси, які відбуваються між екологією як фундаментальною наукою та її прикладними галузями (природничими, соціальними, технологічними), виникла необхідність окреслити межі та забезпечити термінологічну ідентифікацію цієї науки.

Згідно з однією з точок зору сучасну екологію слід називати «неоекологія», з метою відображення її сучасного міждисциплінарного підходу. Неоекологія (сучасна екологія) – галузь знань, присвячена вивченню екологічних проблем, не властивих класичній екології, побудованих на міждисциплінарних, а не тільки біологічних знаннях, що охопили всі сфери життєдіяльності до найдосконаліших життєвих форм, в нерозривному їх зв'язку не тільки з абіотичним середовищем, але і з соціальним та іншими.

З іншого боку вважається, що таким вимогам відповідає назва загальна екологія. Загальна екологія займається дослідженням головних принципів організації та функціонування різних надорганізмових систем. Її можна умовно поділити на п'ять великих підрозділів: аутекологію (екологію організмів), демекологію (екологію популяцій), синекологію (екологію угруповань), біогеоценологію та біосферологію (глобальну екологію).

Аутекологія вивчає взаємозв'язки представників виду з оточуючим їх середовищем. Цей розділ екології займається, головним чином, визначенням меж стійкості виду і його ставленням до різних екологічних факторів. Аутекологія вивчає також вплив середовища на морфологію, фізіологію та поведінку організмів.

Демекологія описує коливання чисельності різних видів і встановлює їх причини. Цей розділ ще називають популяційною екологією.

Синекологія аналізує стосунки між особинами, що належать до різних видів даного угруповання організмів, а також між ними і оточуючим середовищем.

Екосистемологія, вивчає конкретні біогеоценози (суходільні, водні), в яких взаємодіють біоценози і абіотичне середовище.

Біосферологія (глобальна екологія) вивчає біосферу як єдине планетарне ціле, з'ясовує закономірності еволюції біосфери.

Завдяки різноманіттю сучасних напрямків, існує велика кількість визначень екології, наприклад:

Екологія – наука про взаємодію організмів і біологічних систем надорганізмового рівня (популяції, біоценози, екосистеми, біосфера) з умовами середовища проживання.

Екологія – це наука про взаємозв'язки, що забезпечують існування організмів (включаючи людину) і надорганізмових біосистем: популяцій, екосистем і біосфери.

Екологія – міждисциплінарна галузь знань про будову та функціонування багаторівневих систем у природі та суспільстві в їх взаємозв'язках.

Екологія – наука, що досліджує закономірності життєдіяльності організмів на всіх рівнях інтеграції в їх природному середовищі існування з урахуванням змін, внесених у середовище діяльністю людини. Дане визначення, ймовірно, є

найбільш оптимальним і для поняття «загальна екологія». На його підставі формулюють наступні об'єкт і предмет досліджень загальної екології:

Об'єкт дослідження – відношення організмів, популяцій, біоценозів між собою та з навколишнім середовищем, що формує екосистеми. Предметом є різноманітність і структура зв'язків між організмами, їхніми угрупованнями та середовищем існування, а також склад і закономірності функціонування угруповань організмів: популяцій, біогеоценозів, біосфери в цілому.

Загальну екологію також називають теоретичною екологією, фундаментальною екологією або ототожнюють з біоекологією, а для того, щоб відобразити практичні напрямки сучасної екології використовують поняття «Прикладна екологія».

Прикладна екологія – комплекс дисциплін, пов'язаних із різними галузями людської діяльності та взаємовідносинами між суспільством і природою. Вона формує екологічні критерії економіки; досліджує механізми антропогенних впливів на природу та навколишнє середовище людини, стежить за її якістю; обґрунтовує нормативи раціонального використання природних ресурсів та допустимого техногенного навантаження на території; регламентує екологічно безпечне виробниче освоєння територій, розміщення та будівництво господарських об'єктів; оптимізує галузеву структуру виробництва; здійснює екологічну регламентацію господарської діяльності; контролює екологічну відповідність різних планів і проектів; розробляє технічні засоби охорони навколишнього середовища та відновлення порушених людиною природних екосистем; вивчає екологічні умови виникнення, поширення та розвитку хвороб людини й шляхи запобігання їм.

Незважаючи на різноманіття і відмінності в назвах, всі напрямки сучасної екології базуються на фундаменті загальної екології, а її завдання на сучасному етапі приблизно зводяться до наступних: розробка методів визначення екологічного стану природних та штучних екосистем; спостереження за змінами в окремих екосистемах та в біосфері; створення бази даних та розробка рекомендацій для екологічного безпечного планування господарської та соціальної діяльності людини; застосування екологічних знань у справі охорони довкілля та раціонального використання природних ресурсів.

1.2 Методи сучасної екології. Основні наукові напрямки сучасної екології.

Методи екології:

1. Методи реєстрації параметрів і оцінки стану навколишнього середовища – необхідна частина будь-якого екологічного дослідження. До цих методів належать метеорологічні спостереження, вимірювання вологості, температури, освітленості, хімічного складу повітря, води та ґрунту, оцінка техногенного забруднення навколишнього середовища, рослинних і тваринних організмів, реєстрація показників прозорості та солоності води, фізико-хімічних показників ґрунтів, вимірювання радіаційного фону, напруженості фізичних полів, бактеріальної забрудненості, часу настання фенологічних фаз розвитку рослин та інших чинників.

До першої групи методів належать також моніторинг (періодичне або безперервне стеження за станом екологічних об'єктів та якістю навколишнього середовища) і біоіндикація (використання для контролю якості середовища особливо чутливих до чинників екологічного середовища організмів та угруповань).

2. Методи кількісного обліку організмів, оцінки біомаси та продуктивності рослин і тварин. Ці методи лежать в основі вивчення природних угруповань – біоценозів. Для цього застосовуються підрахунки кількості особин на контрольних ділянках, в об'ємах води, повітря та ґрунту; маршрутні обліки; вилов та мічення тварин; спостереження за їх переміщеннями; аерокосмічна реєстрація чисельності стад, скупчень риби, густоти деревостанів, стану посівів, урожайності полів. Дана інформація необхідна для управління екосистемами, запобігання загибелі видів і зменшення біологічного різноманіття. Визначення біомаси та продуктивності екосистем дозволяє оцінити біопродукційний потенціал окремих територій і акваторій, а також глобальний природний фон органічної речовини та межі її використання.

3. Методи дослідження впливу факторів середовища на життєдіяльність організмів – найрізноманітніша група екологічних методів. Вони здійснюються за допомогою спостереження у природі та проведення експериментів у лабораторних умовах. Спостереження – вивчення біологічної системи у природних умовах шляхом фіксації певних її ознак. Експеримент – дослідження, коли об'єкт ставлять в умови, за яких можна вивчати дію певного фактора або групи факторів на систему. Експеримент носить активний аналітичний характер, оскільки може виявити причинно-наслідкові зв'язки в аналізі розвитку біосистем (наприклад, вплив техногенного забруднення на рослини, дія меліорації на рослинність і тваринний світ, пестицидів на організми, радіації на ліси). Експеримент передбачає дослід, відтворення об'єкта пізнання, перевірку гіпотез про закономірності зв'язку явищ. Методом експерименту встановлюються оптимальні та граничні умови існування, критичні та летальні дози хімічних забруднювачів, гранично допустимі концентрації шкідливих речовин, що лежать в основі екологічного нормування. Цей метод важливий при оцінці порівняльної стійкості видів рослин і екосистем до дії екстремальних екологічних факторів (морозостійкості, посухостійкості, газостійкості, солестійкості тощо), а також при вивченні адаптацій (приспосовувань організмів до різних умов середовища). Еколог використовує при здійсненні експерименту спеціальну експериментальну техніку.

4. Методи вивчення взаємин між організмами у багатовидових угрупованнях складають важливу частину дослідження екосистем. Вони передбачають натурні спостереження та лабораторні дослідження трофічних відносин, проведення дослідів із переносом «міток» радіоактивних ізотопів, що дозволяє визначити кількість органічної речовини, яка переходить від однієї ланки ланцюга живлення до іншої (від рослин до травоядних тварин, а від травоядних до хижаків).

Особливе значення має експериментальна методика створення та дослідження штучних угруповань і екосистем (лабораторне моделювання природних взаємодій організмів між собою і навколишнім середовищем).

5. Методи математичного та імітаційного моделювання. Головна мета побудови та використання моделей в екології – можливість прогнозування динаміки розвитку біосистем. Це особливо важливо, якщо екосистема піддається зовнішнім, антропогенним впливам. Прогноз віддалених екологічних наслідків техногенезу дозволяє передбачити та зменшити негативні ефекти, вносити корективи у прийняті рішення. Прийоми глобального моделювання, доведені до моделей, заснованих на проблемно-прогнозному підході, дозволяють розглядати варіанти сценаріїв і будувати обґрунтовані прогнози глобального розвитку.

Основні наукові напрямки сучасної екології:

1. Всеосяжна діагностика стану біосфери та її ресурсів, визначення порога витривалості біосфери відносно антропогенних навантажень.

2. Розробка локальних, регіональних і глобальних прогнозів зміни стійкості та продукційного потенціалу найважливіших природних комплексів планети та біосфери в цілому.

3. Відмова від природопідкорювальної ідеології антропоцентризму та формування ідеології та методології екоцентризму, спрямованих на екологізацію економіки, виробництва, техніки, освіти та політики.

4. Вироблення критеріїв оптимізації – обрання найбільш узгодженого з екологічним імперативом і екологічно зорієнтованого соціально-економічного розвитку суспільства.

5. Формування екологічного світогляду, передових стратегій поведінки людського суспільства, економіки та технологій, які приведуть масштаби та характер людської діяльності у відповідність до екологічної витривалості природи і запобігатимуть екологічній кризі.

Фахівець, який мислить екологічно, повинен розуміти причинно-наслідкові зв'язки у природних явищах, уміти простежити, в яких взаємозв'язках з іншими явищами більш складної системи вони знаходяться. Фахівцям необхідні інтегральні знання про навколишнє природне середовище в цілому. Вони повинні бачити не тільки найближчі, а й віддалені наслідки змін у природі.

Контрольні питання

1. Ким був запропонований термін «Екологія»?
2. Що вивчає прикладна екологія?
3. Що вивчає загальна екологія?
4. Що вивчає промислова екологія?
5. Наведіть приклади напрямів досліджень екології у галузі сільського господарства.
6. Наведіть приклади напрямів досліджень екології у галузі медицини.
7. Чим відрізняються геоєкологія та біоекологія?
8. Дайте визначення аутоєкології.
9. Наведіть методи досліджень, що використовуються у сучасній екології.
10. Вкажіть напрями досліджень сучасної екології.

Лекція 2. Екологічні фактори та їх класифікація (Частина I)

- 2.1 Поняття про екологічний фактор. Спрямованість екологічних факторів.
- 2.2 Вплив лімітуючих факторів на організм. Закон мінімуму.
- 2.3 Принцип екологічної толерантності. Екологічна валентність виду.

2.1 Поняття про екологічний фактор. Спрямованість екологічних факторів.

Екологічний фактор – це будь-який елемент середовища, здатний виявляти прямий вплив на живі організми хоча б протягом однієї фази їх розвитку. Середовища (навколишнє середовище) – сукупність факторів природного та техногенного походження, що оточують організми, прямо або опосередковано впливають на їхній стан, розвиток, виживання і розмноження.

Розрізняють середовище абіотичне, біотичне і антропогенне. Абіотичне середовище – це всі тіла і явища неживої природи, які створюють умови проживання організмів, чинячи на них прямий чи опосередкований вплив. До абіотичного середовища можна віднести материнську природу ґрунту та її хімічний склад і вологість, сонячне світло, воду, повітря, природний радіаційний фон та ін. Біотичне середовище – це сукупність живих організмів, які своєю життєдіяльністю впливають на інші організми. Одні з них можуть бути живленням для інших (трав'яна рослинність – для копитних) або середовищем проживання (хазяїн – для паразита), впливати хімічно, механічно чи іншим чином та сприяти розмноженню (комахи – запилювачі квіткових рослин). На відміну від факторів абіотичного середовища дія факторів біотичного середовища виявляється у взаємному впливі організмів різних видів у найрізноманітніших формах. Антропогенне середовище – це природне середовище, яке прямо або опосередковано змінене внаслідок антропогенної діяльності. До антропогенних середовищ належать відкриті родовища, магістральні канали, рекреаційні зони та зони будівництва великих споруд тощо.

Середовище динамічно змінюється під впливом усіх факторів взагалі і живих організмів та людини зокрема. В природоохоронній діяльності поняття «середовище» дещо звужується і здебільшого розглядається дія тільки абіогенних та деяких абіотичних факторів. Це не відтворює справжнього стану природного середовища і призводить до небажаних наслідків. При цьому складається ілюзорне уявлення про його стійкість. Стійкість середовища – це його спроможність до самовідновлення і саморегулювання в межах, що сприяють збереженню біорізноманіття.

Екологічні фактори за характером походження:

– абіотичні фактори (фактори неживої природи): кліматичні (тепло, світло, волога, тиск, радіоактивність), едафічні (ґрунтові води, кислотність, механічні властивості ґрунту, лісова підстилка), орографічні (нахил схилу, експозиція, висота над рівнем моря), хімічні (концентрація солей у воді, кислотність, газовий склад повітря).

Хімічні речовини у тій чи іншій мірі можуть бути токсичні для живого. Ступінь токсичності елементів або їх сполук визначається наступними основними положеннями:

а) рівень впливу на організм елементів або їх сполук залежить від концентрації. Деякі речовини з низькими концентраціями є ліками, а з високими – небезпечними отрутами; б) токсичність залежить від хімічної форми, у якій елемент присутній у живій клітині. Наприклад, ртутьорганічні сполуки найбільш небезпечні для живих організмів ніж ртуть металева; в) у природних умовах навіть відносно нешкідлива речовина може перетворитися у токсичну під впливом атмосферної вологи, сонячного випромінювання або реагування з іншими речовинами.

Головним орографічним фактором є висота. З висотою знижується середні температури, збільшується добовий перепад температур, збільшується кількість опадів, швидкість вітру і інтенсивність радіації, знижується атмосферний тиск і концентрація газів. Так, з підвищення абсолютної висоти на кожні 100 м спостерігається зниження температури повітря на $0,6^{\circ}\text{C}$. Це явище називають вертикальною зональністю. Наприклад, для більшості хребетних верхня межа життя близько 6000 м.

– біотичні фактори (фактори живої природи, пов'язані з дією одних організмів на інші, включаючи всі взаємовідносини між ними). У більшості випадків основною формою такого впливу є харчові зв'язки, на базі яких формуються складні ланцюги і ланки харчування. Крім харчових, в угрупованнях рослинних і тваринних організмів виникають просторові зв'язки. Все це є підставою для формування біотичних комплексів. Виділяють різні форми біотичних відносин, які можуть бути найрізноманітнішими – від дуже сприятливих до різко негативних.

– антропогенні фактори: будівництво міст, доріг, каналів, тунелів, видобування корисних копалин, розвиток промисловості і транспорту, рекреаційні (пожежі; ущільнення і пошкодження ґрунту, знищення тварин, рослин), лісокористування, надмірний вилов риби у водоймах.

Однак за своїми результатами антропогенні впливи на природне середовище можуть бути не лише негативними, але і позитивними. Позитивні дії виконують захисні, природоохоронні функції, до яких відносяться:

- рекультивація земель, використаних у гірничодобувній промисловості;
- очищення вод і повітря;
- створення заповідних та водоохоронних зон.

Критерієм негативних антропогенних впливів на навколишнє середовище є ступінь спричинених ними порушень. У порядку зниження ступеня порушень запропоновано виділяти прямі (заміщення, зміни) і непрямі (забруднення) впливи.

Прямі впливи призводять до найбільш суттєвих результатів. Найбільш сильні зміни проявляються у повному заміщенні усіх геокомпонентів (наприклад їх заміщення штучними матеріалами – бетоном, асфальтом, шлако- і шламозвалищами, або заміщення техногенними формами і рельєфом – будівництво, зведення штучних споруд). Інші зміни включають заміщення

біотичних геокомпонентів без суттєвої трансформації літогенної основи і рельєфу – зміна рослинності, тваринного світу, ґрунтів.

Непрямі негативні антропогенні впливи на природне середовище включають надходження у навколишнє середовище хімічних відходів гірничодобувних і гірничо-збагачувальних підприємств, підприємств хімічної промисловості, чорної і кольорової металургії, експлуатованих родовищ нафти і газу.

Відповідно до іншої класифікації, за походженням фактори також можуть бути: космічні, абіотичні, біотичні, природно-антропогенні, техногенні, антропогенні.

Екологічні фактори за характером дії:

– стабільні фактори – ті, які не змінюються протягом тривалого часу (земне тяжіння, сонячна стала, склад атмосфери тощо);

– змінні фактори – закономірно змінні та випадково змінні. Закономірно змінні – періодичність добових і сезонних змін, що обумовлює певну циклічність у житті організмів (міграції, сплячка, добова активність та ін.). Випадково змінні фактори об'єднують біотичні і абіотичні і антропогенні фактори, дія яких повторюється без певної періодичності (коливання температури, дощ, вітер, град, епідемії, вплив хижаків та ін.). Навіть за жорсткої періодичності добові та сезонні цикли ніколи не бувають повним повторенням один одного тому, що відрізняються станом погоди та іншими умовами. Існують і зональні особливості цих циклів, по різному виражені у високих та низьких широтах Земної кулі. Періодичні коливання більшої тривалості мають ще меншу регулярність. Вони пов'язані із змінами на великих відрізках часу клімату та інших умов існування під впливом космічних причин, тектонічних явищ (орогенез). Виявлено більш-менш правильне чергування теплих та холодних, сухих та вологих періодів тривалістю приблизно 3–4, 6–7, 11, 35 та 80–100 років. Короткотривалі періоди (3–7 років) виражені слабо, їх значення вивчене погано, але коливання чисельності гризунів, особливо дрібних, повторюються місцями приблизно з такою ж частотою. Більш відома 11-річна періодичність змін кількості сонячних плям. Зменшення їх кількості в результаті злиття супроводжується зростанням площі активних областей поверхні Сонця і, відповідно, збільшує його радіоактивність.

Фактори за ступенем впливу: летальні, екстремальні, обмежуючі, що турбують, мутагенні, тератогенні. Тератогенні фактори, наприклад, за походженням поділяють на фактори фізичної, хімічної і біологічної природи. Серед факторів фізичного походження виражені тератогенні властивості має іонізуюча радіація. Її вплив на організм, що розвивається в утробі матері, може виявляти себе формуванням таких вад, як мікроцефалія, сліпота, дефекти черепа, хребта та іншими аномаліями. До хімічних сполук, що мають виражену тератогенну дію, відносять алкоголь, пестициди, сполуки ртуті, діоксин, деякі лікарські препарати.

Екологічна специфікація окремих видів приводить до того, що одні і ті ж фактори мають для різних видів неоднакове значення: одні з них є основними, без яких організм не може обійтися; інші мають менше значення, а вплив третіх

на організм практично не відчутний. У природі всі екологічні фактори діють комплексно, одночасно і сукупно. Один екологічний фактор може впливати на інший, тому успіх виду в довкіллі залежить від взаємодії факторів – закон сукупної дії екологічних факторів (закон О. Мітчерліха).

Більшість факторів впливає на організми за принципом градієнтів. Це означає, що певна напруженість діючого фактора зумовлює відповідне йому посилення екологічної реакції організмів. Типовим прикладом дії градієнтів середовища є характерна поясність рослинного покриву в умовах гірських мегасхилів. Цей тип взаємодії організмів і середовища включає більшість факторів (кліматичні, ґрунтові, гідрологічні, орографічні і т.д.), які входять у сферу досліджень аутоекології.

Екологічні фактори по-різному впливають на живі організми, зокрема:

1. Усувають окремі види з території, кліматичні, фізико-хімічні особливості яких їм не підходять, і, таким чином, змінюють їх географічне поширення. Засолення підтоплених земель чи осушення боліт веде до усунення з цих територій багатьох видів аборигенної флори і фауни та появи угруповань галофітів чи ксерофітів.

2. Змінюють плодовитість і смертність різних видів шляхом впливу на кожного з них, викликаючи міграції та впливаючи на щільність популяції. Наприклад, використання гербіцидів чи мінеральних добрив призводить до хімічного забруднення водоймищ, а це, в свою чергу, – до загибелі видів, які є джерелом харчування птахів. Така ситуація зумовлює міграцію птахів в інші місця і зменшення їхньої щільності, а часто і повне зникнення популяції.

3. Сприяють появі адаптивних модифікацій: кількісних змін обміну речовин і таких якісних змін, як зимова і літня сплячка, фотоперіодизм, діапауза (стадія спокою у комах).

2.2 Вплив лімітуючих факторів на організм. Закон мінімуму.

Лімітуючим називають фактор, який обмежує можливість існування виду в конкретних умовах, не зважаючи на оптимальні значення інших факторів. В різних екосистемах лімітуючими можуть бути різні фактори. Наприклад, для рослин у тропічній пустелі лімітуючим фактором є вода, а в приполярних районах – тепло; у відкритому океані – залізо, оскільки там воно присутнє у важкодоступній для засвоєння організмами формі; у ґрунті вологих районів, озерах, околицях океанів – фосфор.

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

представлених у найменшій кількості. Зрозуміло, це правило стосується не всіх факторів, а лише ресурсів.

Закон Лібіха лежить в основі теоретичного обґрунтування гранично допустимої концентрації (ГДК) забруднювачів, тобто визначає порогові значення фактора, за яких в організмі ще не відбувається патологічної зміни. Ці показники встановлюють експериментально і повинні прийматися в якості ГДК. Наприклад, екологічна криза, яка пов'язана з якістю питної води, показала, що на планеті практично не залишилось чистої прісної води. Майже всі джерела водопостачання забруднені. Тому розроблені вимоги до безпечності та якості питної води.

З урахуванням ряду поправок правило мінімуму найчастіше наводиться у формулюванні А. Тінеманна: «Із усіх необхідних факторів середовища той визначає щільність популяції даного виду живих істот, який впливає на стадію розвитку, що має найменшу екологічну валентність, причому впливає в кількості або інтенсивності, найбільш далекій від оптимуму». Це формування стосується як ресурсів, так і умов.

У природі закономірності, що лежать в основі правила мінімуму, визначають багато важливих моментів географічного поширення, морфології, екології та фізіології тварин і рослин. Саме лімітуючі екологічні фактори у низці випадків обмежують проникнення виду до тих або інших типів оселищ. У багатьох випадках «екологічні бар'єри» формували в історії видів їх сучасні ареали. Нестача джерел вологи, наприклад, жорстко обмежує можливість заселення аридних зон малорухливими тваринами.

На базі пристосування до лімітуючих факторів в еволюції ряду таксонів виникли екологічні конвергенції та паралелізми, коли у різних (у тому числі неспоріднених) групах виникають однотипні морфологічні або фізіологічні особливості. Наприклад, фізіологічні адаптації до дефіциту кисню викликають схожі адаптації у різних, далеко не споріднених, групах тварин. Однонаправлені зміни властивостей гемоглобіну у напрямі підвищення його спорідненості до кисню спостерігаються у ряду видів риб, з одного боку, і у високогірних ссавців – з іншого. Перебудова типів метаболізму Нітрогену при зміні водного середовища на повітряне характеризує багато таксонів безхребетних і хребетних тварин. Подібного роду паралелізми легко пояснюються пристосуванням до одних і тих самих лімітуючих факторів середовища, що визначають саму можливість існування в даних умовах. Таким чином, принципових шляхів адаптації до певного чинника небагато; адаптивні механізми повністю запрограмовані фізико-хімічною природою даного фактора.

В еволюції великих таксонів адаптація до лімітуючих факторів нерідко визначала найфундаментальніші перебудови морфології та фізіології. Так, вихід хребетних тварин на суходіл був неможливий без подолання двох принципових лімітуючих факторів: малої щільності середовища та низької його вологості. У водному середовищі, щільність якого можна співставити зі щільністю тіла тварин, організми плавають, і локомоторна система функціонує лише для надання тілу поступального руху. У повітряному середовищі такий принцип локомоції виявився непридатним. Завдяки малій щільності повітря наземні

тварини притиснені до субстрату вагою власного тіла. Еволюційно це завдання вирішувалося шляхом формування кінцівок типу важелів, здатних одночасно забезпечити функцію опори на субстрат і функцію поступального руху. Низька вологість повітряного середовища лімітувала функціонування водного типу дихальної системи, оскільки створювала постійну загрозу висихання поверхні дихального епітелію. Пристосування до дихання в новому середовищі – поява легенів. У легеневих тварин дихальний епітелій не сполучається з повітряним середовищем, а пов'язаний із ним вузькими повітряними шляхами, забезпеченими системою залоз, що звожують поверхню дихального епітелію та повітря, що підводиться до нього. Одночасно йшли еволюційні перебудови покривів, спрямовані на зниження витрат вологи через поверхню тіла. Аналогічні за принципом, хоча і засновані на інших морфологічних особливостях, пристосування формувалися у ряду таксонів безхребетних тварин під час освоєння повітряного місця існування.

2.3 Принцип екологічної толерантності. Екологічна валентність виду.

Закон толерантності – принцип екології, згідно з яким лімітуючим фактором, що визначає процвітання організму, може бути як мінімум, так і максимум екологічного впливу, діапазон між крайніми значеннями і визначає ступінь толерантності організму до даного фактора. Цей закон сформулював В. Е. Шелфорд.

Ю. Одум наводить ряд положень, які доповнюють закон толерантності:

1. Організми можуть мати широкий діапазон толерантності стосовно одного фактора і вузький стосовно іншого.

2. Організми з широким діапазоном толерантності до всіх факторів, як правило, вирізняються великою розповсюдженістю в природі.

3. Якщо умови за одним фактором не оптимальні для виду, то можна звужити і діапазон толерантності до інших екологічних факторів.

4. В природі організми дуже часто потрапляють в умови, які не відповідають оптимальному значенню того чи іншого фактора і тоді в ролі компенсуючого виступає якийсь інший фактор (або фактори) – закон взаємокомпенсації екологічних факторів (закон Е. Рюбеля): відсутність або нестача деяких екологічних факторів можуть бути компенсовані іншими близькими факторами. Наприклад, деякі молюски (*Mytilus galloprovincialis*) можуть заміщувати відсутність або значний дефіцит кальцію стронцієм для побудови своїх раковин. Однак, така компенсація факторів, як правило, відносна.

5. Період розмноження організмів є звичайно критичним. У цей час чимало факторів стає лімітуючими. Межі толерантності для особин, які розмножуються з насіння, яєць, ембріонів, звичайно вужчі, ніж для дорослих рослин чи тварин.

Важливою характеристикою виду організмів є його витривалість до того чи іншого фактору. На життєдіяльності організму негативно позначається як недостатня, так і надмірна дія будь-якого фактору. Сила фактору, яка сприяє життєдіяльності організму, називається зоною оптимуму, а межа витривалості організму лежить між верхньою і нижньою межами величини фактору, коли організм загрожує загибеллю. Зони пригніченого стану називають зонами

песимума. Величина діапазону зон оптимуму й песимума є критерієм для визначення витривалості й пластичності організму щодо даного екологічного фактору.

Здатність виду заселяти різні середовища, які характеризуються більшими чи меншими змінами екологічних факторів – екологічна валентність. Кількісно екологічна валентність виражається діапазоном середовища, в межах якого даний вид зберігає нормальну життєдіяльність. екологічна валентність виду завжди ширша за екологічну валентність кожної окремої особини.

Кожний фактор неоднаково впливає на різні функції організму. Оптимум для одних процесів може бути песимумом для інших. Для багатьох риб температура води, що оптимальна для дозрівання статевих продуктів, є несприятливою для ікрометання, яке відбувається при іншому температурному інтервалі. Життєвий цикл, у якому в певні періоди організм здійснює переважно ті або інші функції (живлення, зростання, розмноження, розселення і т. ін.), завжди узгоджений із сезонними змінами комплексу факторів середовища.

Ступінь витривалості, критичні точки, оптимальні й песимальні зони окремих індивідуумів не збігаються. Ця мінливість визначається як спадковими якостями особин, так і статевими, віковими і фізіологічними відмінностями. Наприклад, у метелика млинової огнівки – одного зі шкідників борошна і зернових продуктів – критична мінімальна температура для гусениць 7°C , для дорослих форм 22°C , а для яєць 27°C . Мороз у -10°C губить гусениць, але не є небезпечним для імаго і яєць цього шкідника.

Організми по відношенню до характеру впливу екологічних факторів називають стенобіонтами і еврибіонтами.

Стенобіонти – організми, які можуть жити лише в певних умовах середовища при дуже незначному коливанні його факторів (форель, орхідеї, глибоководні риби).

Еврибіонти – організми, які можуть жити в різних умовах навколишнього середовища.

Екологічну валентність виду стосовно різних екологічних факторів позначають додаванням до назви фактора префіксів «еври-» чи «стено-»: стенотермний – евритермний (стосовно температури); стеногідричний – евригідричний (стосовно води) тощо.

Прикладом евритермів є живі організми в умовах Арктики й Антарктиди з тривалою зимою, коли температура сягає -50°C – -60°C й коротким літом з температурою $+30^{\circ}\text{C}$. Такі тварини, як снігові куріпки, вовки, білі ведмеді, зайці біляки можуть витримувати коливання температури повітря в діапазоні близько 80°C .

До стенотермних видів належать організми, які мешкають у морських глибинах, гарячих джерелах тощо, рослини й тварини тропічних лісів та водойм. Прикладом стенотермних організмів є тепловодний рачок, який витримує зміни температури води в інтервалі не більше 6°C (від $+23^{\circ}\text{C}$ до $+29^{\circ}\text{C}$).

Крім величини екологічної валентності, види можуть відрізнятись і місцем положення оптимуму на шкалі кількісних змін фактора. Види, пристосовані до

високих доз фактора, позначаються терміном із закінченням – філ (термофіли, оксифіли (високий вміст кисню), гідрофіли та ін.).

Наприклад, рослини по відношенню до змісту кальцію в ґрунті поділяють на:

а) кальцефіли – рослини, що вимогливі до наявності кальцію (не менше 30%), для них характерна низькорослість, ксероморфність, густе жилкування, редукція листків (люцерна жовта); б) кальцефоби – рослини, що уникають багатого карбонатного живлення (каштан, щавель); в) індиферентні – рослини, які байдуже ставляться до наявності кальцію в ґрунті (до 20%), подекуди вони поселяються на вапняках (буркун, гісоп крейдяний, півники понтійські).

Кальцій необхідний для росту й розвитку меристеми, входить до складу клітинних стінок рослин, нестача спостерігається на кислих ґрунтах і спричиняє до недорозвинення коренів.

Види, що існують у протилежних умовах, позначаються терміном із закінченням – фоб (гідрофоби, галофоби (не переносять засолення) та ін.).

Усі екологічні фактори є мінливими, тому організми змушені весь час пристосовуватись до них. Внаслідок цього в живих організмах виникають специфічні пристосувальні механізми і реакції на зміну екологічних факторів, які називають адаптацією. Адаптаціогенез – історичний процес виникнення корисних ознак різного масштабу, які зумовлюють перетворення всієї біологічної організації.

Наприклад, за походженням виділяють преадаптивні, комбінативні та постадаптивні пристосування.

– Преадаптивні зміни являють собою потенційні адаптаційні явища, які виникають раніше, ніж зміняться умови існування, що зроблять їх пристосуваннями. Їх основа базується на мутаційному процесі, який накопичує приховані резерви мінливості, що можуть виявитися корисними у майбутньому. Наприклад: у приматів унаслідок життя на деревах сформувалися передні кінцівки з добре розвинутою здатністю до хватання. Це виявилось преадаптацією до майбутнього розвитку трудової діяльності; пристосування насіння до рознесення за допомогою вітру стали преадаптацією і для розповсюдження їх водою; отруйні виділення деяких рослин (ефіри, смоли) є їх природними метаболітами. Але завдяки цьому вони виявилися захищеними від поїдання рослиноїдними тваринами, що забезпечило їм краще виживання в умовах екосистем.

– Комбінативні адаптації зумовлюються комплексною взаємодією нових мутацій між собою та генотипом як системою. При цьому можуть відбуватися не тільки посилення (комплементація), а і пригнічення (епістаз) прояву мутацій у фенотипі. Можливі й інші варіанти взаємодії неалельних генів між собою та з некодувальною частиною геному. Завдяки таким модифікаціям створюється можливість для швидкої зміни одних пристосувань іншими. До цього типу належить більшість адаптацій.

– Постадаптивні зміни становлять собою еволюційні перетворення організмів, які вдосконалюють наявні адаптації відповідно до середовища існування. На відміну від преадаптацій, які є непрямими випадковими

наслідками еволюційних процесів, постадаптації становлять собою безпосередній результат дії природного добору. Вони виникають у зв'язку з редуцією якоїсь раніше розвиненої ознаки. Відповідні гени переходять у рецесивну форму і включаються до прихованого резерву мінливості. Іноді такі ознаки можуть проявитися у фенотипі, наприклад у вигляді атавізмів. Атавізм – це поява ознаки, яка була у далеких предків і в нормі не зустрічається у сучасних форм.

За масштабом виділяють спеціалізовані та загальні адаптації. Спеціалізовані пристосування виявляються доречними лише у дуже специфічних, локальних умовах життя. Наприклад, будова язика у мурахоїдів. Загальні адаптації сприяють виживанню у широкому діапазоні умов середовища. Вони характерні для великих систематичних таксонів. До таких пристосувань відносять, наприклад, фотосинтез, дихання, насінне розмноження тощо.

Для того чи іншого виду оптимальними умовами вважають такі, за яких особини даного виду залишають найбільшу кількість потомства (тобто виявляються найпристосованішими). Види з широким географічним поширенням майже завжди утворюють адаптовані до місцевих умов популяції, які називають екотипами.

Контрольні питання

1. Дайте визначення поняття «екологічний фактор».
2. Дайте визначення поняття «лімітуючий фактор».
3. Наведіть приклади абіотичних факторів.
4. Наведіть приклади антропогенних факторів.
5. На які групи поділяють екологічні фактори за характером дії?
6. У чому суть закону О. Мітчерліха?
7. У чому суть закону закону Ю. Лібіха?
8. Що таке екологічна валентність виду?
9. Наведіть приклади стенобіонтних та еврибіонтних видів.
10. Що таке адаптаціогенез?

Лекція 3. Екологічні фактори та їх класифікація (Частина II)

3.1 Кліматичні фактори: температура, відносна вологість і опади.

3.2 Світло як екологічний фактор.

3.3 Фізичні та хімічні властивості води як екологічного фактора.

3.1 Кліматичні фактори: температура, відносна вологість і опади.

Сонячна радіація слугує джерелом тепла, вона регулює температурний режим поблизу поверхні Землі. Однак значний вплив земного випромінювання й циркуляції повітря на рівень і розподіл температури зумовлюють необхідність розгляду сонячного тепла й температури повітря окремо від сонячної радіації й освітленості.

Процес трансформації сонячної енергії досить складний і залежить від низки взаємопов'язаних факторів. Унаслідок цього в різних зонах, регіонах, в умовах різного рельєфу, в кожному конкретному типі рослинних угруповань складається свій річний, місячний і добовий радіаційний баланс, який і визначає розподіл температур у ґрунті та приземних шарах атмосфери. Частина цього тепла витрачаються на нагрівання приземного шару повітря, рослин, випаровування води з ґрунту, а також рослинами, а частина – на нагрівання ґрунту.

Радіаційний баланс може бути позитивним, якщо прихід тепла переважає його витрати, або негативним, коли витрати переважають його надходження. На земній кулі, крім Антарктиди, річні суми радіаційного балансу позитивні. Місячні показники радіаційного балансу в помірних і високих широтах негативні тільки в зимовий період. Річний хід радіаційного балансу в основному відповідає ходу сумарної сонячної радіації й температурі повітря, яка поступово знижується від екватора до полюсів.

Величина радіаційного балансу передусім залежить від суми прямої та розсіяної радіації. Річний і місячні радіаційні баланси впливають на температуру ґрунту та повітря, чим зумовлюють розподіл рослинності за зонами і значно впливають на життєдіяльність окремих рослин та їхніх угруповань. Не менше на життя рослин впливає також добовий хід величин радіаційного балансу. Максимальні позитивні величини добового балансу спостерігаються в полудень, тоді як мінімальні – в нічний час. На хід добового балансу впливають також погодні умови (хмарність, вологість повітря), форми рельєфу та рослинності.

Зростання температури відбувається одночасно зі спадом відносної вологості. В полудень літнього сонячного дня спостерігається найнижчий показник відносної вологості. Вологість – це кількість водяних парів, які містяться в одиниці об'єму повітря за даної температури.

Опади бувають у вигляді дощу, снігу, граду. Це так звані вертикальні опади. Окрім них, розрізняють горизонтальні опади у вигляді роси, інею, ожеледі.

Горизонтальні опади суттєву роль у житті лісу відіграють у окремих регіонах, наприклад, на побережжях морів і океанів. Так, на Тихоокеанському узбережжі США і Канади протягом року горизонтальні опади становлять таку ж

кількість, як і вертикальні, а іноді й більше. Така ж картина спостерігається і у високогірних лісах. Наприклад, на висоті 1500 м у горах Баварії при річній кількості опадів у 2000 мм 42 % припадає на горизонтальні.

Найбільша кількість опадів випадає в тропіках. Індонезія, басейн Амазонки та частина Африки одержують понад 2 тис. мм опадів на рік. Однак у тропічній зоні трапляються і дуже посушливі райони, зокрема, пустеля Сахара й північна частина Чилі.

Неважко виявити, що зони з невеликою кількістю опадів характерні для посушливих районів, де відносна вологість становить менше 50 %. Райони пустель, аридні (посушливі), напіваридні і дуже посушливі, також збігаються зі слабозволоженими областями. Вони розташовані або по сусідству з холодними морськими течіями, якщо ці райони прибережні, або в центрі великих материків (пустеля Сахара).

В окремих регіонах Африки, розташованих у прибережній пустелі, за 10 років випадало всього 1,8 мм опадів. Поза тропіками опадів менше, за винятком гірських масивів – Альп, Карпат, Піренеїв, Скандинавських гір, Гімалаїв, Анд. В Азії – між Каспійським морем і східним Китаєм, а також на крайній півночі Америки й Азії опадів випадає менше 250 мм.

У місцевостях з помірним кліматом для існування лісових екосистем потрібно, щоб за рік випадало не менше 400 мм опадів. Кращі ліси країн Центральної Європи ростуть там, де за рік випадає 600–700 мм опадів. В умовах України кількість опадів на рівнині зменшується у напрямку з північного заходу на південний схід.

Тривалі посухи негативно впливають на наземні екосистеми. Розрізняють атмосферну і ґрунтову посуху. Перша є результатом високої температури повітря, викликаної радіаційним нагрівом або надходженням сухих повітряних мас з інших територій та тривалою відсутністю дощів. Як наслідок атмосферної посухи, може з'явитися ґрунтова посуха. У період атмосферної посухи відносна вологість повітря може знижуватися до 25 і навіть до 15 %. Така вологість повітря призводить до підвищення транспірації, яка потребує і підвищеного водопостачання з ґрунту. При атмосферній посухи рослини перегріваються, витрати води на транспірацію починають переважати її надходження від кореневої системи, тканини починають зневоднюватися, порушуються нормальні умови для фотосинтезу. Підвищене випаровування призводить до зниження вологості ґрунту, запасів води у ньому – це ґрунтова посуха.

Опади у вигляді снігу необхідні для функціонування екосистем у відповідних природних зонах. Наприклад, встановлено, що у дібровах Лісостепу України шар снігу товщиною у 20 см здатний забезпечити позитивні температури у ґрунті протягом усієї зими.

Значне забруднення повітря у містах зменшує доступ прямої сонячної радіації на 20 % і водночас зменшує ефективне випромінювання, а, отже, й нічне охолодження. Будівлі та вулиці нагріваються сильніше ніж ґрунт і більше віддають тепла атмосфері. Тому над містами виникає «острів» тепла у вигляді теплого «плато», яке поступово підвищується від периферії до центру міста. На околицях міста температурні градієнти досягають 4°C на 1 км. У місті

посилюється турбулентність, розвивається конвекція, а з нею й купчаста хмарність. Через це тепловий ефект міста проявляється до висоти 200–500 м. Значний вміст ядер конденсації в повітрі спричиняє більше опадів.

3.2 Світло як екологічний фактор.

Світло – один із найважливіших абіотичних факторів біосфери. Життя нашої планети в усьому його біорізноманітті зумовлене енергією сонячної радіації.

За природою світло – це електромагнітне випромінювання у широкому діапазоні що виділяється в процесі термоядерного синтезу на Сонці.

У спектрі сонячного проміння виділяють три ділянки, які розрізняються біологічною дією, – ультрафіолетову, видиму та інфрачервону. Променева енергія, яка досягає земної поверхні в ясний день, складається приблизно на 10 % із ультрафіолетового випромінювання, на 45 – із видимого світла та 45 % – із інфрачервоного.

Діапазон електромагнітних коливань, які сприймає око людини (видима радіація), майже збігається з діапазоном так званої фізіологічної радіації (350–750 нм), яка в екологічному аспекті має найважливіше значення, оскільки на неї припадає до 50 % усього сонячного випромінювання.

Особливо важлива роль світла в житті рослин, які використовують сонячну енергію в процесі фотосинтезу для створення органічної речовини. Все це в цілому дає можливість сформувати середовище, здатне задовольнити життєві потреби організмів. Світло – не лише життєво важливий регулюючий фактор, а й обмежувальний як на мінімальних, так і на максимальних рівнях.

Розрізняють пряме сонячне освітлення (радіацію), яке поступає безпосередньо від Сонця, і розсіяне (дифузне), яке надходить на земну поверхню від атмосфери. Рослини краще пристосовані до розсіяного світла. Стосовно прямої радіації, то для її сприйняття рослини виробили ряд захисних пристосувань, які зменшують негативний вплив: взаємне затінення листя, зміна кута нахилу стосовно сонячного проміння, волосяний покрив, зростання транспірації тощо.

З особливостями світлового режиму тісно поєднане географічне поширення певних видів живих організмів. Значення світла, як екологічного фактора для організмів, зумовлене довжиною хвилі світлового потоку, інтенсивністю, якісним спектральним складом і тривалістю світлового періоду.

Сонячна радіація, проходячи крізь атмосферу, зазнає значних змін. Ультрафіолетові промені здебільшого не досягають поверхні Землі завдяки наявності у верхньому шарі атмосфери (приблизно на висоті 25 км) озонового шару, який істотно поглинає короткохвильове випромінювання. Без цього існування організмів на суходолі було б неможливим.

В спектрі видимого світла міститься область фотосинтетичноактивної радіації (ФАР), в якій відбувається біосинтез хлорофілу та здійснюється процес фотосинтезу. Частка ФАР у загальному потоці сонячної радіації змінюється залежно від висоти Сонця над горизонтом, хмарності, вологості та заповнення атмосфери. Так, у середніх широтах опівдні ФАР становить у середньому 43%

прямої сонячної радіації, а під час сходу та заходу Сонця – тільки 10–20 %. У розсіяній радіації вміст ФАР стабільніший впродовж дня й становить близько 60 %.

Освітленість (світловий потік, що припадає на одиницю площі) поверхні Землі варіює в широких межах і залежить від географічної широти, рельєфу, висоти сонцестояння над горизонтом, тобто кута падіння сонячних променів, довжини дня, погодних умов, прозорості атмосфери, альbedo та інших факторів. Чим нижче Сонце над горизонтом, тим менший його кут падіння й тим більшу масу атмосфери мають пройти сонячні промені до Землі. І навпаки, чим вище Сонце, тим менший шлях його променів крізь атмосферу і тим вища освітленість. У помірних широтах упродовж вегетаційного періоду рослинність практично забезпечена природним світлом.

Інсоляція – притік сонячної радіації (в калоріях) на одиницю площі горизонтальної поверхні (1 см^2) за одиницю часу. З урахуванням потоку сонячної радіації, відбитого атмосферою і поверхнею Землі, потужність сонячної радіації, що досягає поверхні нашої планети, становить близько 150 Вт/м^2 . Найбільша кількість сонячної енергії надходить до Землі в екваторіальних і тропічних зонах, найменша – в арктичних та антарктичних.

Водним середовищем світлові промені з різною довжиною хвилі поглинаються і розсіюються неоднаково. Найбільш інтенсивно поглинаються інфрачервона і ультрафіолетова частини спектру. Практично уся радіація цих видів поглинається у верхньому метровому шарі води. Із видимої частини спектру найбільш інтенсивно поглинаються водою промені з великою довжиною хвилі.

У чистій воді на глибину 10 м проникає всього 2 % червоних променів, жовтогарячих – 8 %, жовтих – 32 %, а синіх – 75 %. На глибинах понад 500 м присутні лише фіолетові промені та розповсюджуються до глибини близько 1500 м.

З умовами освітлення дуже тісно пов'язане вертикальне розподілення рослинності як донної, так і пелагічної. У процесах фотосинтезу найбільше значення мають червоні і жовті промені, тобто промені, котрі водою поглинаються найшвидше. У морських водоймах межею масового розповсюдження рослин с глибини близько 100 м – тут повністю зникають червоні та жовті промені, залишаються лише сліди зелених. Лише деякі фотосинтезуючі організми мешкають на глибинах 200–350 м.

3.3 Фізичні властивості та хімічні властивості води як екологічного фактора.

Вода – це важливий екологічний фактор, що характеризується фізичними властивостями, зокрема, прозорістю, щільністю, теплопровідністю і теплоємністю, а також плинністю. Остання зумовлює циркуляцію в озерах і ставках.

Водне середовище однофазове – в ньому різко переважає рідка фаза. Водночас природна вода, яка утворює гідросферу – це полідисперсна система, що складається з водних розчинів і завислих частинок неорганічних і органічних

речовин, а також із живих органічних тіл, котрі втримуються в ній за рахунок розбіжності співвідношень маси, постійного перемішування та переміщення водних мас або активної протидії силі тяжіння з боку живих організмів.

Відомо, що основну масу гідросфери Землі утворюють води Світового океану (95,5 % за об'ємом), які містять величезну кількість органічної речовини, в тому числі незначну частку живих організмів – не більше 3 млрд т, або 0,15 %.

Головним джерелом тепла, яке надходить у водні шари, є сонячна енергія. Сонячне проміння, проникаючи крізь водну поверхню, поглинається і розсіюється водою, розчиненими в ній речовинами та зваженими частинками.

Сонячне тепло завдяки малій теплопровідності води майже не передається на глибину. Переміщення теплих мас з поверхні на глибину відбувається за рахунок вертикального переміщення (вітрового, конвективного, турбулентного у прісних порівняно мілководних водоймах), а також за рахунок глибинних течій у морських водах. Прогрівання шарів води як у внутрішніх водоймах, так і в морях має сезонний характер.

Важливою фізичною властивістю води є її висока щільність, яка послаблює земне тяжіння, що дає змогу гідробіонтам мікроскопічних розмірів перебувати у зваженому стані. Крупніші гідробіонти для полегшення плавання знижують свою щільність, включаючи до складу тіла велику кількість води (медузи), жирових крапель (діатомові водорості), повітря (ламінарії і молюск наутілу), а також утворюючи різні відростки.

Водне середовище сформувало планктонні організми з характерною формою тіла, що дає можливість їм легко утримуватись на плаву або ширяти у водному просторі (наприклад, головоногі молюски). Цьому також сприяє розмір організмів: невеликі тіла зоопланктону теж мають здатність пересуватись у водній товщі.

Для організмів, зокрема членистоногих, які живуть на поверхні води, має значення поверхневий натяг рідини. Коли сила поверхневого натягу більша за масу комахи, остання буде утримуватись завдяки поверхневому натягу. Багато комах (водомірки, ногохвостики тощо) пересуваються по поверхні води.

Вода – добрий провідник звуку. Швидкість поширення звуку у воді становить 1400–1600 м/с, тобто в 4–5 разів більша від швидкості поширення звуку в повітрі. Швидкість звуку у воді збільшується з підвищенням температури, збільшенням солоності і зростанням тиску.

Вода, яка містить речовини у завислому стані, стає каламутною. З екологічної точки зору такий стан води через погане проникнення в її товщу сонячного проміння зумовлює зниження продуктивності автотрофної рослинності. Як правило, в такій воді менше кисню і чимало організмів перебувають у пригніченому стані. Причина каламутності – змив дощовими чи талими водами дрібних частинок ґрунту, особливо гумусу.

У воді в розчиненому стані наявні гази та мінеральні солі. Велике екологічне значення має кількість розчиненого у воді кисню. У солоній воді розчинність кисню на 20 % нижча, ніж у прісній. Перенасиченість киснем можна спостерігати у водах озер і ставків, багатих на рослинність, що містить хлорофіл.

Кисневий режим водойми залежить від вмісту у воді органічних речовин. Чим більше у воді органічних речовин, тим більше втрачається кисню на їхнє окиснення в процесі розкладання, а отже, тим менше залишається у воді розчиненого кисню. Нестача кисню викликає масову загибель риб.

Серед водних мешканців багато видів, здатних переносити істотні коливання вмісту кисню у воді, аж до майже повної його відсутності (евріоксифіонти). До них відносяться, наприклад, прісноводні олігохети *Tubifex tubifex*, червононогі молюски *Viviparus viviparus*. Серед риб дуже слабе насичення води киснем можуть витримувати сазан, лин та карась. Разом із цим ряд видів – *стеноексифіонти* – можуть існувати лише за достатньо високого насичення води киснем (райдужна форель, кумжа, гольян, війковий черв *Crenobia alpina*, личинки одноденок, веснянок тощо). Багато видів здатні за нестачі кисню впадати в неактивний стан – *аноксифіоз* – і таким чином переживати несприятливий період.

Залежно від кількісного вмісту й розподілу у воді стоячих водойм кисню, а також характеру та чисельності у них організмів, водойми поділяють на три групи:

1) оліготрофні (небагаті на корм) – глибоководні озера з низькою температурою в нижніх шарах водяної товщі, багаті на кисень. У цій воді добре розвиваються лососеві, форель. Тут повільніше розкладаються органічні рештки і вода в них голуба і прозора;

2) еутрофні (багаті на корм) – неглибокі, придонні води мають вищу температуру, ніж оліготрофні. Тут добре розвиваються різноманітні організми, а також відбуваються процеси розпаду їх решток. Вода в таких водоймах зелена. Риби тут задовольняються невеликою кількістю кисню;

3) дистрофні (бідні на корм). В їхніх водах нагромадилась велика кількість гумінових кислот, що робить їх кислими та коричневатими.

У прісній і особливо морській воді значно більша кількість вуглекислого газу. Наприклад, у морській воді його міститься 40–50 см³/л (у вільній або зв'язаній формі, що в 150 разів перевищує його концентрацію в атмосферному повітрі). Вуглекислий газ відіграє значну роль у забезпеченні процесу фотосинтезу водяних зелених рослин, а також формуванні вапнякових утворень (раковин, панцирів) безхребетних.

У природних водах концентрація солей різна. Наприклад, у прісних водах вища карбонатність (близько 80 %), у морських більше хлоридів (у Чорному морі їх 80,7 %).

Важливою складовою прісних вод є кальцій, який часто відіграє роль обмежуючого фактора. Розрізняють води «м'які» (кальцію 9 мг/л) і «жорсткі» (понад 25 мг/л). Від концентрації кальцію у воді залежить розмноження молюсків і ракоподібних, які завдяки такому складу води формують свої панцирі. В морській воді кальцій міститься у достатній кількості (1,52–1,82 % загального вмісту солей).

Якщо для водних організмів вода є середовищем їхнього життя, то для наземних рослин і тварин – надзвичайно необхідною умовою існування, оскільки без неї неможливі процеси метаболізму. Вода як екологічний фактор одночасно

належить до групи кліматичних та едафічних факторів, бо багато організмів (особливо рослини) одночасно використовують вологу з атмосфери та ґрунту.

Тіла живих організмів, рослин і тварин містять багато води. Наприклад, у рослин цей показник коливається в межах 40–98 %, а у стовбурах дерев – 50–55 %, в листях – 79–82 %, в листях трав – 83–86 %, в плодах томатів і огірків – 94–95 %, у водоростях – 96–98 %. Вміст води в тілі тварин змінюється не лише залежно від виду, але і від віку (миша новонароджена – 83 %, доросла – 79 %; пуголовок – 93%, доросла жаба – 77–80 %). Втрата тілом тварин і рослин вологи (дегідратація) призводить до зниження життєдіяльності, а згодом – і до загибелі. Витривалість до зневоднення тканин залежить від екології виду, його пристосованості до тих чи інших умов.

Розрізняють три основні категорії ґрунтової води, які відрізняються за механізмом утримання її ґрунтом:

– гравітаційна вода – рухлива вода, яка заповнює широкі проміжки між частинками ґрунту і проникає вниз під дією гравітації, доки не досягне ґрунтових вод.

– капілярна вода – заповнює тонкі проміжки між частинками ґрунту і утримується капілярними силами зчеплення. Під впливом випаровування з поверхні ґрунту капілярна вода може підтягуватися вверх, створюючи висхідний тік вологи.

– зв'язана вода – утримується на поверхні ґрунтових частинок адсорбційними силами. Її кількість значна завдяки великій поверхні ґрунтових частинок. Розрізняють міцно зв'язану воду, яка знаходиться на поверхні ґрунтових частинок, і неміцно зв'язану, що знаходиться в більш віддалених шарах.

Крім перерахованих форм води в ґрунті завжди існує пароподібна волога, яка займає всі вільні від води пори. При зниженні температури нижче 0°C ґрунтова волога переходить в лід. Різні форми ґрунтової води неоднаково доступні для корневої системи рослин. Найбільш легко засвоюється гравітаційна вода, з великими труднощами – капілярна.

Контрольні питання

1. Які екологічні фактори належать до кліматичних?
2. Де випадає найбільша кількість опадів на планеті?
3. На які види поділяють посуху?
4. Яку роль грає світло для рослин?
5. Що таке сфера фотосинтетичноактивної радіації?
6. На яку глибину сонячне світло проникає у світовому океані?
7. Вкажіть найважливіші фізичні властивості води.
8. Які водойми відносять до оліготрофних?
9. Охарактеризуйте сольовий склад водного середовища.
10. Наведіть основні категорії ґрунтової води.

Лекція 4. Екологічні фактори та їх класифікація (Частина III)

4.1 Адаптації організмів до температури навколишнього середовища.

4.2 Світло та біологічні ритми.

4.3 Біотичні фактори.

4.1 Адаптації організмів до температури навколишнього середовища.

У середньому активна життєдіяльність організмів вимагає досить вузького діапазону температур, обмеженого критичними порогами замерзання води та теплової денатурації білків, приблизно в межах від 0 до +50°C. Для більшості організмів діапазон оптимальних значень температури становить +10 – +30°C. В неактивному стані, наприклад, анабіозі, здатні витримувати діапазон температур від -200°C до +100°C. Так спори деяких бактерій нетривалий період витримують температуру до -180°C, а цисти найпростіших, яйця круглих червів, спори більшості прокариот не втрачають життєздатності за температури, близької до абсолютного нуля (-271°C).

Верхні температурні межі активного життя відрізняються у різних груп організмів. У деяких видів археобактерій, поширених у воді термальних джерел, експериментально виявлено здатність до росту та поділу клітин за температур, що перевищують +110°C. Деякі бактерії, що окислюють сульфур, розмножуються при +85 – +90°C. Відомі десятки видів, здатних бути активними при +50°C і вище в таких місцях існування, як компости, копиці сіна, зерно, що зберігається, ґрунт, що прогрівається, звалища тощо. Найпростіші – амеби та інфузорії, одноклітинні водорості можуть розмножуватися за температури близько +54–+56°C. Критичні температури тіла деяких тварин, наприклад пустельних ящірок, можуть досягати +48 – +49°C, але для більшості видів температури тіла, що перевищують +43 – +44°C. З ускладненням організації живих істот їх здатність бути активними при високих температурах знижується.

При зміні температури можуть розвиватися такі зрушення: 1) порушуються структура й функція білків; 2) змінюється швидкість ферментативних реакцій; 3) порушуються структура й функція нуклеїнових кислот; 4) порушуються фізико-хімічний стан і функція ліпідів.

У процесі еволюції живих організмів виробилися різноманітні пристосування, які дозволяють регулювати обмін речовин при змінах температури навколишнього середовища. Це досягається двома шляхами: 1) різними біохімічними та фізіологічними перебудовами (зміна набору, концентрації та активності ферментів, зневоднення, зниження точки замерзання розчинів тіла тощо); 2) підтриманням температури тіла на стабільнішому рівні, ніж температура навколишнього середовища, що дозволяє не порушувати хід біохімічних реакцій, що склався.

Екологічні групи організмів, оптимум яких зміщений у бік низьких або високих температур:

1) Кріофіли – організми, які постійно живуть при максимально низьких температурах (глибини Світового океану, арктичні та антарктичні пустелі, тундра, високогір'я). Кріофіли мають підвищену холодостійкість. Значну роль

тут відіграють біохімічні механізми, які запобігають утворенню льоду усередині клітин. Біохімічний механізм резистентності – накопичення у клітинах макромолекулярних речовин-антифризів, які знижують точку замерзання рідин тіла та перешкоджають утворенню кристалів льоду в організмі. Такого типу адаптації до холоду виявлені, наприклад, у антарктичних риб родини нототенієвих, які живуть за температури тіла $-1,86^{\circ}\text{C}$. Глибоководні риби у приполярних районах також весь час знаходяться у переохолодженому стані.

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

Температура тіла живих істот по-різному залежить від температури навколишнього середовища. Баланс тепла в організмі складається з його надходження та витрат. Джерела надходження теплової енергії поділяються на зовнішні та внутрішні. Зовнішнє (екзогенне) тепло організм отримує від нагрітих води, повітря, навколишніх предметів, прямої сонячної радіації. Внутрішнє (ендогенне) тепло виробляється як обов'язковий атрибут обміну речовин.

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

Залежно від можливості регулювати температуру тіла тварин поділяють на екологічні групи:

1) Пойкілотермні (холоднокровні), температура тіла яких залежить від температури зовнішнього середовища і не регулюється організмом (безхребетні тварини, риби, земноводні, плазуни). Адаптуватися такі організми можуть двома шляхами: а) спеціалізація, тобто жити лише в тих ділянках біосфери, де коливання температурного режиму відбувається в незначних межах (наприклад, коралові поліпи при температурі води $+20-30^{\circ}\text{C}$). Спеціалізовані види, таким чином, стенотермні; б) толерантність, яка формується за рахунок розвитку стійких клітин і тканин для перенесення широкого діапазону коливань температури. Толерантність пов'язана із періодичним гальмуванням обміну речовин і переходом організмів до латентного стану, особливо тоді, коли температура середовища істотно відхиляється від оптимуму.

Ряд пойкілотермних видів, що мешкають в умовах мінливих температур, мають здатність підтримувати більш-менш постійний рівень обміну речовин у досить широких межах зміни температури тіла. Це явище зветься температурною компенсацією і відбувається в основному за рахунок біохімічних адаптацій. Наприклад, у черевоногих (*Littorina littorea*) і двостулкових (*Mytilus edulis*) молюсків у весняно-літній період цей діапазон сягає понад 20°C (від $+6$ до $+30^{\circ}\text{C}$). У холодній воді їх метаболізм такий же інтенсивний, як і в теплом повітрі. Це забезпечується роботою ферментів, які при пониженні температури змінюють свою конфігурацію таким чином, що зростає їх спорідненість до субстрату, і реакції протікають активніше.

Інші способи температурної компенсації пов'язані із заміною ферментів, що діють, на подібні за функцією, але які працюють при іншій температурі (ізоферменти). Такі адаптації вимагають часу, оскільки відбувається інактивація одних генів і вмикання інших із подальшими процесами побудови білків. Подібна аклімація (зміщення температурного оптимуму) лежить в основі сезонних перебудов, а також виявляється у представників поширених видів у різних за кліматом частинах ареалу. Ряд пойкилотермних організмів має здатність до часткової регуляції теплообміну, тобто певними способами збільшувати надходження тепла до організму або віддавати його надлишок.

Адаптації пойкилотермних тварин до температурного режиму також, наприклад, проявляються: 1) поведінковою адаптацією: зміна пози, активний пошук сприятливих місць, низка спеціалізованих форм поведінки, спрямована на створення мікроклімату (риття нір, спорудження гнізд тощо). Зміною пози тварина може посилити або послабити нагрівання за рахунок сонячної радіації. Наприклад, пустинна саранча в прохолодні ранкові години підставляє сонцю широку бокову поверхню тіла, а в спекотні – вузьку спинну частину. До зими багато тварин шукають сховища, де зміна температур більш згладжена. Ящірки швидко перебігають гарячі поверхні на задніх лапах, зменшуючи тим самим площу контакту ґрунту з тілом; 2) морфологічною адаптацією (наприклад, довгі ноги у ящірки дозволяють тримати тіло високо над поверхнею розпеченого піску).

Деякі з пойкилотермних тварин у стані активності здатні підтримувати температуру тіла вищу, ніж у навколишньому середовищі. Наприклад, метелики-бражники, що ведуть нічний спосіб життя, літають і живляться на квітках навіть при $+10^{\circ}\text{C}$. Під час польоту температура їх грудного відділу підтримується на рівні $+40 - +41^{\circ}\text{C}$. Інші комахи можуть літати у холодному повітрі, заздалегідь розігріваючи свої літальні м'язи для злету (джмелі, оси, бджоли). Джмелі збирають нектар навіть при $+5^{\circ}\text{C}$, маючи температуру тіла $+36 - +38^{\circ}\text{C}$. При припиненні активності комахи швидко остигають. Генерувати тепло для обігріву можуть у деяких випадках і рептилії. Самка пітона, що обвиває своїм тілом кладку, скорочуючи мускулатуру, здатна підвищувати температуру на $5-6^{\circ}\text{C}$ у діапазоні зовнішніх температур $+25 - +33^{\circ}\text{C}$. Під час скорочення м'язів вивільняється значно більше теплової енергії, ніж при функціонуванні будь-яких інших органів і тканин, оскільки ККД використання хімічної енергії для здійснення м'язової роботи відносно низький. Чим потужніша та активніша мускулатура, тим більше тепла може генерувати тварина.

У деяких пойкилотермних тварин ефективно діє механізм випаровувальної терморегуляції. За рахунок цього жаби за годину при $+20^{\circ}\text{C}$ витрачають на суходолі близько 7770 Дж, що у 300 разів більше за їх власну теплопродукцію.

Адаптації пойкилотермних тварин до низьких температур пов'язані із тимчасовим припиненням активного стану. У комах, наприклад, накопичення захисних органічних речовин, таких як гліцерин, сорбіт, манніт і інших, перешкоджає кристалізації внутрішньоклітинних розчинів і дозволяє переживати критичні морозні періоди у стані заціпеніння. Жуки-туруни у тундрі витримують переохолодження до -35°C , накопичуючи до зими близько 25 %

гліцерину та знижуючи вміст води в тілі з 65 до 54 %. Улітку гліцерину у їх тілі не виявлено. Деякі комахи витримують узимку до -47 і навіть -50°C із замерзанням позаклітинної, але не внутрішньоклітинної вологи.

Незважаючи на ряд можливостей фізичної та поведінкової терморегуляції, пойкилотермні тварини можуть здійснювати її лише у вузькому діапазоні температур. Унаслідок низького загального рівня метаболізму вони не можуть забезпечити постійність теплового балансу і достатньо активні тільки у вузькому діапазоні верхніх температурних меж існування.

Гомойотермія – принципово інший шлях температурних адаптацій, що виник на основі різкого підвищення рівня окиснювальних процесів у птахів і ссавців у результаті еволюційного вдосконалення кровоносної, дихальної та інших систем органів. Основні відмінності гомойотермних тварин від пойкилотермних:

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

Гомойотермні тварини зберігають постійний тепловий баланс між теплопродукцією та тепловіддачею і, відповідно, підтримують постійну високу температуру тіла. Організм типової гомойотермної (не гетеротермної) тварини не може бути тимчасово «зупинений» так, як це відбувається при гіпобіозі або криптобіозі у пойкилотермних. Гетеротермні – це види, що впадають у сплячку або тимчасове заціпеніння. Вони в активному стані підтримують постійну температуру тіла на високому рівні, а в неактивному – знижену, що супроводжується уповільненням обміну речовин. Наприклад, їжаки, летючі миші під час сну змінюють температуру свого тіла до температури повітря. Птахи: колібрі, стрижі, ластівки при охолодженні тіла впадають у стан близький до зимової сплячки – анабіоз. В такому стані організм припиняє боротьбу за підтримання високої температури тіла, знижуючи його лише на декілька градусів вище нуля. Така адаптація зберігає ресурси організму, різко знижується інтенсивність обміну речовин, що забезпечує економне витрачання накопичених резервів.

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

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

При дії холоду в організмі теплокровних тварин окиснювальні процеси не слабшають, а посилюються, особливо у скелетних м'язах. У багатьох тварин спочатку спостерігається м'язове тремтіння – неузгоджене скорочення м'язів, що

приводить до виділення теплової енергії. Крім того, клітини м'язової та багатьох інших тканин виділяють тепло і без здійснення робочих функцій, переходячи до стану особливого тонуусу терморегуляції. При подальшому зниженні температури середовища тепловий ефект тонуусу терморегуляції зростає.

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

У межах відповідного діапазону зовнішніх температур гомойотермні тварини підтримують температуру тіла, не витрачаючи на це додаткової енергії, а використовуючи ефективні механізми фізичної терморегуляції, що дозволяє краще зберігати або відводити тепло базального метаболізму. Цей діапазон температур, у межах якого тварини відчують себе найкомфортніше, називається термонеутральною зоною. За нижнім порогом цієї зони починається хімічна терморегуляція, за верхнім – витрати енергії на випаровування. Фізична терморегуляція екологічно більш вигідна, оскільки адаптація до холоду відбувається за рахунок збереження тепла в організмі, а не посилення її продукції. Для неї характерно, наприклад, рефлекторне звуження і розширення судин шкіри, зміна теплорегулюючих властивостей хутра та пір'я за рахунок зміни кута його нахилу.

Важливе значення для підтримання температурного балансу має відношення поверхні тіла до його об'єму, оскільки відомо, що масштаби продукування тепла залежать від маси тварини, а теплообмін відбувається через її покриви. Згідно з правилом Бергмана, якщо два близькі види теплокровних тварин відрізняються розмірами, то більший мешкає в холоднішому, а дрібніший – у теплом кліматі (закономірність виявляється лише в тому випадку, якщо види не відрізняються іншими пристосуваннями до терморегуляції). Згідно з правилом Аллена відносні розміри кінцівок та інших виступаючих частин тіла (хвостів, вух, дзьобів) збільшуються з поширенням на південь.

Адаптації гомойотермних тварин до температурного режиму також проявляється: 1) поведінковою адаптацією (наприклад, міграція птахів); 2) морфологічною адаптацією (наприклад, підшкірний жировий прошарок убезпечує тюленів від замерзання у воді).

Екологічні групи рослин за адаптацією до дефіциту тепла: 1) теплолюбні – це рослини тропічних лісів; 2) холодостійкі переносять низькі температури, але гинуть за утворення льоду в тканинах (наприклад, рослини субтропіків та середземноморські ліси); 3) морозостійкі переносять позаклітинне замерзання води і зневоднення. Через накопичення вуглеводів, амінокислот, білків, солей у клітинах рослин знижується температура їхнього замерзання, оскільки відбувається зв'язування води.

Екологічні групи рослин за адаптацією до високих температур: 1) нежаростійкі, тканини яких ушкоджуються за температури +30 – +40°C

(наприклад, водні квіткові); 2) жаровитривалі – це рослини степів, пустель, саван, які витримують нагрівання до 50–60°C; 3) пірофіти – це рослини стійкі до пожеж, наприклад, дерева саван, які мають товсту кору просякнуту вогневитривалими речовинами.

Адаптації рослин до температури:

1) морфологічні адаптації (наприклад, хвойні рослини мають потовщену кору, що захищає при пожежі; злаки у спеку згортають листки; значна частина холодостійких рослин має темне забарвлення, що допомагає краще поглинати промені і нагріватися навіть під снігом; карликовість рослин); 2) біохімічні адаптації регулюють активність ферментів, швидкість хімічних реакцій, обмін речовин;

2) фізіологічні адаптації:

а) Для запобігання утворенню внутрішньоклітинного льоду під час заморозків першочергове значення має можливість швидкого транспортування вільної води з клітин до місць позаклітинного утворення льоду, тобто підтримання високої проникності мембран за цих умов. Така можливість забезпечується особливостями ліпідного складу мембран стійких рослин. Загальна реакція рослин на низькі температури – збільшення в складі мембран кількості ненасичених жирних кислот. Це обумовлює зниження температури фазового переходу ліпідів з рідкокристалічного стану в гель до величини, що розміщується нижче рівня замерзання.

б) Перенесенню морозів сприяє також посилення процесів синтезу речовин, що захищають тканини (кріопротекторів). До них належать насамперед полімери, здатні зв'язувати значні об'єми води, – гідрофільні білки, моно- й олігосахариди. Вода, що зв'язується у вигляді гідратних оболонок цими молекулами, не замерзає і не транспортується, залишаючись у клітині. У такий спосіб клітини захищаються від утворення внутрішньоклітинного льоду й надмірного зневоднення. У морозостійких рослин під дією низьких температур посилюється гідроліз крохмалю, а в цитоплазмі накопичуються цукри; у багатьох рослин збільшується синтез водорозчинних білків. Що вищий їхній вміст, то більше клітина має можливостей для виживання в умовах низьких температур. Інший тип полімерів-кріопротекторів – молекули геміцелюлоз (ксилани, арабіноксилани), які виділяються в клітинну стінку. Вони обгортають кристали льоду й гальмують їхній ріст. Як наслідок, утворюються дрібніші кристали, що менше пошкоджують клітину.

в) У жаростійких рослин спостерігається збільшення вмісту органічних кислот, що зв'язують надлишковий аміак. Ще одним способом захисту від перегрівання вважається посилена транспірація, яку забезпечує потужна коренева система. В інших випадках (сукуленти) жаростійкість визначається високою в'язкістю цитоплазми й підвищеним вмістом міцно зв'язаної води.

4.2 Світло та біологічні ритми.

Світло – первинно-періодичний чинник. Закономірна зміна дня та ночі, як і сезонні зміни тривалості світлої частини доби, відбуваються з чіткою ритмічністю, яка визначається астрономічними процесами і на прояви якої не

можуть вплинути умови та процеси, що відбуваються на Землі. Тому фотоперіод найстійкіший у своїй динаміці, автономний і не схильний до інших впливів.

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

Біологічні ритми – періодично повторювані циклічні зміни інтенсивності й характеру біологічних процесів і явищ. Вони виникли в процесі еволюції як пристосування організмів до циклічних змін неживої природи, тобто мають адаптивне значення. Зустрічаються майже в усіх організмів, у тому числі і в людини, і на всіх рівнях організації живого – від молекулярно-генетичного до біосферного. З біологічними ритмами пов'язане явище «біологічного годинника» – здатність організмів орієнтуватися в часі.

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

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

Загальний характер активності тварин у більшості випадків визначається такими умовами, як тип живлення, взаємини з хижаками та конкурентами, добові зміни комплексу абіотичних чинників. Так, добова активність пойкилотермних тварин багато в чому визначається режимом температури середовища, хоча для амфібій характерний фактор добової активності – поєднання температури та вологості. Серед гризунів види, що поїдають грубі, багаті клітковиною корми, відрізняються переважно цілодобовою активністю. Насіннеїдні форми, які споживають більш концентрований корм, мають можливість приурочити час його добування до нічного періоду, коли слабшає прес хижаків.

Циклічні зміни загального рівня життєдіяльності протягом доби пов'язані з відповідними ритмами фізіологічних процесів. Активний період характеризується суттєвими енерговитратами та відповідно підвищеною активністю комплексу фізіологічних реакцій. Разом із цим, добові коливання метаболізму не є лише прямим наслідком підвищення загальної активності: існують і закономірні добові зміни рівня обміну спокоєм. Режим освітлення

виступає в ролі сигнального чинника, який визначає час початку та закінчення активності.

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

Ендогенний ритм має дві фази тривалістю близько 12 годин кожна: світлова (світлолюбна) та темнова (темнолюбна). Упродовж цих фаз реакція організму на вплив світла полярно міняється. До такої періодики пристосований і рівень основного обміну, що свідчить про ендогенний характер циклів метаболізму та температури тіла. Широко відома чітка добова періодика мітотичної активності клітин, яка, як правило, знаходиться у протифазі із циклом загальної активності, що, можливо, відображає «раціональний» розподіл енерговитрат організму протягом доби.

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

Механізми циркадних ритмів і їх регуляція залишаються предметом інтенсивних досліджень. Природа «біологічного годинника», що лежить в основі ендогенних ритмів, вивчена ще недостатньо. Суттєва автономність ритмів в окремих органах, тканинах і клітинах спонукає шукати ці механізми на субклітинному рівні.

У найбільш «чистому» вигляді циркадні ритми виявляються лише при перебуванні тварин у сталих умовах, тобто без впливу мінливих факторів середовища. Установлено, що ендогенні ритми легко синхронізуються будь-якими зовнішніми датчиками часу (зміни освітленості, температури тощо). Характерна особливість циркадних ритмів – деяке неспівпадання їх періоду з повною астрономічною добою. Зокрема, досліди із птахами показали, що при перебуванні денних видів у темряві або в умовах дуже слабкого постійного освітлення добовий цикл активності та рівня метаболізму зберігається тривалий час, але період коливань дещо відрізняється від 24 годин. У результаті цього активність поступово зміщується на інші, ніж у нормальних умовах, години доби. Аналогічні дані отримані й у дослідах з іншими тваринами.

Певний вплив на характер циркадних ритмів здійснюють умови освітлення. Збільшення інтенсивності безперервного освітлення викликає у нічних видів зменшення загальної активності, деяке подовження циклу та скорочення його активної частини; при зменшенні освітленості спостерігаються

зміщення протилежного характеру. Денні тварини відповідно демонструють зворотні реакції. Ця закономірність отримала назву правила Ашоффа.

Періодичного коливання протягом доби зазнають близько 300 фізіологічних функцій людини. Так, протягом доби ритмічно змінюється температура тіла: вдень вона підвищена (максимальне значення – у 18 год), вночі знижується. Найнижчий рівень – між 1 год ночі і 5 год ранку, амплітуда коливань становить 0,6–1,3°C. Температура тіла залежить від швидкості перебігу біохімічних процесів. У денний час обмін речовин відбувається більш інтенсивно і це визначає велику активність людини. Частота серцевих скорочень максимальна в 15–16 год, частота дихання – у 13–15, рівень систолічного артеріального тиску – у 15–18, кількість еритроцитів крові – у 11–12, лейкоцитів – у 21–23 години. При патології спостерігається порушення багатьох ритмів. Наприклад, у хворих на гіпертонічну хворобу вночі відбувається не зниження, а, навпаки, підвищення артеріального тиску. Виділяють групи людей ранкового і вечірнього типів. Перші («жайворонки») рано ввечері засинають і рано вранці просипаються, інші («сови») засинають пізно і відповідно пізніше прокидаються. Люди вказаних різних типів відрізняються за своєю працездатністю в ранкові й вечірні години. Існують також групи людей, які не підпадають під ці типи.

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

Ендогенні біологічні цикли з річною періодичністю, названі цирканними ритмами, як і циркадні, ґрунтуються на системі вільного відліку часу за принципом біологічного годинника. У природних умовах ця система знаходиться під контролем зовнішніх факторів-синхронізаторів, серед яких у нетропічних тварин головна роль належить фотоперіоду.

Прояв цирканних ритмів може бути достатньо складним, але у будь-якому разі в них закладений механізм часової програми та контроль із боку природного режиму освітлення.

Для формування сезонних станів найбільше значення мають гонадотропні гормони, що стимулюють функції статевих залоз; тиреотропний гормон, який контролює діяльність щитоподібної залози; адренокортикотропний гормон (АКТГ), що активує продукцію гормонів кори надниркових залоз; пролактин, що бере участь у прямій регуляції розмноження та (у птахів) міграцій. Фотоперіодичний контроль нейросекреторної активності, як правило, відбувається на базі зорової рецепції.

У цілому фотоперіодична регуляція сезонних циклів у хребетних тварин ґрунтується на системі фазових взаємодій їх добових ритмів. При цьому реакція

на змінені фотоперіоди може бути різною. Деякі фізіологічні процеси розвиваються негайно після фотостимуляції (наприклад, весняний розвиток гонад). Для інших явищ дата ефективного фотоперіоду слугує початковою «точкою відліку», а сам процес розвивається через певний інтервал часу після такої дії (наприклад, весняний міграційний стан птахів).

4.3 Біотичні фактори.

Біотичні фактори – сукупність впливів життєдіяльності одних організмів на життєдіяльність інших. Так, хижаки впливають на чисельність жертв, а паразити – на чисельність хазяїв.

Біотичне середовище – це безпосереднє живе оточення організму. Для кожного виду біотичне середовище має свій визначений видовий склад, який утворює угруповання. Усі біотичні зв'язки між організмами можна поділити на дві великі групи: 1) внутрішньовидові стосунки; 2) міжвидові стосунки.

Внутрішньовидові стосунки – різні типи відношень, що складаються між особинами одного виду. Одним з них є внутрішньовидова конкуренція. Це суперництво між особинами одного виду за життєво важливі ресурси. Конкуренція між особинами одного виду може зменшувати виживаємість і плодючість тварин, вона тим сильніша, чим більша щільність. Конкуруючі особини не рівноцінні, оскільки мають різний генотип. Така взаємодія асиметрична. Може бути інша ситуація, коли чисельність особин, що вижили, досягає постійного рівня й тримається на цьому рівні незалежно від щільності.

Внутрішньовидова конкуренція може сприяти збільшенню пристосованості організмів за рахунок збільшення різноманіття ресурсів, які використовує популяція. З'являються особини, які використовують неоптимальну територію.

Внутрішньовидова конкуренція може проявлятися у територіальній поведінці, що збільшує шанси вижити, а також соціальній ієрархії (розподілення особин на домінуючі та підлеглі).

Одним з розповсюджених видів внутрішньовидової взаємодії є ефект групи та масовий ефект.

Ефект групи – це оптимізація фізіологічних процесів, яка веде до підвищення життєздатності під час об'єднання тварин одного виду в групи. Він проявляється як психофізіологічна реакція окремої особини на присутність інших особин свого виду. Спостерігається прискорення темпів росту тварин, підвищення їх плодючості, швидке виникнення умовних рефлексів, збільшення середньої тривалості життя індивідуума. Поза групою в деяких тварин навіть не реалізується плодючість. Наприклад, голуби деяких порід не відкладають яйця, якщо не бачать інших птахів.

Масовий ефект. Це перенаселення середовища існування особинами одного виду. Масовий ефект має негативні наслідки для тварин.

Контрольні питання

1. Чим обумовлений температурний поріг існування живих організмів?
2. Вкажіть температуру, за якої можуть жити різні організми.

3. Які організми належать до кріофілів?
4. Наведіть приклади пойкилотермних тварин.
5. В чому проявляються адаптації пойкилотермних тварин до температурного режиму?
6. Які тварини належать до гомойотермних?
7. В чому проявляються адаптації гомойотермних тварин до температурного режиму?
8. Перелічіть екологічні групи рослин за адаптацією до дефіциту тепла.
9. Що таке циркадні ритми?
10. Що таке біотичні фактори?

Лекція 5. Екологія популяцій (Частина I)

5.1 Популяція як загальнобіологічна одиниця. Ієрархія популяцій.

5.2 Статеві і вікові структури популяції.

5.3 Просторова структура популяції.

5.1 Популяція як загальнобіологічна одиниця. Ієрархія популяцій.

Популяція – це група особин одного виду, які здатні до вільного схрещування, населяють певний простір протягом життя багатьох поколінь і відокремлені від інших подібних угруповань.

Популяція становить самостійний рівень організації у природних системах, вона, як правило, не є абсолютно ізольованою, а взаємозв'язана з іншими популяціями і утворює з ними динамічну систему існування виду.

Популяція є елементарною еволюційною одиницею виду, яка здатна забезпечити його розвиток в мінливих екологічних умовах середовища. Первинна мінливість у популяціях з'являється за рахунок дії елементарних еволюційних факторів, до яких відносяться: мутаційний процес, популяційні хвилі, ізоляція тощо.

Виділяють два способи ізоляції:

1) географічна ізоляція – відокремлення певної популяції від інших популяцій того ж виду будь-якою географічною перепорою. Подібна ізоляція може виникнути в результаті зміни географічних умов в межах ареалу виду або при розселенні особин за межі популяції, коли «популяції засновників» можуть закріпитись у деяких відокремлених районах зі сприятливими для них умовами зовнішнього середовища. Географічна ізоляція – один з важливих факторів видоутворення, оскільки вона перешкоджає схрещуванню і, тим самим, обміну генетичною інформацією між відокремленими популяціями, що призводить до виникнення нових підвидів, а згодом і видів.

2) репродуктивна ізоляція – відбувається внаслідок неможливості схрещування між особинами різних популяцій. Наприклад, особини конюшини гірської на південному та на північному схилах одного й того ж пагорба можуть належати до різних популяцій, оскільки на північному схилі цвітіння починається тоді, коли воно на південному схилі вже закінчилося.

Особини в популяції генетично відрізняються одна від одної. Генетичне різноманіття пов'язане з тим, що особини володіють незначно відмінними генами – ділянками хромосом, які кодують певні білки. Відмінності виникають при мутаціях. Варіанти гена відомі як його алелі.

Алелі можуть по-різному впливати на розвиток і фізіологію особини. Селекціонери сортів рослин і порід тварин, відбираючи певні генні варіанти, створюють високоврожайні, стійкі до шкідників види, наприклад, зернових культур (пшениці, кукурудзи), домашньої худоби і птахів.

Генетичне різноманіття в популяціях визначається як числом генів з більш, ніж одним алелем (так названі поліморфні гени), так і числом алелей кожного поліморфного гена. Існування поліморфного гена приводить до появи в популяціях гетерозиготних особин, які отримують від батьків різні алелі гена.

Генетична варіабельність дозволяє видам адаптуватись до змін навколишнього середовища, наприклад, до підвищення температури або до спалаху нового захворювання. Встановлено, що рідкісні види мають менше генетичне різноманіття, ніж поширені, відповідно їм більше загрожує вимирання при зміні екологічних умов середовища існування.

Популяції – динамічні системи. Популяційні хвилі – періодичні або неперіодичні коливання чисельності особин організмів у природних популяціях. Періодичні коливання чисельності можуть бути сезонними або несезонними. Сезонні коливання чисельності найбільш характерні для короткоживучих організмів (комах, мікроорганізмів тощо). Причини коливань зазвичай можуть мати екологічну природу. Наприклад, розміри популяцій жертви збільшуються при зниженні популяції хижака.

Спалахи чисельності організмів можуть бути зумовленими діяльністю людини. Наприклад, в даний час зросли розміри популяцій мухи хатньої, які знаходять кормову базу у вигляді харчових відходів поблизу поселень людини. Існують і протилежні приклади. Так, сьогодні сильно скоротилася популяція блакитного краба через забруднення води нафтопродуктами, оскільки один з вуглеводнів нафтопродуктів є антагоністом статевих феромонів самок даного виду ракоподібних.

При різкому скороченні чисельності популяції серед нечисленних індивідів, які випадково залишилися живими, можуть бути рідкісні генотипи, що веде до зміни частот генів, а значить, генофонду популяції. Таким чином, популяційні хвилі можуть бути постачальниками еволюційного матеріалу і в той же час небезпечними для виживання малочисельних популяцій.

Для успішного залишення потомства необхідно певне критичне число особин в популяції. Наприклад, для запилення сосни з імовірністю 75% необхідно потрапляння не менше 190 пилкових зерен на 1мм² шишки. При зниженні кількості особин у популяції нижче певного критичного значення особини перестають розмножуватися.

Глобальний Індекс живої планети 2020, який відстежує чисельність майже 21 000 популяцій хребетних тварин у всьому світі, засвідчує середній рівень втрат на рівні 68 % (діапазон: від 73 % до 62 %) для популяцій, що входили до програм моніторингу ссавців, птахів, амфібій, рептилій та риб у період з 1970 по 2016 роки.

Здатність популяції підтримувати стійку динамічну рівновагу в умовах середовища, які змінюються, називають гомеостазом. До механізмів гомеостазу належать: 1) фазовість – це різноякісний стан особин залежно від щільності, тобто коли в популяціях залежно від щільності з'являються різні морфологічні групи особин; 2) стрес-реакція – збільшення щільності популяцій може приводити до фізіологічних змін, які, в свою чергу, ведуть до зниження народжуваності й збільшення смертності; 3) пригнічення продуктами метаболізму – особини однієї популяції можуть пригнічувати продуктами метаболізму особин того ж виду іншої популяції; 4) розселення та міграції.

Міграції тварин – це періодичні або нерегулярні переміщення представників фауни на більш-менш значні відстані. Міграційні переміщення

властиві представникам майже всіх вищих таксонів тварин – від комах до ссавців. Найвідомішими є міграції птахів, під час яких особини деяких видів можуть перелітати тільки в одному напрямку на відстані понад 20 тис. км. Мігруючі тварини потребують охорони. Найбільш фундаментальною є Конвенція про збереження мігруючих видів диких тварин, або Боннська конвенція.

Крім регулярних міграцій тварин трапляються й нециклічні переміщення, які називають інвазією.

Ієрархія популяцій:

1) елементарна (локальна) популяція – сукупність особин виду, які населяють невелику ділянку однорідної площі. Кількість таких популяцій пропорційна різноманіттю умов в екосистемі; 2) екологічна популяція – сукупність елементарних популяцій, які приурочені до конкретних екосистем (наприклад, популяція білок в сосновому та широколистовому лісах одного регіону); 3) географічна популяція – сукупність екологічних популяцій, які заселяють значну територію з географічно однорідними умовами середовища (наприклад, у виду – білка звичайна нараховується 20 географічних популяцій або підвидів у різних регіонах земної кулі).

Простір, заселений особинами конкретної популяції – це популяційний ареал. За конфігурацією ареали популяцій можна розділити на декілька типів: 1) локальний тип ареалу – властивий популяціям видів, які або приурочені до специфічних умов, наприклад заболочених ділянок, або ізольовані антропогенними факторами; 2) лінійний тип ареалу – притаманний видам, приуроченим до русел річок; 3) континуальні ареали – великі за розміром ареали популяцій, властиві багатьом видам ссавців (наприклад, ареал популяцій вовка. У центрі ареалу популяції переважно формуються оптимальні для особин умови, які погіршуються на периферії. Ця закономірність характерна і для ареалу виду.

5.2 Статева і вікова структури популяції.

Співвідношення чоловічої та жіночої статей в популяції має важливе екологічне значення, оскільки воно безпосередньо пов'язане із потенціалом її розмноження, а отже, впливом на життєдіяльність усієї екосистеми. Причому стосується лише роздільностатевих організмів. Справа в тому, що у популяціях розрізняють одностатеві та двостатеві структури. Одностатеві популяції складаються лише з жіночих особин і розмножуються партеногенезом (розвиток яйцеклітини відбувається без запліднення: бджоли, тля, коловертки). У природі поширеніші двостатеві популяції. Гермафродитизм (наявність в одного організму чоловічих і жіночих органів розмноження) характерний для безхребетних та вищих рослин.

У ссавців, в яких один самець може запліднити декілька самок, для розуміння розвитку більше значення має чисельність самок, ніж сумарна кількість особин. Це пов'язане з тим, що лише поодинокі види утворюють на період розмноження окрему пару, яка може зберігатися до кінця життя одного з партнерів.

Співвідношення статей – це відношення кількості самців до кількості самок або кількості самців до загальної кількості самців і самок. Завдяки генетичній детермінації кількість самців і самок майже однакова (1:1). Іноді вона залежить не тільки від генетичних особливостей, а певною мірою від факторів навколишнього середовища. Наприклад, з яєць рудих лісових мурашок, відкладених при температурі, нижчій за 20°C, розвиваються самці, при більш високій – переважно самки. Ч. Дарвін вважав, що таке співвідношення (1:1) вигідне групі, оскільки в межах кожної статі воно до мінімуму скорочує конкуренцію за статевого партнера.

Співвідношення статей у вищих тварин має практичне значення. В Європі популяція благородного оленя так швидко розростається, що доводиться відстрілювати не лише самців, але й самок. Для характеристики статевої структури популяції застосовують ряд показників, зокрема відношення кількості жіночих особин до певної кількості чоловічих особин (у частинах або відсотках). Показник статі подають у вигляді десяткового дробу, наприклад 0,4. Вихідний показник статей найчастіше виражається як 1:1, але з віком він відхиляється від цього значення, що пов'язано з неоднаковою смертністю у групах чоловічих і жіночих особин.

Вікова структура популяції характеризує її здатність до розмноження. Американський еколог А. Боденхеймер виділив три пікові стадії популяції: передрепродуктивний, репродуктивний і пострепродуктивний. Тривалість цих періодів у різних організмів коливається. У багатьох тварин і рослин особливо тривалим буває передрепродуктивний період. Якщо умови сприятливі, в популяції наявні всі вікові групи, які забезпечують відносно стабільний рівень її чисельності. Облік і аналіз вікової структури мають велике значення для раціонального ведення мисливського господарства і прогнозування популяційно-екологічної ситуації.

Популяцію, яка представлена всіма віковими групами, називають повночленною, без якоїсь групи – неповночленною. Популяція може бути молодю, зрілою і старою. У молодій нормальній популяції переважають молоді особини, у зрілій – генеративні, а у старій – постгенеративні.

5.3 Просторова структура популяції.

Кожна популяція розміщується в тому чи іншому просторі. У рослин у зв'язку з прикріпленням способом життя простір легко й наочно визначається та називається популяційним полем. У тварин також завжди існує територія, що використовується особинами популяції, вони її контролюють, оберігають від вторгнення інших особин цього або навіть й інших видів тварин. Територіальність слабше виражена в травоядних тварин, завдяки більшій доступності кормів, та більш сильно – у хижих видів зі спеціалізованим харчуванням.

Кожне популяційне поле рослин та кожна територія проживання тварин мають свою екологічну ціну. Вона визначається наявністю ресурсів та умов, необхідних для життя, і відсутністю факторів, несприятливих для живих організмів. Чим більший розмір контрольованої території, тим більша там

потенційна кількість кормів. Але зі збільшенням розміру території зростають витрати часу та енергії на її обхід та захист. Тому у тварин розмір території, на якій вони живуть, визначається як компроміс між цими двома тенденціями. З погляду економії енергії ідеальним варіантом є локальна територія, лише б вона забезпечувала організм усім необхідним. У такому разі немає ніяких витрат на її обхід та пошуки корму. Цього ідеалу певною мірою досягли автотрофні рослини, які контролюють лише той розмір простору, в якому вони розмішені. Реально у тварин розміри контрольованої території мають пряму залежність від розмірів їхнього тіла. Чим більші особини тварин, тим більші території вони контролюють.

Ємність середовища значною мірою визначає розмір популяції, і в багатьох випадках вона більш важлива, ніж розмір доступного для популяції фізичного простору.

Організація території проживання живих організмів завжди спрямована на пом'якшення внутрішньовидової конкуренції. Вона сильно виражена в рослин, які мають схожі джерела живлення – сонячну енергію, вуглекислий газ, воду, мінеральні солі. У тварин корми більш різноманітні, і в межах біологічного виду вироблені суто біологічні механізми пом'якшення внутрішньовидової конкуренції. Так, у ряду видів птахів дзьоб самців та самиць має різну довжину, це дозволяє їм використовувати різні джерела їжі. Молодь та дорослі досить часто харчуються різними кормами. Наприклад, зерноїдні птахи вигодовують своїх пташенят комахами. Однак внутрішньовидова конкуренція залишається реальною, і тому просторова структура популяції відіграє досить важливу роль.

Розміри території, що займає окрема популяція, можуть бути досить різними. Але тут простежуються й загальні екологічні закономірності. У рослиноїдних тварин корми більш доступні і кормова територія менша, хижакам для забезпечення себе їжею доводиться освоювати набагато більший простір. До речі, з цієї причини загроза антропогенного вимирання хижаків більша (специфічні корми та необхідність великих територій для полювання). Велика кількість заповідників та резерватів організовується без урахування цієї обставини і тому не досягає своєї мети в охороні всього комплексу тваринного населення.

Особини рослин створюють у межах популяційного поля той чи інший малюнок свого розміщення. Він визначається рядом факторів. На розміщення рослин впливає спосіб розмноження та розповсюдження зачатків. У випадку переважання вегетативного розмноження дочірні особини розміщуються купчасто навколо материнських. Існує й контроль розміщення з боку середовища, який полягає в тому, що проросток утворює дорослу особину там, де існують для цього сприятливі умови. Деякі рослини, безсумнівно, тяжіють до певних мікроділянок, на яких є сприятливі умови для проростання насіння. Контролює розподіл рослин і біоценотичне середовище – взаємовідносини популяцій різних видів рослин та тварин. Наприклад, купчасте проростання кедру пов'язане з тим, що горіхівка заготовляє насіння цієї рослини на зиму окремими купками, і про більшість із них птахи забувають.

Вивчення територіальності та популяційних полів у тварин і рослин засвідчує, що будь-якій популяції властива специфічна і складна просторова структура. Вона будується на екологічній та біологічній нерівнозначності особин у популяціях, на складній системі ієрархії особин, що включає домінуючі та підпорядковані організми. Біологічні види можуть існувати та реалізовувати свої екосистемні та біосферні функції лише за умови цілісності просторової структури популяції, її антропогенне руйнування навіть без прямого фізичного знищення живих організмів неминуче веде до їх випадання з екосистем та до загибелі. Охороняти той чи інший вид тварин означає забезпечити збереження території, до якої прив'язаний даний вид.

Контрольні питання

1. Дайте визначення поняття «популяція».
2. Наведіть приклади популяцій.
3. Що таке географічна ізоляція?
4. Що таке репродуктивна ізоляція?
5. Чим можуть бути обумовлені коливання чисельності популяції?
6. Що показав Глобальний Індекс живої планети 2020 року?
7. Що таке гомеостаз популяції?
8. Наведіть приклади механізмів гомеостазу популяції.
9. Наведіть приклади статевої та вікової структури популяції.
10. Дайте коротку характеристику просторовій структурі популяції.

Лекція 6. Екологія популяцій (Частина II)

- 6.1 Визначення екологічної ніші.
- 6.2 Розмірність екологічних ніш і оцінка їх перекриття.
- 6.3 Спеціалізація екологічних ніш. Структуризація екологічних ніш.

6.1. Визначення екологічної ніші.

Термін «екологічна ніша» запропонував Ж. Гріннел (1917) для оцінки екологічної амплітуди декількох факторів, за якими конкурували американські пересмішники, тобто просторової функціональної оцінки розміщення видів, їх стації, оселища.

Екологічна ніша – це просторове і трофічне положення виду, яке він займає в екосистемі, комплекс його зв'язків з іншими видами і вимог до фізичного середовища існування. Екологічна ніша виду визначається як абіотичними факторами довкілля, так і взаємозв'язками з іншими видами (біоценотичними зв'язками). Таким чином, різні параметри екологічної ніші представляють вплив різноманітних біотичних та абіотичних факторів. Ці фактори можуть включати в себе життєвий цикл організму, параметри його природного середовища, місце в харчовому ланцюзі та в харчовій піраміді, географічне розповсюдження, тощо.

Іншими словами, екологічна ніша – це притаманне кожному виду місце в екосистемі, яке є наслідком його взаємодії з абіотичними та біотичними факторами довкілля. Отже, в екосистемі існує стільки ж екологічних ніш, скільки й видів. Чим ближчі екологічні ніші двох видів, тим гостріша між ними конкуренція. Наслідком такої конкуренції є або витискання одного виду іншим, або зниження її гостроти шляхом розходження вимог обох видів до характеру їжі, просторового розміщення, часу розмноження тощо (наприклад, ярусність у рослинному угрупованні виникає саме з цієї причини).

Дж. Хатчинсон розділив поняття «фундаментальна ніша» та «реалізована ніша». Фундаментальна ніша – це той потенційно можливий гіперпростір, який може зайняти вид за відсутності конкуренції. У реальних умовах через конкуренцію вид займає якусь частину екологічного гіперпростору, що характеризує його реалізовану еконішу. Як приклад можна навести сосну, яка зростає у різноманітних умовах: оліготрофних болотах, на пісках, кам'янистих осипах, відкладах крейди, але відсутня за наявності родючих ґрунтів, бо там вона витісняється листяними породами, хоча штучно створені культури сосни трапляються всюди. Але коли під ними з'являється підріст листяних порід, сосна відновитися не може.

Таке трактування означає, що еконіша – характеристика (властивість) виду, а не місця, яке він заселяє. Тобто вид характеризується еконішею, а не еконіша заселена видом. У такому розумінні поняття «вільна», «заселена» еконіша втрачає сенс і є некоректними. На цьому наголошував Ю. Одум (1959), який визначив еконішу як статус виду в екосистемі, що визначається його адаптацією, екологічною функцією, поведінкою, а не місцем існування. Він підкреслював, що екологічна ніша організму визначається тим, що він робить, а

не тим, де він живе. Його афоризм (екологічна ніша – «професія» виду, а місце існування – його «адреса») чітко відмежував ці поняття.

Правило обов'язкового заповнення екологічної ніші – не існує виду без ніші, не існує ніші без виду. Всі екологічні ніші в екосистемі є зайнятими. При випадінні (вимиранні) одного виду, його ніша буде зайнята або поділена іншими. На це може піти багато часу. Часто на перший погляд порожні екологічні ніші насправді зайняті видами, які є нетиповими користувачами таких ніш.

З правила обов'язкового заповнення ніші витікає два поняття: Екологічне дублювання – займання звільненої екологічної ніші іншим видом, здатним виконувати подібні функції, що і зниклий вид. Можна наперед змоделювати, який вид потенційно є дублером. Екологічна диверсифікація – явище розділення екологічної ніші в результаті зростання спеціалізації видів та конкуренції між ними при їх сумісному мешканні. Таке розділення ніші послаблює міжвидову конкуренцію і виступає як один з механізмів видоутворення.

Екологічна ніша характеризується двома основними параметрами: Ширина екологічної ніші – відносний параметр організму, який оцінюють шляхом порівняння з екологічною нішою інших видів (еврибїонти та стенобїонти). Перекриття екологічних ніш – використання різними видами при сумісному існуванні одних ресурсів (умов). Перекриття може бути за одним або кількома екологічними факторами. Як наслідок перекриття ніш, види конкурують за певний ресурс (фактор).

У межах власної екологічної ніші кожна популяція є найбільш сильним конкурентом. За таких умов відбувається найбільш ефективно використання наявних ресурсів. Тому двом різним видам з близькими нішами уживатися важко. З цього твердження випливає один з основних екологічних принципів: принцип конкурентного виключення (принцип Гаузе) – кожний вид (популяція) може мати лише одну нішу. Якщо два види «співіснують» то вони мають розділені ніші хоча б за одним параметром. Інакше, конкурування за певним фактором призвело б до зникнення одного з видів.

Принципу конкурентного виключення суперечать дані високого видового різноманіття планктонних угруповань та тропічних лісів. «Планктонний парадокс» – співіснування багатьох видів дрібних планктонних організмів (перш за все – водоростей) у верхніх шарах водойм. Значне видове різноманіття не відповідає низькому різноманіттю умов середовища та наявних ресурсів. Це можна пояснити високою динамічністю параметрів середовища, незначним часом існування планктонних організмів та їх надзвичайною плодючістю. В результаті у кожний конкретний момент часу перевагу отримує певний вид, який миттєво реагує спалахом чисельності, але потім поступається місцем наступному. Тропічні ліси, навпаки, характеризуються стабільними умовами існування та надзвичайним видовим різноманіттям (на 1 га припадає до 200 видів тільки дерев). Вважають, що в такому випадку конкуренція між особинами одного виду є більш вираженою, ніж між окремими видами. Завдяки стабільним умовам, екологічні ніші організмів є сильно диференційованими та щільно «упаковані». Більшість видів тропічних лісів є вузькими стенобїонтами. Як наслідок, жоден з видів не може стати домінантом, оскільки сам себе обмежує у

ресурсах. Така «щільна» упаковка ніш призводить до того, що навіть незначні зміни умов довкілля (особливо, внаслідок антропогенної діяльності) є катастрофічними для тропічних лісів.

6.2 Розмірність екологічних ніш і оцінка їх перекриття.

Параметри еконіші визначають через показники споживання ресурсів. Найвужчою, мінімальною вважається така еконіша, коли вид спеціалізується на використанні одного класу ресурсів (монофаги), а найширшою, максимальною – при рівномірному використанні всіх класів ресурсів певного типу (поліфаги). Такий підхід використовується для зоологічних об'єктів, бо через єдиний трофічний канал можна легко оцінити кількість спожитого ресурсу. Натомість для рослин, що мають різні канали, такий підхід не інформативний, тому перекриття ніш визначається не споживанням ресурсу, а оцінкою факторів, умов зростання, які потребує вид.

Для графічного представлення еконіші використовують багатопараметральну циклограму, де за осями зображені фактори в певному масштабі. Кожна вісь означає певний фактор, яких може бути n -кількість. Такий спосіб зображення дає можливість оцінити еконішу не як механізм конкуренції, а як багатовимірний простір. Сьогодні розроблено ряд математичних формул для оцінки широти та перекриття ніш, що використовуються залежно від поставленої мети дослідження.

6.3 Спеціалізація екологічних ніш. Структуризація екологічних ніш.

Кожен вид характеризується різною розмірністю амплітуди витривалості відносно дії різних факторів, а вузька амплітуда витривалості відносно одного фактора не впливає на розмір амплітуди відносно інших факторів. Види характеризуються екологічною індивідуальністю, яка визначає їх континуальний (поступовий) розподіл, і, як наслідок, спостерігається поступовість зміни екосистем і безперервність їх просторового розподілу. Разом із тим, відомі численні приклади чіткого розмежування еконіш навіть у процесі розвитку одного виду (наприклад, у гусениці та імаго метеликів, жуків тощо), або ці ніші близькі, але використовують різні ресурси та знаходяться в різних ланцюгах живлення (мальки та дорослі риби). Таким чином, кожний вид характеризується спеціалізацією еконіші, ступінь якої визначає успіх виду.

Внутрішньовидова конкуренція вимагає використання додаткових джерел живлення, засвоєння нових оселищ, формування нових біоценотичних зв'язків, тобто сприяє розширенню еконіш, а міжвидова – звужує екологічну нішу, а це вимагає її спеціалізації.

Не дивлячись на відносність поняття «спеціалізація ніш», є ознаки, які свідчать про вужчу та глибшу спеціалізацію. Наприклад, види орхідних мають дрібне та набагато чисельніше насіння, що легко переноситься на великі відстані, ніж дуби, жолуді яких з'являються не кожен рік і розповсюджуються недалеко від материнської особини. Разом з тим, орхідні є рідкісними рослинами, бо характеризуються вузькими та специфічними еконішами. Багато видів орхідей із специфічними квітами та запасом запилюються лише певними видами комах,

розвиток яких залежить від багатьох факторів і в окремі роки може не співпадати з квітучанням рослин. Сам розвиток рослин до періоду квітучання триває довгий період (іноді до 10 років), а для проростання насіння потрібна мікориза. Через декоративні квіти, лікарські властивості бульб рослини знищуються людиною. Зрозуміло, що за будь-яких умов орхідні завжди в конкуренції будуть програвати іншим тривіальним видам, чисельність і розміри яких нижчі, і для них складаються умови, за яких вони реалізують потенціал своїх еконіш.

Високоспеціалізовані організми характеризуються вузькими межами толерантності за певними вимірами (факторами) еконіш. Разом із цим, поняття спеціалізації відносно: в даних конкретних умовах один вид краще чи вужче спеціалізований від іншого, але при зміні зовнішніх умов ситуація може змінитися.

Ідея Р. Макартура про щільність упаковки ніш була тим поштовхом, який відкрив шлях до дослідження механізму організації та розвитку біоценозів, оцінки гіперпростору, який не є безрозмірним, а обмежений ємністю еконіші біоценозу. Суть цієї думки полягає в тому, що таке об'єднання видів дає можливість використати всі ресурси для забезпечення максимальної біопродуктивності біоценозу, накопичення та трансформації енергії. У зв'язку з цим постало питання: скільки видів, що мають близькі ресурсні потреби, можуть співіснувати разом, адже об'єм гіперпростору, тобто загальна ємність еконіш біоценозу, не безрозмірний, а абсолютного перекриття ніш не існує. Якщо на градієнт ресурсу ми додаємо новий вид, то ширина ніш попередніх видів скоротиться, а новий вид буде формувати нові еконіші, але такий процес не безмежний. При цьому є певний ліміт щодо кількості видів, які можуть таким чином «упаковувати» свої ніші, бо скорочення еконіш має певні межі. Такий висновок трактується як закон максимуму щільності упаковки видів біоценозу за даних умов середовища. Разом із цим, висока щільність упаковки забезпечує стійкість біоценозів. Якщо якийсь вид випадає з угруповання, то його роль виконують інші, але такий процес знижує щільність: порушується стійкість, і у біоценозі може з'явитися новий вид, що є додатковим ресурсом у трофічному ланцюзі, а значить, збільшується кількість екологічних ніш. Щільність упаковки збільшується за рахунок підвищення спеціалізації виду, тому вони повинні адаптуватися та еволюціонувати у бік спеціалізації до різних частин градієнта ресурсу, що зменшує конкуренцію між ними.

Чим більше видів у складі біоценозу, тим нижча чисельність кожного із них і тим сильніше виражена екологічна спеціалізація, що добре ілюструється на прикладі тропічних лісів. Упаковка еконіш у біоценозі визначається не генетичною спорідненістю чи екологічною подібністю, а такою диференціацією, яка запобігає конкуренції, точніше, урівноважує негативні та позитивні взаємозв'язки між особинами різних видів. Тому біоценоз – поєднання не однорідних, а систематично та екологічно різнорідних елементів. Згідно із законами Г. Гаузе, чим більше перекриваються еконіші, тим вища конкуренція, а значить, зростає щільність. Якщо види не перекриваються, значить, види не конкурують (наприклад, степові та водні). Отже, конкуренція – загальнобіологічне явище, невід'ємний атрибут співіснування видів у біоценозі.

Для такого співіснування їх необхідно розвести мінімум за одним фактором, властивістю чи ознакою ресурсу. Процес «розведення» у природі забезпечується тим, що негативна та позитивна взаємодія між видами урівноважується, балансується. Тому упаковка еконіш у біоценозі – складний процес, спрямований у напрямку максимального використання всіх типів ресурсів, енергії, мінімізації їх втрат.

Контрольні питання

1. Дайте визначення поняття «екологічна ніша».
2. Як Ю. Одум визначав поняття «екологічна ніша»?
3. Наведіть приклад екологічної ніші.
4. Що таке фундаментальна ніша?
5. У чому суть правила обов'язкового заповнення екологічної ніші?
6. Що таке екологічна диверсифікація?
7. Назвіть основні параметри екологічної ніші.
8. У чому суть принципу Гаузе?
9. Дайте коротку характеристику спеціалізації екологічних ніш.
10. Дайте коротку характеристику структуризації екологічних ніш.

Лекція 7. Біоценоз як співтовариство живих організмів (Частина I)

7.1 Визначення біоценозу та критерії його виділення. Властивості біоценозів.

7.2 Структура біоценозу: просторова, видова, екологічна.

7.3 Класифікація біоценозів. Динаміка біоценозів.

7.1 Визначення біоценозу та критерії його виділення. Властивості біоценозів.

Біоценоз (наприклад, біоценоз соснового лісу) визначають як стійку біологічну систему, в якій організми (рослини, тварини, мікроорганізми та інші) пов'язані між собою різними типами зв'язків і населяють порівняно однорідну ділянку суші або води – біотоп. Сукупність рослин, які входять до біоценозу, називають фітоценозом, сукупність тварин – зооценозом тощо.

Наприклад, у водоймах розрізняють такі біотопи:

1. Нейсталь – це поверхневий шар води, що межує з атмосферою. Життєві форми цього біотопу називають нейстоном.

2. Пелагіаль – товща води. Життєві форми, які населяють пелагіаль поділяються на: а) плейстон – це пелагічні організми, частина тіла яких знаходиться у воді, а частина – над її поверхнею. Типовими представниками плейстону є ряска, глечики жовті; б) планктон – це пелагічні організми, які в незначній мірі або зовсім не здатні до активного руху, тому не можуть протидіяти токам води, якими вони переносяться з місця на місце. Це водорості, найпростіші, коловертки, рачки і інші дрібні форми тварин; в) нектон – це великі тварини, рухова активність яких достатня для подолання водних течій. Це риби, кальмари, ссавці.

3. Пелагобенталь – це біотоп, який населяють організми, здатні одночасно жити на дні водойми і підніматися в товщу води. Відповідно життєві форми пелагобенталі називають пелагобентосом. Це краби, камбала, креветки, морські зірки.

4. Бенталь – це дно водойми з прилеглим до нього шаром води. Життєві форми бенталі називають бентосом (губки, личинки комах, молюски).

5. Перифітон – це організми, які оселяються на підводних спорудах, днищах кораблів, прикріплюються до водоростей (корали, п'явки, актинії, устриці).

Критеріями виділення біоценозів є:

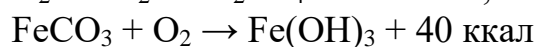
1. Біоценозом може бути така система, яка містить усі необхідні елементи для реалізації кругообігу речовини. До його складу входять продуценти, консументи та редуценти. Продуценти – це всі організми з автотрофним живленням. Як компоненти екосистеми вони синтезують органічну речовину та накопичують біомасу.

У живих організмів з автотрофним живленням у процесі еволюції виробилися два біохімічні механізми, які здатні забезпечувати їх енергією – фотосинтез та хемосинтез. Фотосинтез – це процес утворення органічних

речовин за рахунок використання енергії сонячної радіації. Цей процес може бути виражений сумарним хімічним рівнянням:



Хемосинтез – це процес утворення органічних речовин, але як джерело енергії використовуються деякі типи хімічних реакцій, при яких виділяється енергія. Хемосинтез здійснюють лише мікроорганізми. Як джерело енергії хемотрофи використовують прості неорганічні сполуки сірки, заліза або азоту, які при окисненні дають вільну енергію. Процес отримання енергії при хемосинтезі відбувається за такими схемами:



Гетеротрофне живлення принципово відрізняється від автотрофного тим, що організми, які реалізують його, будують своє тіло з готових органічних сполук. Енергію, необхідну для засвоєння та перетворення цих речовин, вони отримують за рахунок окиснення цих же органічних сполук.

Групу консументів поділяють на кілька підгруп: первинні, вторинні і т.д. Первинними консументами називаються всі рослиноїдні організми (або організми, які поїдають автотрофні бактерії). У процесі живлення вони перетворюють їжу в нову форму – в органічні речовини свого тіла. Групу вторинних консументів, наприклад, складають усі м'ясоїдні організми, їжею їм служать рослиноїдні організми.

Первинні консументи можуть вступати в симбіоз з водоростями або використовувати хлоропласти автотрофних організмів. Наприклад, морський слимак елізія (*Elysia chlorotica*) після поїдання водорості вошерія прибережна (*Vaucheria litorea*) не перетравлює її хлоропласти, а залишає їх всередині своїх клітин. Це дозволяє слимаку перейти на фотосинтез як основний тип харчування. Така симбіотична асоціація зберігається понад 8 місяців, протягом яких слимак не харчується водоростями, однак, має доступ до світла і вуглекислого газу, необхідних для проходження реакцій фотосинтезу.

Характер живлення тварин прямо пов'язаний з особливостями їх ферментної системи. У фітофагів кількісно превалюють амілази, у типових зоофагів – протеази. У комах-малофагів (шерстяна міль, волосіди ссавців, пухойди птахів) є фермент кератиназа.

Спеціалізація живлення тварин кількісно характеризується кількістю найменувань кормів, які використовуються певним видом тварин. Розрізняють: монофагію – існування за рахунок одного виду їжі, олігофагію – життя за рахунок небагатьох кормів, зазвичай, одного біологічного вигляду (насіння деревних рослин, цибулин, комах, дрібних птахів тощо), поліфагію – живлення багатьма кормами різних біологічних груп, пантофагію (всеїдність), коли використовуються всі або майже всі види їжі, які є на певній території.

Змішаний тип автотрофного і гетеротрофного живлення характеризує комахоїдних рослин.

Редуцентами називають групу організмів, у ході трофічної діяльності яких органічна речовина руйнується та мінералізується.

Частково мінералізація органічних речовин йде у всіх живих організмів. Так, в процесі дихання виділяється CO₂, з організму виводяться вода, мінеральні солі, аміак і інше. Істинними редуцентами, що завершують цикл розкладання органічних речовин, слід вважати лише такі організми, які виділяють до зовнішнього середовища тільки неорганічні речовини, готові до залучення до нового циклу.

До категорії редуцентів входять багато видів бактерій і грибів. За характером метаболізму це організми-відновники. Так, денітрифікуючі бактерії відновлюють азот до елементарного стану, сульфатредуючі бактерії – сірку до сірководню. Кінцеві продукти розкладання органічних речовин – діоксид вуглецю, вода, аміак, мінеральні солі.

Повний цикл редукції органічної речовини складніший і залучає більше число учасників. Він складається з ряду послідовних ланок, у низці яких різні організми-деструктори поетапно перетворюють органічні речовини спочатку в простіші форми і лише після цього в неорганічні складові під впливом бактерій і грибів. Гриби, наприклад, відіграють істотну роль у природній деструкції целюлози і, таким чином, мають незамінне значення як редуценти в лісових екосистемах, а також сприяють колообігу Карбону.

У наземному середовищі основна частина процесу деструкції органічних речовин йде у підстилці. Первинні стадії розкладення проходять за участю тварин, які подрібнюють тканини харчових об'єктів, в процесі травлення розкладають складні молекули білків, вуглеводів і інших речовин на простіші, легко доступні для остаточної деструкції за допомогою бактерій і грибів. Біомаса найбільш активних тварин – учасників розкладення органіки – досягає значних величин.

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

2. Біоценоз має характерний видовий склад. Структурні і функціональні особливості біоценозу, перш за все, визначаються доміантними видами. Домінування особливо виразно проявляється там, де абіотичні фактори носять екстремальний характер (пустеля, тундра). Так, біоценози лісів Півночі можуть на 90% бути представлені одним або двома видами дерев, в той час як в тропічних лісах доміантами можуть бути понад 10 видів дерев. Серед доміантних видів виділяють види-едифікатори. Наприклад, серед рослин це види, які переважають у фітоценозах і визначають особливості рослинного угруповання та мікросередовище. Вони контролюють біоценотичне середовище, створюючи тим самим умови для існування інших видів.

3. Біоценоз характеризується певною тривалістю в часі. Біоценоз є системою стійкою і довговічною, однак його мешканці мають різну тривалість життя. Окремі біоценози тропічних лісів вирізняються геологічною історією, тоді як на місцях згарищ чи евтрофних озер розвиваються цілком молоді біоценози.

4. Має свою територію і межі. Простір, на якому функціонує окремий біоценоз, вирізняється однорідністю й особливістю умов біотопу. Малі біоценози, наприклад, можуть існувати на кількох квадратних метрах (джерело з його особливим тваринним і рослинним світом).

Властивості біоценозів:

1. Єдність біотопу і біоценозу. Всі абіотичні та біотичні компоненти пов'язані між собою таким чином, що біотоп впливає на біоценоз, який, в свою чергу, діє на стан біотопу;

2. Організація біоценозу. Види, що входять до складу біоценозу, пов'язані між собою біоценотичними залежностями, внаслідок яких утворюється специфічна організаційна структура біоценозу;

3. Автономія біоценозу. Територіальна відокремленість, внутрішня організація, а також взаємозв'язок і взаємозалежність усіх компонентів творять автономію біоценозу;

4. Екологічна рівновага. Біоценоз перебуває в стані динамічної рівноваги. В процесі еволюції природний комплекс адаптувався до умов біотопу і вивести його з цієї рівноваги можуть лише якісь зовнішні (посуха, пожежа, інвазія шкідників, людська діяльність) чи внутрішні (демографічна ситуація і різкий спад народжуваності виду або повальна смертність) фактори;

5. Екологічна сукцесія. Біоценоз розвивається поступово – через збільшення ступеня інтеграції складових компонентів і максимальне пристосування біологічного комплексу до умов середовища. Ці процеси, названі екологічними сукцесіями, являють собою прогрес у напрямку зростаючої стабілізації системи.

Форми біотичних зв'язків в біоценозі:

1. Трофічні зв'язки. Найбільш поширені в біоценозі. Трофічні зв'язки – це форма взаємодії між популяціями в біоценозі, яка проявляється в харчуванні особин одного виду за рахунок живих особин інших видів, продуктів їхньої життєдіяльності або їхніх мертвих залишків. Організація угруповання, що базується на трофічних взаємовідносинах популяцій, називається трофічною структурою біоценозу.

2. Топічні зв'язки – це створення одним видом сфери існування для іншого. Особливу роль у формуванні середовища існування відіграють рослини. Відомо, що рослинність завдяки особливостям енергообміну є потужним фактором перерозподілу тепла біля поверхні Землі й створення мікро- та макроклімату. Прикладом топічних зв'язків можуть бути морські жолуді, що поселяються на шкірі кита.

3. Форичні зв'язки – це участь одного виду в поширенні іншого. Відоме таке поняття, як «зоохорія» – перенесення тваринами насіння, спор, пилку рослин. Зоохорія може бути: пасивною (тіло тварини випадково зіткнулося з

рослиною, насіння якої має зачіпки, вирости) та активною (поїдання плодів і ягід). Форезія – це перенесення тваринами інших дрібних тварин. Поширена переважно серед дрібних членистоногих, особливо в різноманітних груп кліщів.

4. Фабричні зв'язки – це використання одним видом продуктів життєдіяльності інших видів для влаштування свого помешкання. Наприклад, птахи використовують для спорудження своїх гнізд гілочки дерев, вовну ссавців, траву, пір'я інших видів птахів.

7.2 Структура біоценозу: просторова, видова, екологічна.

Просторова неоднорідність біоценозів.

Усі біоценози суші та води характеризуються нерівномірністю просторового розміщення. Виняток становлять штучні, або культурні, біоценози, зокрема, поля, плантації, лісові культури, сади, лісосмуги, газони тощо. Просторова неоднорідність біоценозів зумовлена неоднорідністю чи мозаїчністю умов навколишнього середовища і біологічними особливостями живих організмів. Розрізняють вертикальну та горизонтальну структури біоценозу.

1. Вертикальна структура біоценозу. Особливу ярусну структуру водних і наземних біоценозів формують різні умови освітлюваності, які спричинюють одночасно й ефективність утворення первинної продукції біоценозу. Наприклад, лісові фітоценози вертикально структуровані за ярусністю наступним чином: перший ярус – високорослі дерева; другий ярус – середньорослі дерева; третій ярус – кущі; четвертий ярус – високорослі трави, напівкущі; п'ятий ярус – низькорослі трави; шостий ярус – мохи. Спостерігається й підземна ярусність, що проявляється в розташуванні коренів рослин у різних ґрунтових горизонтах. У біоценозах із кожним ярусом пов'язане своє населення. Тваринні організми нерідко змінюють ярусне положення впродовж доби, місяця, року, всього терміну життя, проводячи в одному з ярусів триваліший час, ніж в інших.

Ярусне розподілення видів у просторі знижує конкуренцію між ними, забезпечує існування багатьох видів на обмеженій території та сприяє максимальному використанню ресурсів середовища.

2. Горизонтальна структура біоценозу. Горизонтальна структура біоценозу пов'язана з мозаїчністю ландшафту і реалізується у вигляді нерівномірного розподілу популяцій окремих видів на площі. Це визначається з одного боку особливостями біотопу – різні ґрунтові умови, мікроклімат та інші, а з другого – біотичними взаємодіями. Мозаїчність – це явище неоднорідності фітоценозів у горизонтальному відношенні, розчленування їх на дрібніші структури. Вона проявляється в зміні якісного і кількісного співвідношення видів рослин, їх зімкнутості, продуктивності та інших показників.

З уявленням про мозаїчність фітоценозу тісно пов'язана концепція про їхній склад із окремих синузій. Синузія – екологічно і просторово відокремлені частини фітоценозу, що складається з рослин однієї або кількох близьких життєвих форм.

Одна з характерних особливостей горизонтальної структури біоценозів – це перехідні смуги від одного до іншого фітоценозу, або екотони. Тут

представлені види обох сусідніх біоценозів. Проте в екотонах часто селяться види, які не трапляються ні в одному, ні в іншому біоценозах. Типовим явищем, характерним для екотону, є явище стику. Полягає воно у збільшенні тут чисельності популяцій відносно тих, які представлені в обох сусідніх біоценозах. Такими є, наприклад, узлісся, де скупчується різноманітна рослинність, а також тварини.

Існують структурні одиниці біоценозів, які виділяються з урахуванням усього живого населення. Однією з таких структурних одиниць є консорція. Кожна консорція включає в себе продуценти, консументи та редуценти й виділяється за спільністю просторового розміщення та трофічних зв'язків. Наприклад, окреме старе дерево в лісі може розглядатися як консорція, оскільки з ним пов'язані певні види трав, що ростуть під деревом, специфічне населення тварин, паразити та мікроорганізми. Для кожної консорції характерна наявність центрального ядра – це звичайно одна чи кілька особин автотрофної рослини – та консортів, що концентрично розташовуються навколо цього ядра. Прикладом консорції може бути ялина (вид-едифікатор) з усіма організмами, пов'язаними з нею різними зв'язками. Проте у багатьох випадках детермінантами консорції можуть бути і тварини. Ретельно досліджені консорції губок, двостулкових моллюсків тощо.

Видова структура.

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

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

Видовий склад біоценозів, крім того, залежить від тривалості їх існування, історії кожного біоценозу. Молоді угруповання, що тільки формуються, зазвичай включають менший набір видів, ніж ті, що давно склалися, зрілі. Біоценози, створені людиною (поля, сади, городи), також бідніші видами, ніж схожі з ними природні системи (лісові, степові, лугові).

Складність видового складу угруповань значною мірою залежить від різnorodності місця існування. У таких місцях, де можуть знайти для себе умови

різні за екологічними вимогами види, формуються багатші за флорою і фауною угруповання.

Деякі види відіграють в угрупованнях настільки важливу роль, що визначають здатність інших видів до існування. Це так звані ключові види. Їх зникнення може спровокувати серію загибелі інших видів – «каскад вимирання». Наприклад, за відсутності вовків, які регулюють чисельність травоядних, ріст чисельності останніх може призвести до руйнування рослинного покриву і зникнення багатьох видів фітофагів. Фікуси в тропічних лісах забезпечують своїми плодами багато видів птахів та ссавців. Завдяки діяльності бобрів утворюються місце існування з підвищеною вологістю, сприятливі для багатьох видів.

Екологічна структура.

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

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

Конкретний вид у біоценозі в певній мірі – випадкове явище, оскільки угруповання формуються з тих видів, які є в навколишньому середовищі. Але екологічна структура біоценозів, що складаються в певних кліматичних і ландшафтних умовах, строго закономірна. Так, наприклад, в біоценозах різних природних зон закономірно змінюється співвідношення фітофагів і сапрофагів. В степових, напівпустельних і пустельних районах тварини-фітофаги переважають над сапрофагами, в лісових угрупованнях помірною поясу, навпаки, сильніше розвинена сапрофагів. Основний тип живлення тварин в глибинах океану – хижацтво, тоді як в освітленій, поверхневій зоні пелагіалі багато фільтраторів, споживаючих фітопланктон, або видів зі змішаним характером живлення. Зрозуміло, що трофічна структура таких угруповань різна.

Таким чином, екологічна структура біоценозу відображає співвідношення різних екологічних груп організмів. Наприклад, відповідно до просторової структури наземного біоценозу виділяють такі тваринні угруповання: едафобіонти – комплекс тваринних організмів, які мешкають у ґрунтовому блоці; герпетобіонти – мешканці проміжного блоку – підстилкового; хортобіонти – тварини трав'яного ярусу; псамобіонти – мешканці піщаних ґрунтів; петробіонти – населення кам'янистих ділянок з розрідженою рослинністю або без; тамнобіонти – комплекси тваринних угруповань чагарникового ярусу; дендробіонти – різноманітні тварини деревостану; ксилобіонти – мешканці стовбурів і великих гілок (в середині) тощо.

Прикладом екологічних груп рослин можуть бути групи по відношенню до світла і вологості. За відношенням до світла рослини поділяються на: світлолюбиві (геліофіти) – рослини відкритих місць існування, які постійно й

добре освітлюються, та тіньюлюбів (сціофіти) – рослини нижніх ярусів лісів, глибоководні рослини, лісові трави. Вони зростають у місцях, де світла мало, погано переносять освітлення прямими сонячними променями. Проміжна між ними група рослин – це тіньювиривалі, тобто факультативні геліофіти. Вони можуть зростати як на світу, так і виносити затінення.

За відношенням до вологості рослини поділяються на: гідратофіти – водні рослини, які повністю занурені у воду; гідрофіти – рослини, які частково занурені у воду; гігрофіти – наземні рослини, що зростають в умовах підвищеної вологості ґрунту і повітря; мезофіти – рослини, що зростають у помірно зволжених місцях існування, здатність переносити ґрунтову і атмосферну посуху обмежена; ксерофіти – рослини, що зростають у місцях з недостатньою вологістю й мають пристосування до перенесення посухи, ця група рослин поділяється на сукуленти і склерофіти.

7.3 Класифікація біоценозів. Динаміка біоценозів.

Класифікація біоценозів.

Розрізняють два основні типи біоценозів: насичений (природний) і ненасичений (антропогенний), які відрізняються між собою біорізноманіттям.

Біоценоз насичений – це біоценоз з повним, максимальним, за даних умов, набором видів рослин, тварин та мікроорганізмів, в якому немає місця для мігрантів, наприклад, екваторіальні ліси, широколисті ліси помірної зони, тощо. Біоценоз насичений характеризується високим ступенем стійкості.

Біоценоз ненасичений – це біоценоз із збідненим набором популяцій видів, у який, як правило, можуть безперешкодно проникати чужі організми. Ненасиченість характерна для агроценозів, які є вразливими для шкідників і бур'янів. Ненасичені біоценози є вразливими до зовнішніх впливів. Без участі людини ненасичені біоценози не можуть довго існувати.

Основу біоценозу, в багатьох випадках, формує фітоценоз. Тому в основу класифікації наземних біоценозів покладено класифікацію фітоценозів, яка ґрунтується на виділенні домінантів і едифікаторів рослинного покриву. До уваги беруть як розміри (площу), так і складність організації угруповань, а також характер меж (континуальність, дискретність). Наприклад, сосняк зелено-моховий, ялинник чорницево-моховий тощо.

Динаміка біоценозів.

Будь-який біоценоз слід розглядати як динамічне явище, яке характеризується мінливістю в часі і просторі. На початкових стадіях формування біоценозу видовий склад, структура і біотоп змінюються досить швидко, на завершальній стадії такі зміни сповільнюються і біоценоз переходить у стабільний стан розвитку. Сталість найважливіших екологічних параметрів біоценозу (розмірів, видового складу, біомаси, продуктивності і так далі) називають гомеостазом.

За часовими термінами зміни біоценозів характеризуються добовою, сезонною (річною) та багаторічною динамікою. Добова динаміка спричинена темною і світлою частиною доби. Її наслідками у рослин є різна інтенсивність

фотосинтезу, дихання, розкривання і закривання квіток, у тварин – різна активність окремих видів упродовж дня, присмерків, ночі.

Сезонна динаміка біоценозу залежить від фенологічного стану (фенофази) біоценозу, видового складу і кількості видів, з яких він складається.

Багаторічна мінливість біоценозів зумовлена змінами, що повторюються протягом декількох років у разі відсутності різкої зміни видового складу. Такі зміни називають флуктуаціями, тобто незначними відхиленнями від середньостатистичного розвитку. Флуктуації можуть спричинятися різними чинниками абіотичного і біотичного характеру. Їхнім наслідком є насамперед зміна кількості домінантів та едифікаторів біоценозу, масове розмноження певних видів тварин або патогенних мікроорганізмів. В окремих випадках може відбутися зміна домінантних видів, а деякі організми можуть мати пригнічений стан.

Зміни одного біоценозу іншим одержали назву сукцесії. Види сукцесій:

1. Сингенетичні або автогенетичні (піонерні або первинні) сукцесії, які формуються на позбавлених життя територіях (вулканічна лава, скелі, голі піски) і розпочинаються з біологічно неактивного субстрату. Нині цей вид сукцесій відбувається на відносно незначних площах;

2. Ендоекогенетичні або вторинні сукцесії, які виникають на місцях, де раніше вже існував біоценоз, структура якого істотно порушилась внаслідок різних факторів (пожежа, меліорація, повінь тощо);

3) Екзогенетичні – це зміни, які виникають під впливом природно-антропогенних факторів: пожежі, вирубки, випас, рекреаційне перевантаження, а також масове поширення будь-яких тварин – комах, гризунів;

4) Гологенетичні сукцесії виникають внаслідок зміни ландшафту або його окремих частин – атмосфери, літосфери, гідросфери (зміна фітоценозів під впливом глобальних змін клімату, наслідки гідромеліоративних робіт, зміна русла річки і розвиток нової річкової долини);

5) Деструкційні або деградаційні сукцесії відбуваються у разі послідовного використання різних видів ресурсів, які розкладаються. Наприклад, розклад соснової хвої спочатку різними колоніями грибів, а потім руйнуються ґрунтовими кліщами, після чого членистоногими та бактеріями. Приблизно через 7 років хвоїнки стають структурно подібними до ґрунту;

6) Антропогенні сукцесії, які викликані господарською діяльністю людини, її прямим або непрямим впливом на екосистему (вирубання лісів, загазованість атмосфери, меліоративні роботи, агротехнічні заходи).

Контрольні питання

1. Дайте визначення поняття «біоценоз».
2. Наведіть приклади біоценозу.
3. Які організми входять до складу перифітону?
4. Назвіть критерії виділення біоценозу.
5. Наведіть приклади первинних консументів.
6. Які таксономічні групи організмів належать до редуцентів?
7. Перелічіть форми біотичних взаємин у біоценозі.

8. Скільки ярусів можна виділити у сосновому лісі?
9. Які види сукцесій виділяють?
10. Чим відрізняються поняття «видове багатство» та «видова різноманітність»?

Лекція 8. Біоценоз як співтовариство живих організмів (Частина II)

- 8.1 Конкуренція, хижацтво, паразитизм.
- 8.2 Коменсалізм, аменсалізм, нейтралізм.
- 8.3 Мутуалізм, протокооперація.

8.1 Конкуренція, хижацтво, паразитизм.

Конкуренція.

Конкуренцією називається таке відношення між двома популяціями, за якого збільшення кожної з них викликає зниження чисельності іншої. Так, в Україні має місце витіснення широкопалого річкового раку довгопалом, який виявився витривалішим щодо зростаючого антропогенного впливу на річкові екосистеми: цей вид менш вибагливий до забруднення водойм, вмісту кисню у воді і більш плідний ніж широкопалый рак.

При конкуренції дві популяції можуть несприятливо впливати одна на одну двома різними способами. Перший (непряма, або експлуатаційна конкуренція) пов'язаний з тим, що дві популяції використовують один і той самий ресурс. При зростанні чисельності однієї з цих популяцій посиляться споживання нею загального ресурсу, і іншій дістанеться менша кількість. Другий (пряма, або інтерференційна конкуренція) пов'язаний з витратами енергії особин на заподіяння взаємної шкоди. Прикладом прямої конкуренції може бути алелопатія – виділення рослинами речовин, що пригнічують інші види.

Крайнім вираженням конкурентних стосунків, за якого певний вид повністю перешкоджає можливості поселення особин інших видів у межах певної зони впливу є антибіоз, який підтримується, головним чином хімічним впливом на потенційних конкурентів. У найбільш повному вигляді притаманний багатьом видам грибів та прокаріот. Наприклад, у період цвітіння водойм ціанобактерії виділяють більше 10 різних речовин, які пригнічують розвиток інших організмів, зокрема зелених водоростей. Відбуваються різкі зміни складу фототрофного планктону, що відбивається на стані популяцій інших організмів.

При конкуренції близьких за біологією видів спостерігається екологічне витіснення, відоме, як принцип конкурентного виключення, або принцип (закон) Гаузе. Закон Гаузе показує, що два види не можуть співіснувати, якщо вони залежать від одного лімітуючого їх фактора.

У природі оцінити конкуренцію досить важко, оскільки функціонування популяції визначається багатофакторністю середовища.

Хижацтво.

Хижацтво – один з найважливіших механізмів передачі енергії від одних популяцій до інших і тому є важливим механізмом, що робить екосистему єдиним цілим.

В типовому випадку популяції хижака стабілізують чисельність популяцій своїх жертв. Коли жертв стає мало, хижаки-поліфаги переключуються на інші види здобичі, а хижаки-олігофаги знижують свою чисельність слідом за жертвами в результаті недоїдання. Оскільки в більшості випадків хижаки розмножуються повільніше своїх жертв, відновлення їх чисельності відбувається

повільніше, ніж відновлення жертв. Таким чином, у типовому випадку хижаки просто не можуть знищити своїх жертв без залишку.

Хижацтво зустрічається у різних груп організмів. Наприклад, відомо більше 200 видів хижих грибів. У грибів-хижаків є багато різних стратегій лову жертви: за допомогою липких гіфів, за допомогою ловчих кілець та ін.

Паразитизм.

Паразитизм – дуже поширене явище, коли організм, який отримує живильні речовини від одного або дуже невеликого числа організмів хазяїв, завдаючи їм зазвичай шкоду, але не викликаючи негайної загибелі. Ключовим моментом при цьому є залежність паразита від хазяїна та тісний зв'язок «паразит-хазяїн».

Найнебезпечніші паразити – ті, які перейшли до нового виду господарів і не мають пристосувань для збереження його життя. Так, найбільш небезпечні епідемії людини викликаються чумою (бактерією, яка паразитує на гризунах), ВІЛ (вірусом, який прийшов до людини від інших приматів), SARS-CoV-2 (COVID-19) та багатьма іншими «сторонніми» паразитами. Такі паразити ще не встигли достатньою мірою сформувати пристосування, що дозволяють експлуатувати господаря і зберігати його чисельність.

Типи паразитизму:

1. Біотрофний паразитизм. Паразит живе на тілі або в тілі (в клітинах) свого господаря і харчується його тканинами. Паразити поділяються на ектопаразитів, що живуть на поверхні тіла господаря, і ендopазитів, що мешкають у його органах, тканинах, клітинах або порожнинах тіла. Прикладом ектопаразитів є кровосисні членистоногі (кліщі, воші, блохи, комарі та ін.), а також кільчасті черви (п'явки). Ендopазити представлені плоскими та круглими паразитичними червами, найпростішими, ракоподібними та ін. Існують паразитичні форми з перехідним способом життя. Ектопаразити можуть бути джерелом ендopазитів. Наприклад, іксодовий кліщ (*Ixodes scapularis*) має симбіотичну бактерію *Borrelia burgdorferi*. Після укусу кліща ця бактерія потрапляє в кров людини і викликає у неї хворобу Лайма. В цілому, іксодові кліщі є переносниками кліщового енцефаліту, кліщового бореліозу (хвороби Лайма) і деяких інших захворювань.

За часом, який проводять паразити в тілі або на тілі господаря, розрізняють тимчасових та стаціонарних паразитів. Тимчасові паразити вступають в контакт з господарем тільки у процесі споживання їжі.

Стаціонарний паразитизм поділять на періодичний (паразит частину часу проводить з господарем) і постійний (паразит пов'язаний з господарем протягом всього життя).

Періодичний паразитизм зустрічається частіше і може набувати різних форм. При паразитуванні лише окремих фаз розвитку має місце личинковий або імагінальний паразитизм. Перший притаманний нематодам, личинки яких живуть у молюсках і комах, а дорослі — вільно. Личинковий паразитизм широко розповсюджений серед паразитичних комах. Третім типом періодичного паразитизму є повторне паразитування на різних стадіях розвитку. У личинок, німф і дорослих іксодових кліщів відносно короткий період кровосисання, при

чому кожного разу на новому господарі, змінюється тривалим вільним існуванням. Така зміна господарів має важливе значення в передачі кліщами бактеріальних і вірусних інфекцій.

Постійний паразит протягом усього життя живе на тілі або в тілі господаря, і в зовнішньому середовищі існувати не може. Такими є воші, пухоїди, коростяні свербуні, трихіни й деякі найпростіші (лямблії, трихомонади, трипаносоми, лейшманії). Багато постійних паразитів змінюють господарів у процесі метаморфозу, наприклад, малярійний плазмодій, широкий стьожак тощо.

2. Напівпаразитизм у рослин – виникає за часткової втрати здатності рослини поглинати з ґрунту водний розчин зі збереженням фотосинтезу. Серед вищих рослин найтипівішим представником напівпаразитів є омела біла. Між рослинами-паразитами або напівпаразитами і рослинами-господарями – складна система відносин. З боку перших формується низка пристосувань (адаптацій), які гарантують зараження, а з боку других – захисні реакції. Для паразита дуже важливо забезпечити контакт із хазяїном, розпочинаючи з проростання насіння. Захисні реакції рослини-хазяїна – це передусім вироблення імунітету, тобто несприйнятливості до зараження паразитом.

3. Соціальний паразитизм. Наприклад, паразит змушує працювати на себе організм іншого виду. Наприклад, мурахи-амазонки крадуть яйця мурашок інших видів для того, щоб робочих мурах іншого виду, які вилупляються з цих яєць, змусити вирощувати своє потомство.

8.2 Коменсалізм, аменсалізм, нейтралізм.

Коменсалізм.

Коменсалізмом називаються прямі або опосередковані через середовище відносини між двома популяціями, від яких одна – популяція коменсала – отримує вигоду (збільшує свою чисельність у відповідь на збільшення чисельності партнера), а інша – популяція господаря – індіферентна до цих відносин і не залежить від чисельності коменсала. З цього визначення випливає, що вигода, яку отримує коменсал, не пов'язана з якимись спеціальними витратами з боку господаря, а є наслідком його нормальної активності або життєдіяльності. Найчастіше коменсалізм пов'язаний майже безперервними переходами з протокооперацією (якщо господар починає отримувати вигоду від свого партнера) або з паразитизмом (якщо господар відчуває шкоду).

Коменсалізм, як інші типи біотичних взаємовідносин, визначає еволюційний шлях окремих груп тварин. Так, у 2023 році показано, що жуки-копрофаги із родини Scarabaeidae, до зв'язку з ссавцями, очевидно, були екологічно пов'язані з динозаврами.

Окремі види коменсальних відносин мають свої власні позначення:

Форезія – пересування одного організму на іншому, наприклад, риби-причепи на акулі чи певних видів кліщів на гнойових жуках.

Інквілінізм – користування іншим організмом як домівкою. Прикладом цього можуть бути рослини-епіфіти (зокрема, більшість орхідей), які ростуть на гілках дерев, але на відміну від рослин-паразитів живляться самостійно, не

висмоктуючи соків з дерева-хазяїна. Інший приклад взаємодії демонструють птахи, що гніздяться в дуплах дерев.

Метабіоз – непряма залежність, в межах якої коменсал користується чимось, що було вироблено організмом-хазяїном, але після його смерті. У такий спосіб, наприклад, раки-самітники користуються для захисту свого м'якого тіла порожніми раковинами моллюсків.

Коменсалізм, заснований на споживанні залишків їжі господарів, називають нахлібництвом.

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

Аменсалізм.

Аменсалізм – це такий тип взаємодії, коли один із видів, що взаємодіють, пригнічується іншим, тоді як другий вид від такого спільного життя не отримує ні шкоди, ні користі. Така форма взаємодії частіше зустрічається у рослин. Наприклад, світлолюбиві трав'янисті види, які ростуть під ялиною, відчувають пригнічення внаслідок сильного затінення їх кроною, тоді як для самого дерева їх сусідство може бути байдужим.

Нейтралізм.

Нейтралізм – не відсутність впливу двох популяцій одна на одну, а ситуація, коли таким впливом можна знехтувати. Найчастіше нейтралізм зустрічається у стосунках між видами, що не належать до суміжних трофічних рівнів. Наприклад, багатоніжка геофіл, що живиться дрібними безхребетними детритного ланцюга живлення, і соня, що харчується плодами і комахами в кронах дерев, дуже слабо впливають одна на одну. Виявити на практиці нейтралізм насправді дуже важко. Складність та багатовимірність біоценотичних взаємин призводять до того, що більшість видів хоча б непрямо, але все-таки впливають один на одного.

8.3 Мутуалізм, протокооперація.

Мутуалізм.

Мутуалізм – це облігатні взаємовигідні відносини між популяціями. Якщо організми, що перебувають у взаємовигідних відносинах, трапляються в природних умовах тільки разом, це свідчить про нерозривний характер їх зв'язку.

Мутуалізм – поширене явище. Мінеральне живлення наземних рослин – складний процес, і в багатьох випадках воно неможливе без грибів. При мікоризі гіфи грибів охоплюють чохлам коріння рослин, проникають всередину цих коренів або навіть всередину окремих клітин. Гриби володіють значно ефективнішим механізмом отримання мінеральних речовин, ніж рослини, але обмежені браком органіки. Рослини передають частину синтезованої ними органіки гіфам гриба, отримуючи від них необхідні солі.

У мінеральному живленні беруть участь і ендосимбіотичні нітрогенфіксатори. На коренях низки рослин (бобових, вільхи і т.д.) формуються спеціальні губчасті розростання, які населяються бактеріями, здатними пов'язувати Нітроген з атмосфери. Такий процес приносить користь не лише самій рослині, що розвиває нітрогенфіксуєчі бульбочки, а й іншим рослинам, оскільки призводить до збагачення ґрунту Нітрогеном.

Рослини, вилікувані від кореневих мікоризних симбіотичних грибів, старіють швидше, ніж звичайні рослини цього виду. Виявилося, що гриби мікоризи виділяють ростові речовини, які сприяють росту і поділу клітин рослини.

Отже, розвинений наземний рослинний покрив – результат мутуалізму рослин з грибами і бактеріями. Але і споживання рослинної біомаси істотною мірою пов'язане з процесами з цієї категорії. Всі рослиноїдні ссавці в тій чи іншій мірі використовують ендосимбіотичну мікрофлору своїх кишечників. У деяких випадках бактерії, здатні розщеплювати целюлозу і синтезувати незамінні амінокислоти, селяться в задньому відділі кишечника. Найвищого розвитку ендосимбіотичні комплекси досягають у жуйних парнокопитних. Шлунок цих тварин складається з кількох відділів, один з яких – рубець – є, по суті, мікробіологічним ферментером – ємністю для вирощування мікроорганізмів.

Мікрофлора і мікрофауна рубця жуйних дуже складна і до кінця не вивчена. Її суттєвими компонентами є як найпростіші (наприклад, джгутиконосці та інфузорії), так і бактерії. Результатом роботи цього багатовидового комплексу є глибока переробка целюлози.

Важливим компонентом тропічних лісів, що забезпечує швидке руйнування відмерлої деревини і повторне повернення речовин, що входили до її складу, в кругообіг, є терміти. У кишечнику термітів також мешкає складний комплекс з бактерій і найпростіших.

Природно, мутуалізм розповсюджений не тільки на суші. Для водних екосистем надзвичайно характерний мутуалізм тварин з різними ендосимбіотичними водоростями. Наприклад, завдяки ендосимбіонтам існують і рифоутворюючі корали, і найбільші з молюсків – тридакни.

Класичним прикладом мутуалізму є лишайники – ліхеноутворюючі гриби. Ці організми можуть існувати тільки за умови тісного контакту грибних гіф з клітинами ціанобактерій або водоростей. Ліхеноутворюючі гриби пройшли шлях еволюції від паразитування на фотосинтетичних організмах до теперішнього мутуалізму.

Якщо екологічні ніші двох популяцій подібні, тобто цим популяціям необхідні однакові ресурси, між ними виникне конкуренція. Умова, за якої може розвинути мутуалізм і протооперація, – розходження ніш. Найчастіше мутуалізм розвивається тоді, коли кожен член пари видів віддає напарнику менш цінний для себе ресурс, а отримує більш цінний. Оптимальною є ситуація, за якої ресурсом для одних організмів є відходи інших, і навпаки.

Протооперація.

Протооперація – це необов'язкові взаємовигідні відносини між двома популяціями. Пов'язані цими відносинами види можуть зустрічатися як разом,

так і нарізно. Найчастіше грань між протокооперацією і мутуалізмом провести вельми нелегко.

Контрольні питання

1. Дайте визначення поняття «алелопатія».
2. Наведіть приклади конкуренції.
3. Наведіть приклади різних видів паразитизму.
4. Що таке коменсалізм?
5. Що таке нейтралізм?
6. Прикладом якого типу біотичних відносин є використання раками-самітниками порожніх раковин молюсків?
7. Наведіть приклади форезії.
8. Наведіть приклади аменсалізму.
9. Чим відрізняються мутуалізм і протокооперація?
10. Наведіть приклади мутуалізму.

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Волошина Н. О. Загальна екологія та неоекологія : навч. посібн. Київ : НПУ імені М. П. Драгоманова, 2015. 335 с.
2. Гайченко В. А., Царик Й. В. Екологія тварин : навч. посібн. Херсон : Олді-плюс, Київ : Ліра-К, 2012. 232 с.
3. Екологія / Бобильов Ю. П. та ін. ; за ред. О. Є. Пахомова. Харків : Фоліо, 2014. 667 с.
4. Екологія біорізноманіття : підручн. / Яцик А. В., Грищенко Ю. М., Якимчук А. Ю., Пашенюк І. А. ; за ред. А. В. Яцика. К. : Генеза, 2013. 408 с.
5. Заверуха Н. М., Серебряков В. В., Скиба Ю. А. Основи екології : навч. посібн. К. : Каравела, 2006. 368 с.
6. Загальна екологія / Москалець В. В., Москалець Т. З., Князюк О. В., Голунова Л. А. Вінниця : ТОВ «Нілан-ЛТД», 2015. 160 с.
7. Злобін Ю. А., Кочубей Н. В. Загальна екологія : навч. посібн. Суми : ВТД «Університетська книга», 2003. 416 с.
8. Кучерявий В. П. Екологія. Львів : Світ, 2001. 500 с.
9. Основи екології: навч. посібник / Микитюк О. М., Грицайчук В. В., Злотін О. З., Маркіна Т. Ю. 2.вид., стер. Х. : ОВС, 2004. 143 с.
10. Соломенко Л. І., Боголюбов В. М., Волох А. М. Загальна екологія : підручн. Вид. друге випр. і доп. Херсон : ОЛДІ-ПЛЮС, 2018. 352 с.
11. Царик Й. В. Популяційна екологія. Керування популяціями : навч. посібн. Львів : Видавничий центр ЛНУ ім. І. Франка, 2004. 101 с.

Допоміжна

1. Екологія людини / Василенко І. А., Трус І. М., Півоваров О. А., Фролова Л. А. Дніпро : Акцент ПП, 2017. 183 с.
2. Запольський А. К., Салюк А. І. Основи екології : підручн. ; за ред. К. М. Ситника. К. : Вища шк., 2001. 358 с.
3. Ігнатенко І. А. Екологія тварин : навч. посібн. Черкаси : ЧНУ імені Б. Хмельницького, 2009. 103 с.
4. Мазуркевич Т. А., Міськевич С. В., Стегней Ж. Г. Екологія у ветеринарній медицині : навч. посібн. К. : Компринт, 2011. 206 с.
5. Макаренко Н. А., Строкаль В. П., Рибалко Ю. В. Довідник «Вступ до фаху»: для студентів спеціальності 101 «Екологія». Київ : Видавництво НУБіП України, 2018. 485 с.
6. Мягченко О. П. Основи екології : підручн. К. : ЦУЛ, 2010. 312 с.
7. Основи еволюційної теорії : навчальний посібник / уклад.: О. Ю. Галкін, Л. О. Тітова. К. : КПІ імені Ігоря Сікорського, 2018. 121 с.
8. Metagenomics reveals that dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) broadly feed on reptile dung. Did they also feed on that of dinosaurs? / Fernando L. et al. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2023. Vol. 11. DOI: 10.3389/fevo.2023.1132729.