

В.П.КУЧЕРЯВИЙ

ЕВОЛЮЦИЯ



В. П. КУЧЕРЯВИЙ

ЕКОЛОГІЯ

Допущено Міністерством освіти України



Львів · Видавництво "Світ" · 2000

ББК 28.081я7
К95
УДК 577.4

Рецензенти:

д-р біол. наук, проф. С.М.Стойко
(Ін-т екології Карпат НАН України, м. Львів),
д-р біол. наук, проф. О.О.Лаптев
(Київ. націон. ун-т ім. Т.Г.Шевченка, м. Київ)

*“Допущено Міністерством освіти України”
(Прот. № 3/2-18 від 26.02.97 р.)*

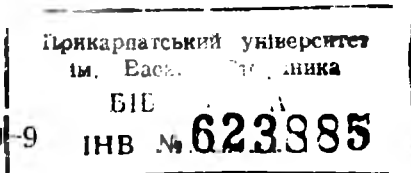
Кучерявий В.П.

К95 Екологія. — Львів: Світ, 2000 — 500 с.: іл. Бібліогр.: с. 480
ISBN 5-7773-0889-9.

У підручнику відповідно до програми вузів природничого профілю відображено зміст сучасної екології як біологічної науки. Передусім чітко визначено місце екології в системі природничих наук. В окремому розділі подано історію екологічної науки. Розділи навчальної дисципліни викладені в ієрархічній послідовності: організм, біосфера, аутоекотологія (екологія організму), демекотологія (екологія популяції), біоценологія (екологія біоценозу), біоценологія (екосистемологія) та біосферологія (глобальна екологія). Останній розділ присвячений прикладним проблемам екології — природничим, соціальним і технологічним.

Для студентів вищих закладів освіти.

К 1903040000-001
225-2000



ББК 28.081я7

ISBN 5-7773-0889-9

© Кучерявий В.П., 2000

Під екологією ми розуміємо науку про зв'язки організмів з навколишнім середовищем, куди ми зараховуємо в широкому розумінні всі умови існування

Ернст Геккель

В С Т У П

Сьогодні всі люди планети незалежно від їх расової чи класової приналежності, політичних поглядів чи ідеологічних уподобань все частіше називають Землю нашою спільною домівкою. Життя у цьому планетарному домі вивчає наука *екологія*, а ведення господарства в ньому — *економіка*.

Обидва слова — екологія й економіка — походять від грецького “*ойкос*” — дім, помешкання, місцезнаходження. Отож, не дивно, що ці дві науки, які століттями розвивалися фактично паралельно, сьогодні об'єднуються, утворюючи нову інтегральну галузь знань — *еколого-економічну науку*. Ми прийшли, як кажуть, “на круги своя”. Адже стародавні греки, які й не гадали, що з їхнім рідним словом “ойкос” буде пов'язане народження еколого-економічної науки, не могли собі дозволити вийти на рибалку в час нересту риби або ж убити козулю перед її окотом. Не могли, бо добре дбали не тільки про сьогоднішній, але й про завтрашній день своєї домівки.

Нині, коли на всій планеті під впливом людини відбулися помітні зміни як живої, так і неживої природи, дедалі більшого значення набуває гармонійна взаємодія суспільства і природного довкілля, оскільки людина отримує від природи все необхідне для життя: енергію, продукти харчування, матеріали, черпає в ній емоційну й естетичну наснагу. Тому вкрай необхідна не лише чітка стратегія охорони природного середовища та посилення контролю за природокористуванням, але й добре продумана система екологічної освіти й виховання населення.

Екологія — відносно молода біологічна наука. Ще не так давно нею цікавилася невелике коло спеціалістів. Останніми десятиріччями вона почала швидко розвиватись. Цьому сприяла необхідність вирішення таких важливих проблем сучасності, як раціональне використання природних ресурсів, профілактика забруднення середовища промисловими відходами та транспортом, запобігання знищенню природних угруповань, збереження генофонду рослинного і тваринного світу. Екологія дає уявлення про те, яким чином досягти симбіозу техніки, виробництва і природи — цих не досить узгоджених у наш час компонентів біосфери і соціосфери.

Для сучасної людини знання основ екології не менш важливе, ніж основ фізики, хімії, математики. Екологізація виробництва — один з провідних напрямів науково-технічної революції, покликаної не тільки забезпечити узгоджене функціонування природних і технічних систем, а й значно підвищити ефективність останніх. Таким чином, екологія все більше набуває особливостей прикладної науки.

Екологія розглядає закономірності процесів та явищ на таких рівнях організації живого в природі, як організовий, популяційний та угруповань організмів. Велика увага приділяється процесам біологічних кругообігів речовин і енергії, що становлять матеріальну основу біосфери. Екологія вивчає взаємозв'язки організмів і надорганізових систем із навколишнім середовищем і між собою, узагальнює впливи екологічних факторів на живі організми та їх угруповання, а також вплив останніх на окремі фактори навколишнього середовища.

В наш час екологія не вимагає особливого захисту кордонів свого науково-практичного простору. Як і точні науки, вона володіє власним арсеналом законів і фактів. Автору з метою закріплення її сучасних позицій, які час од часу розвиваються різними визначеннями і підходами, довелося ознайомитися зі змістом і структурою багатьох як вітчизняних, так і зарубіжних підручників. Запропонований студентському загалу підручник допоможе майбутнім фахівцям перейнятися долею природи, частинкою якої виступає будь-який живий організм, у тому числі і сама людина. Мислити глобально, діяти локально — головний девіз сучасного спеціаліста-еколога, який завжди має пам'ятати пророчі слова видатного українського вченого В.І.Вернадського: *“У геологічній історії біосфери перед людиною відкривається велике майбутнє, якщо вона зрозуміє це і не буде використовувати свій розум і свою працю на самознищення”*.

В підручнику, крім фундаментального блоку з розділами: історія екології, аутоекологія (екологія організмів, факторіальна екологія), демекологія (екологія популяцій), синекологія (екологія біоценозів, біоценологія), біогеоценологія (екосистемологія), біосферологія (глобальна екологія), виділено розділ прикладної екології, в якому викладені основні напрями розвитку екологічних знань.

Така структура відповідає нинішнім уявленням про становлення екології як інтегральної дисципліни “про виживання людства”. Вона об'єднує три основних напрями: природничий (ендо- і екзоєкології — від молекулярної екології до біосферології, в тому числі від екології людини до екології мікроорганізму, ландшафтну і космічну екологію, екологію суші та екологію континентальних і морських вод, екологію міських (урбоєкологія) і екологію сільськогосподарських (агроєкологія) ландшафтів); соціальний (усі “соціальні екології” — медична, правова, політична, економічна, культурна, освітня, виховна, етнологія, “екологія духу” тощо); технологічний — інженерна, промислова, сільськогосподарська, будівельна, транспортна, радіологічна та інші екології.

Галузі екології формуються неоднорідно, а тому характеризуються різними повнотою й обсягом. Сьогодні налічується близько 50 розгалу-

жень екології. Спробу їх систематизувати в межах структури сучасної екології робить М.Ф. Реймерс (1994).

Проте ця схема насправді має описовий, а не функціонально-ієрархічний характер.

“Екологія як така — лише фундаментальна основа для природоохоронного і середовищезохоронного знання, є основа невід’ємна і абсолютно необхідна. Все інше — лише її прикладні сфери. Всі вони мають свої постулати і теоретичні узагальнення, які базуються на екологічному фундаменті” (Реймерс М.Ф. Экология. М., 1994). Отже, екологія, яка, за словами автора, “виросла з коротких штанців, надітих на неї Е.Геккелем”, перетворилася у фундаментальну дисципліну. Якраз вона (біоекологія, як її називає М.Ф.Реймерс) має стати джерелом фундаментальних знань.

Велику допомогу у зборі матеріалів для підручника автору надали працівники кафедри екології та ландшафтної архітектури Українського державного лісотехнічного університету, за що висловлюю всім щиро подяку. Особлива вдячність автора асистенту кафедри Т.Г.Вахулі та інженеру Ю.І.Панківському, які здійснювали комп’ютерний набір рукопису. В підручнику використані рисунки із вітчизняних і зарубіжних джерел (див. список літератури).

Розділ 1

ЕКОЛОГІЯ — ДИСЦИПЛІНА ПРИРОДНИЧА

1.1. ЕКОЛОГІЯ В СИСТЕМІ ПРИРОДНИЧИХ НАУК

1.1.1. ВИЗНАЧЕННЯ, ПРЕДМЕТ І ЗАВДАННЯ ЕКОЛОГІЇ

Термін “екологія” був вперше вжитий німецьким біологом Е. Геккелем у 1866 р. в двотомній праці, присвяченій морфології організмів. У буквальному розумінні екологія — наука про місцезростання. Часто вживане таке визначення: *екологія — наука про взаємодію в живій природі, а детальніше — це наука про взаємодію живих істот між собою і з навколишньою неорганічною природою; про зв'язки в надорганізованих системах, структуру і функціонування цих систем.*

Відомий американський еколог Юджін Одум дає, на його думку, “найкоротше і найспеціальніше” визначення: *екологія — це “біологія навколишнього середовища”*. Людина з давніх-давен цікавилася “біологією навколишнього середовища”. Щоб вижити, вона мусила мати уявлення про рослинний і тваринний світ, що її оточував. Фактично, — зазначає Ю. Одум, — цивілізація виникла тоді, коли людина навчилася використовувати вогонь та інші засоби, які дали змогу їй змінити середовище свого існування. Сьогодні ж, коли людина вивільнила колосальні сили природи і невпізнанно змінила це середовище, коли знання законів природи стає необхідним, екологічна освіта зайняла чільне місце у сучасному суспільному житті.

Щоб краще зрозуміти предмет і завдання екології, треба, як пише Ю. Одум, розглянути ставлення цієї науки до решти галузей біології та інших “логій”. Сьогодні, в епоху спеціалізації людської діяльності, зв'язки між різними науковими дисциплінами зникають з нашого поля зору внаслідок величезного потоку інформації в межах кожної дисципліни. Пощастило екології, суспільний інтерес до якої, особливо в останні десятиріччя, відкрив їй, так би мовити, кордони до суміжних наукових дисциплін, а останнім — кордони екології. Сьогодні слово “екологія” для багатьох означає “спільність людини і навколишнього середовища”.

Розглянемо спочатку більш традиційне, академічне становище екології в сім'ї біологічних наук. Зупинімося коротко на тому, як поді-

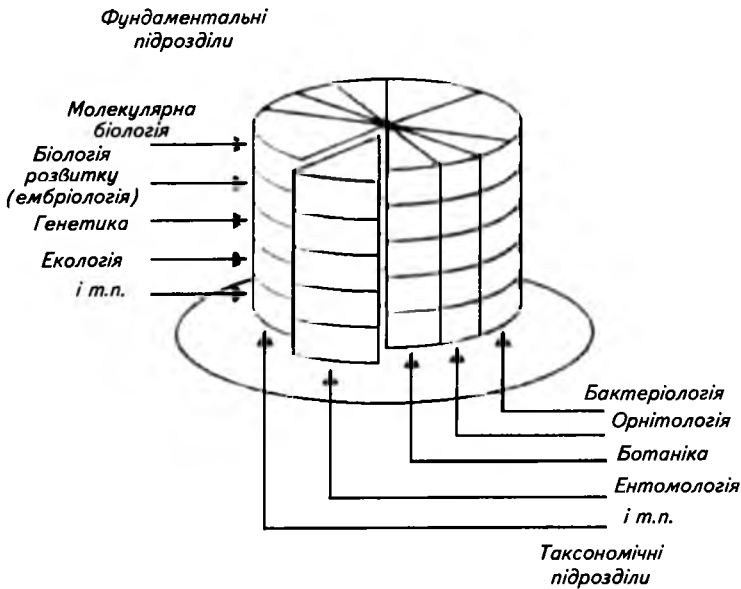


Рис. 1.1. "Листковий пиріг" біології.

Фундаментальні (горизонтальні) та таксономічні (вертикальні) підрозділи.

ляється "наука про життя" — біологія. Якщо уявити собі структуру біології у вигляді "листяного пирога" (Ю.Одум), то цей пиріг можна поділити на шматки двома різними способами (рис. 1.1).

Якщо цей пиріг — конгломерат біологічних наук — розкряти по горизонталі, то відокремляться фундаментальні науки, які вивчають основні, фундаментальні властивості життя. Це, передусім, морфологія, фізіологія, генетика, теорія еволюції, молекулярна біологія і біологія розвитку. Вертикальний розріз показує таксономічні підрозділи.

Угруповання, популяція, організм, орган, тканина, клітина, органела, ген — головні рівні організації життя. Вони розміщені в ієрархічному порядку — від великих систем до малих. Взаємодія з фізичним середовищем (енергією і речовиною) на кожному рівні зумовлює існування певних функціональних систем — впорядкованих взаємодіючих і взаємозв'язаних компонентів, які утворюють єдине ціле (рис. 1.2).

Таким чином, системи, що містять живі компоненти (біосистеми), можна виділяти на будь-якому рівні: генетичному, клітинному, організмовому, популяційному і, нарешті, екосистемному. Виділення можливе не тільки на рівні системи, а й на проміжних рівнях, наприклад, популяції й угруповання (рослинний вид в умовах угруповання, тобто проміжний рівень між популяцією й екосистемою).

Отже, предметом вивчення екології є переважно системи, розміщені вище рівня організмів, — популяції й угруповання. Іншими словами, екологія вивчає сукупність живих організмів, які взаємодіють між

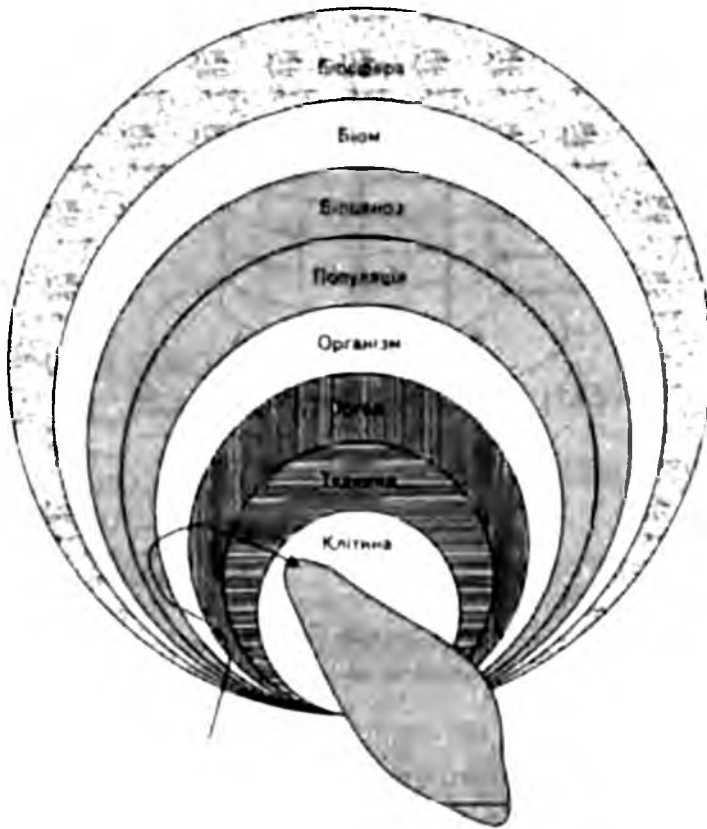


Рис. 1.2. Ієрархія організованих систем у біосфері.

собою, утворюючи із оточуючим середовищем певну єдність (тобто систему), в межах якої здійснюється процес трансформації енергії й органічної речовини. Таким чином, екологія належить до групи наук функціональної біології, основні принципи якої живлять такі науки, як екологія рослин, екологія грибів і т.п.

Таке трактування екології залишається надто широким, внаслідок чого виникає потреба уточнення об'єкта сучасної екології навіть у межах надорганізмового рівня організації біологічних систем. Такими рівнями, за І.І. Шмальгаузенем (1961), є організмівий, популяційний і біоценотичний, а Є.М. Лавренко (1964) додає четвертий — "рівень живої речовини", тобто біосферний. Отже екологія як фундаментальна дисципліна вивчає цілісні комплекси (екосистеми), утворені угрупованнями різної складності разом із взаємодіючим з ними біотопом (місцем зростання). Як функціональна дисципліна екологія вивчає популяції (утворення однорідних і різноякісних особин) і їх сукупності (утворення простих і складних угруповань), внаслідок чого варто обмежити сферу цієї науки популяційним і біоценотичним рівнями організації життя.

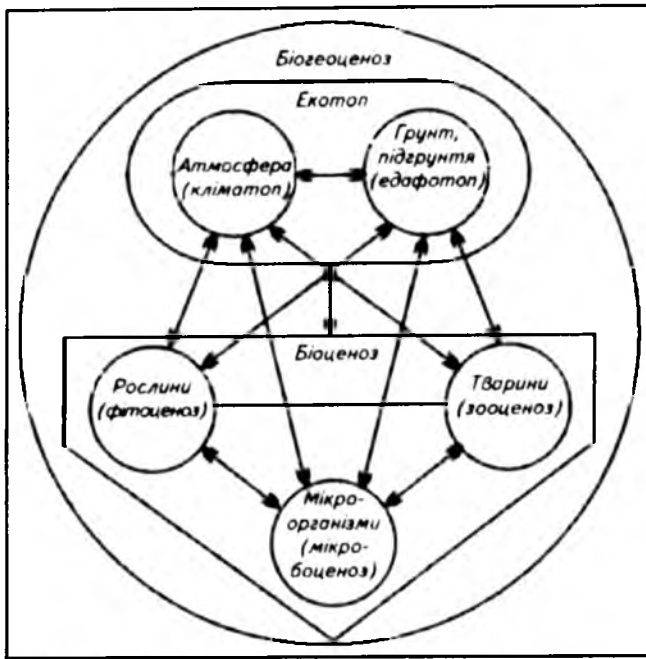


Рис. 1.3. Схема будови біогеоценозу (за В.М.Сукачовим)

Вищі рівні організації (ландшафт, біом, біосфера), як вважають більшість вчених, лише частково належать до біологічної галузі, а тому їх не можна відривати від географічних дисциплін.

Термін *популяція* (від лат. *популюс* — народ) спочатку використовували для визначення груп людей, в екології він набув ширшого значення і характеризує групу особин будь-якого виду. Одночасно угруповання (рос. — *сообщество*) в екологічному розумінні (інколи кажуть “біотичне угруповання”) включає всі популяції, які займають дану площу. Наприклад, у діброві на території конкретної асоціації (осоково-волосистої грабової діброви) ми маємо популяції дуба, граба, клена, явора, дикої яблуні, горобини, ліщини, осоки волосистої, барвінку, печіночниця тощо.

Слід зауважити, що екосистема, а не угруповання, є об’єктом екологічної науки. Адже організми, які утворюють прості чи складні угруповання, взаємодіють між собою не взагалі, а в реальному просторі біотопу.

Угруповання і неживе середовище функціонують разом як екологічна система (екосистема). Угрупованню відповідає термін *біоценоз*, а екосистемі — *біогеоценоз*. Таким чином накладаються не тільки два терміни — *екосистема* (запропонований А.Тенслі) і *біогеоценоз* (запропонований В.М.Сукачовим), а й два дещо різних підходи. *Екосистемою*, наприклад, може бути, за широким трактуванням західних учених, і океан, і крапля води. В уявленні В.М. Сукачова, *біогеоценоз* — це екосистема в межах конкретного фітоценозу (рис.1.3).

Екологія, будучи фундаментальною наукою, є складовою частиною кожного таксономічного підрозділу біологічних наук, вивчає, наприклад, екологію гриба, птаха чи комахи. Такий підхід є корисний хоча б тим, що дає змогу виробити методи досліджень стосовно різних груп організмів. Наприклад, вивчення екології вовка, миші чи комара, або ж усього гаю, який вони заселяють, потребує відповідних методів, методик. Якраз їх пошуком та апробацією займається наука екологія.

1.1.2. ГАЛУЗІ І ПІДРОЗДІЛИ ЕКОЛОГІЇ

Екологія належить до молодих біологічних наук, коло зацікавлень яких — це біологічні явища, пов'язані з життям живих організмів (рис.1.4). У різних підрозділах наук з'являються “екологічні школи” і пов'язані з ними напрями досліджень: соціальна екологія, інженерна екологія, радіаційна екологія, міська екологія (урбоекологія), космічна екологія тощо. А тому ще рано говорити про завершення поділу екології на окремі галузі.

До цього часу не вироблена єдина класифікація розділів, які входять в екологічну науку. Найчастіше в ній виділяють два основних підрозділи: загальну й окрему екології.

Загальна екологія займається дослідженням головних принципів організації та функціонування різних надорганізованих систем. Окрема екологія, зокрема екологія рослин, досліджує головним чином зв'язки

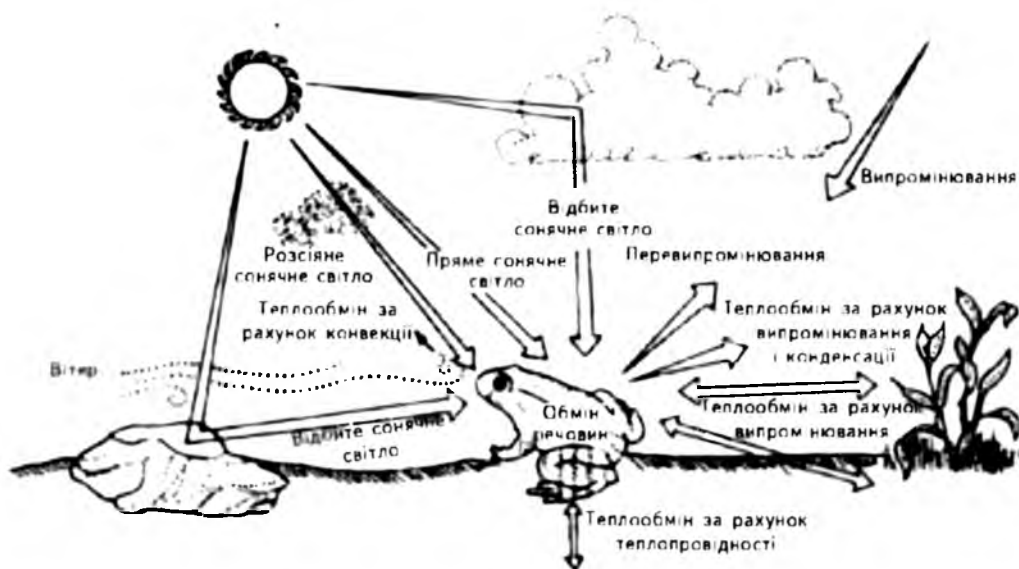


Рис. 1.4. Шляхи теплообміну між організмом і різноманітними оточуючими його тілами (монотопом).

рослинних організмів зі середовищем, в той час як фітоекологія (фітоценологія) займається аналізом структури рослинних угруповань. Особливою є проблематика екології тварин, де домінують дослідження динаміки й організації системи. Таким чином, *загальна екологія досліджує закони формування структури, функціонування, розвитку і загибелі природних екосистем, концентруючи увагу на пов'язаних з цими станами характеристиках цілісних властивостей екосистем, таких, як стійкість, продуктивність, надійність функціонування, кругообіг речовин і баланс енергії. Іншими словами, загальна екологія вивчає екосистему як щось ціле, намагаючись визначити вплив окремих елементів або утворених ними підсистем на цілісні властивості біокосного утворення.*

Екологію можна умовно поділити на п'ять великих підрозділів: аутоекологію (екологію організмів), демекологію (екологію популяцій), синекологію (екологію угруповань), біогеоценологію та біосферологію (глобальну екологію).

Аутоекологія (термін введений у 1896 р. Шретером) 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. Аутоекологія вивчає також вплив середовища на морфологію, фізіологію та поведінку організмів.

Демекологія (термін введений у 1963 р. Швердтфегером) описує коливання чисельності різних видів і встановлює їх причини. Цей розділ ще називають динамікою популяцій, або популяційною екологією.

Синекологія (Шретер, 1902) аналізує стосунки між особинами, що належать до різних видів даного угруповання організмів, а також між ними і оточуючим середовищем. Термін *біоценологія*, введений у 1918 р. Гамсом, є практично синонімом синекології. В синекології дослідження проводять в двох напрямках: статичному і динамічному:

Статичний напрям (описова синекологія) займається встановленням видового складу угруповань, чисельністю, частотою виявлення виду, видовим представництвом і просторовим розміщенням.

Динамічний напрям (функціональна синекологія) обіймає два аспекти. Перший стосується розвитку угруповань і дослідження причин, які призвели до їх зміни. Другий займається обміном речовин та енергії між різними компонентами екосистеми, а також вивчає кормові ланцюги, біомасу і енергію, продуктивність біоценозів. Цей напрям ще називають *кількісною синекологією*.

Біогеоценологія, або екосистемологія, вивчає біогеоценотичний шар Земної кулі і, зокрема, 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.

Зв'язки на різних щаблях живої матерії аналізують різні біологічні дисципліни. Щабель молекулярних досліджень, наприклад, посідають біохімія, біофізика і генетика, які об'єднуються під назвою *молекуляр-*

ної біології. Органи і клітини досліджує цитологія, тканини — гістологія і т.д. Отож, важливо знати ці шаблі, вміти розпізнати біологічні і фізико-хімічні процеси, які перебігають в: 1) молекулі; 2) органоді; 3) клітині; 4) тканині; 5) органі; 6) системі органів; 7) організмі; 8) популяції; 9) виді; 10) біоценозі; 11) біогеоценозі; 12) біосфері.

Кожний із зазначених шаблів організації живої матерії складається з менших підрозділів, між якими існує взаємний зв'язок і надзвичайно сильні взаємовпливи, характерні для інтегрованої системи. Завдяки цьому вся організація являє собою функціональне ціле і становить під кутом зору біологічної науки щось більше, ніж сума властивостей окремих складових елементів.

На кожному із зазначених шаблів організації природи виступає окреслена група явищ з притаманними лише йому особливостями. На шаблі молекулярному — явища фізико-хімічні, на тканинному і організмі — фізіологічні, на видовому — еволюційні, на біоценотичному — м а т е р і а л ь н о - е н е р г е т и ч н і і т.ін. Цей ряд шаблів характеризується зростанням ступеня складності.

Отже, екологія досліджує явища, які займають шість рівнів організації живої природи: організму, виду, популяції, біоценозу, біогеоценозу, біосфери.

Організм. Вивчаючи особину конкретного виду, ми досліджуємо, по суті, організм. Організацією і функцією організму займається досить успішний ряд біологічних дисциплін: анатомія, систематика, фізіологія, ембріологія і частково генетика. Ставлення організмів до середовища вивчає екологія організмів.

Популяція — угруповання особин, які належать до одного виду і заселяють спільну територію. Наприклад, це й люди однієї етнічної групи, що живуть в Українських Карпатах (бойки, гуцули, лемки), поліські черногузи, рахівські бучини, колонії форелі у верхів'ї Дністра. Кожне угруповання особин, що належить до одного виду, має окреслену *генетичну структуру*, яка виражена в певних морфологічних особливостях виду. Одночасно виступає *екологічна структура*, яка є результатом відмінності демографічного типу, наприклад, вікова структура, розроджувальність, смертність. Процеси, які відбуваються в межах популяції, пов'язані зі змінами чисельності організмів або ж з морфологічними. Популяція є основною біологічною одиницею, в межах якої реалізуються процеси *природного добору*.

Біоценоз є найвищим шаблем організації живої природи, сталою системою разом з існуючими на певній ділянці суші або водойми організмами і створеним ними ж біоценотичним середовищем. Популяції різних видів, пов'язані між собою різноманітними біологічними стосунками, є елементами структури цієї одиниці. В межах біоценозу відбувається кругообіг матерії й енергії, а також формування середовища життя організмів — *біотопу*.

Біогеоценоз (БГЦ) — сукупність рослинності, тваринного світу, мікроорганізмів і певної ділянки земної поверхні, які пов'язані між со-

бою обміном речовин та енергії. БГЦ включає в себе певне угруповання організмів, ґрунт, ґрунтову воду і нижні шари тропосфери. Його межа визначається головним чином межею фітоценозу (рослинного угруповання).

Біосфера — оболонка Землі, яка включає частини атмосфери, гідросфери і літосфери, населені живими організмами. Верхня межа біосфери має озоновий екран, що затримує більшу частину згубних для живих істот ультрафіолетових променів, а нижня — тепловий бар'єр.

На найвищих щаблях організації живої матерії, де взаємодіють біологічні системи із неживим середовищем, впливаючи один на одного, екологія виступає як чітко окреслена наукова дисципліна з своїми *методами досліджень* і власним *науковим понятійним апаратом*. Багато методів наукових досліджень вона позичає в біологічних наук: біохімії, фізіології, анатомії, морфології, а також у наук, які вивчають природне середовища (ґрунтознавство, гідрографія, кліматологія тощо). *Екологія* в широкому розумінні є *наукою міждисциплінарною, синтезуючою, залишаючись при цьому наукою біологічною, оскільки об'єктом її досліджень є живий світ, який заселяє розмаїте середовище нашої планети*.

Кожний рівень існування живої матерії можна розглядати з екологічних позицій, причому всі оцінки її стану мають не лише теоретичне, але й практичне значення. Наприклад, працівники лісового господарства мусять прогнозувати розвиток популяцій мисливської фауни — оленя, козулі, дикої свині. Невміла регуляція тієї чи іншої популяції може призвести до перенаселення угідь і пошкодження лісу, особливо молодого.

Відзначаючи шкідливість викидів певного підприємства у місцеву річку, екологи підраховують, як шкодить це забруднення популяціям конкретних видів риб, раків чи водяних рослин. Екологи передбачають розвиток популяцій шкідників сільськогосподарських угідь і планують заходи з їх знешкодження. Ця робота ведеться на рівні біоценозу.

Дослідження умов місцезростання еродованих земель і кар'єрів дає можливість підібрати рослини для їх фітомеліорації. Особливо це важливо при хімічних забрудненнях середовища.

Екологія все більше стає наукою про моделювання екосистем, основою для раціонального ведення господарства й охорони природи.

1.2. ЕКОЛОГІЧНІ ЯВИЩА

1.2.1. ЕКОЛОГІЧНІ ЯВИЩА, СТАНИ ТА ПРОЦЕСИ

Екологія вивчає *сутність природи* — внутрішній зміст предмета, який виявляється в єдності всіх різноманітних властивостей і стосунків, а також *явища* — ті чи інші прояви природи, зовнішні форми її існування. Складна група явищ, окреслена як екологічна, виступає на трьох рівнях організації живої матерії: організму, популяції та біоценозу.

В ієрархії живого *організм* виступає як складна біологічна система, що взаємодіє з оточуючим середовищем, а також з оточуючими її організмами. Ні ген, ні органела, ні клітина, ні тканина, ні листок, ні корінь чи стовбур не виступають як цілісні системи у цій взаємодії. Вони можуть реагувати на дію того чи іншого фактора зовнішнього середовища, але відповідальним за життя рослини чи тварини є організм, який має багато механізмів для забезпечення *гомеостазу* (від грецьк. *гомео* — той самий, *стаз* — стан), тобто здатності протистояти змінам і зберігати стан рівноваги в організмі.

Особливе ускладнення екологічних зв'язків спостерігаємо в угрупованнях живих організмів, об'єднаних у популяції, біоценози. Екосистеми, як і популяції та організми, що в них входять, здатні до самопідтримки і саморегулювання. Тож кібернетика (від грецьк. *кібернетес* — лоцман, або правитель) — наука про управління, має важливе прикладне значення в екології, особливо сьогодні, коли людина продовжує порушувати природний механізм контролю або намагається замінити його на штучний, що виявляється в керованих людиною культурфітоценозах: сільськогосподарських посівах, лісових плантаціях, садах і ягідниках, лісозахисних смугах, паркових газонах і квітниках.

Для *екологічних явищ* характерні *повсюдність* і *спонтанність*. Вони мають глобальний характер, однак їх можна моделювати й у лабораторії і створювати керовані системи. Яскравим прикладом такої екологічної лабораторії є космічна станція, де в змодельованому і керованому середовищі живуть люди, рослини, тварини, мікроорганізми. Отже, екологічні явища спостерігаються там, де присутні організми. Часто говорять про “погану екологію” у містах чи на рудниках, беручи до уваги лише рівень техногенних забруднень, а не стан живих організмів, їх життєдіяльність і можливості існування. Такий підхід можна назвати технократичним і аж ніяк не екологічним. Адже екологічна наука передбачає кількісну й якісну оцінку стану особин того чи іншого виду, а також їх місця у відповідних рівнях екосистем — популяції чи біоценозі.

До *екологічних явищ* належить *стан* живої природи та *процеси*, які в ній перебігають, а також *екологічні механізми*, які управляють системою *екологічних взаємозв'язків*.

Екологічний стан — це природна ситуація, яка виникла внаслідок дії біологічних, фізичних і хімічних чинників. Його можна встановлювати, вивчаючи, наприклад, породний склад і кількість біомаси дерев і чагарників або ж усіх рослин на ділянці лісу площею 1 га. В інших випадках екологічний стан визначається кількістю лісової підстилки і швидкістю її перегнивання, або ж кількістю мікроорганізмів, що заселяють 1 см³ ґрунту.

Для оцінки екологічного стану часто звертаються до вивчення структури рослинного покриву, особливо коли мова йде про складні лісові чи паркові угруповання. Тоді вивчають ярусність насадження, проекцію крон, видовий склад дерев, чагарників і трав'яного покриву. Вивчення просторової структури лісової екосистеми дає змогу встановити кіль-

кість, вік і просторовий розподіл оленів чи інших представників мисливської фауни.)

Екологічні процеси — це зміни стану у часі. До основних процесів, які є предметом екологічних досліджень, належать зміни кількості біомаси організмів у часі, зміни структури систем, рух енергії. Одним з прикладів вивчення динаміки процесів є визначення народжуваності та смертності виду. Це стосується і людського суспільства. Погіршення демографії, зокрема перевищення смертності над народжуваністю в сучасній Україні, є наслідком складних соціальних і екологічних процесів, які вимагають негайного вивчення і втручання.

1.2.2. ЕКОЛОГІЧНІ СТОСУНКИ (ЗВ'ЯЗКИ)

Екологічні стосунки виступають на всіх рівнях екологічних систем як безпосередньо між організмами, так і між організмами й оточуючим середовищем. Найпростішим прикладом є залежність організму від певних чинників, які присутні в оточуючому середовищі. Такими є температура повітря або температура ґрунту, від яких залежить розвиток рослини. Врожай певних рослин може впливати на розмноження популяції синиці чи інших пташиних. Щільний намет дерев не дає можливості розвиватися підросту. Порушення ієрархічної структури популяції дорової миші призводить до випадків, коли новонароджені з'їдаються дорослими особинами в гнізді.

В природі реалізується величезне розмаїття екологічних зв'язків, серед яких найбільше поширені такі: хижацтво, паразитизм, симбіоз і конкуренція.

Розмаїття впливів і залежностей, що виявляються в екосистемах, визначає зміст перебігу екологічних процесів, а також внутрішніх стосунків у межах цих систем. Перші спроби класифікувати екологічні стосунки в біоценозі зроблено Клементсом і Шелфордом у 1939 р., які виділили в них два типи, або цикли (рис.1.5): І цикл охоплює збуджу-

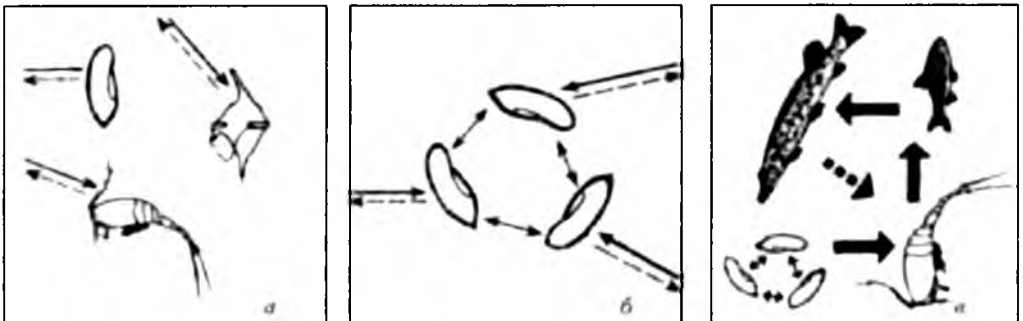


Рис. 1.5. Екологічні зв'язки на рівні особини (а), популяції (б) і біоценозу (в): 1 — ація, 2 — реакція, 3 — снтропопуляційна коакція, 4 — експлуатаційна коакція, 5 — паратрофічна коакція.

ючу дію середовища на організм, тобто **акцію**, а також зворотню **реакцію** організму, тобто його вплив на оточення; II цикл охоплює **коакції**, або ж впливи одних організмів на інші. Слід зазначити, що стосунки між особинами одного виду можуть суттєво відрізнятись від стосунків особин різних видів.

Екологічні стосунки виразно проявляються на всіх рівнях організації живого.

Рівень організму. Екологія поодинокого організму являє собою I цикл стосунків. До організмів доходять збудження і впливи фізико-хімічного середовища у вигляді акції. Відповідь організму на дію середовища, тобто реакція, являє собою як вичерпування зі середовища засобів для свого існування, так і перетворення цього середовища шляхом виділення власних субстанцій.

Як правило, I цикл реалізується в умовах *піонерного заселення* місць, позбавлених життя (заростання кар'єрів чи піщаних дюн). У нормальних умовах на I цикл накладається II, який виникає внаслідок співжиття особин одного або декількох видів. Наприклад, після піонерного заселення звалища поодинокими трав'яними рослинами з'являються зарості чагарників і дерев, утворюючи більш-менш стале угруповання.

Рівень популяції. На кожен природну популяцію діють сили, які спричинюють скорочення чисельності особин як через нищівні дії середовища, що завершуються фізіологічною смертю особин, так і через впливи організмів, що належать до інших видів, для яких дана популяція є джерелом споживання або ж конкурентом.

Основним типом внутріпопуляційної коакції є *пропагація* (від лат. *propagare* — поширення). Вона охоплює розроджувальні зв'язки між особинами, внаслідок яких чисельність популяції зростає. Завдяки пропагації вирівнюється попередня чисельність і одночасно продукуються її надлишки, що створює умови для територіальної експансії популяції.

Пропагаційні зв'язки реалізуються або ж завдяки безпосереднім контактам, або ж за допомогою інших організмів шляхом зоогамії або ентомогамії, деколи ж за участю самого середовища, наприклад, за допомогою вітру (анемогамія) або води (гідрогамія). Для існування в популяції пропагаційних зв'язків не завжди має бути особиста близькість інших особин. У випадку безпосереднього запліднення необхідна взаємна толерантність особин, яка загалом поширена у світі тварин.

Одночасно з толерантними зв'язками в популяціях спостерігаємо *коакційні кооперації*, які полягають у взаємодії особин для забезпечення свого існування. Ці цілі реалізуються в популяціях шляхом створення таких зв'язків: а) *родинних* (наприклад, родина *Fagaceae* в лісових асоціаціях представлена родами бук, дуб і граб); б) *стадних* (дикі свині); в) різні форми *скупчення* організмів (бджолиний рій, мурашникова колонія) тощо.

Між особинами в межах популяції спостерігаються прояви *коакційних дизкооперацій*, тобто впливів, які є безпосередньо або опосе-

редковано шкідливими для особин. Дизкоопераційні стосунки гарантують, виходячи з правил найкращих умов, існування та розмноження представникам певної популяції, яка заселяє дану територію, оберігаючи тим самим її від витіснення.

Біоценотичний рівень характеризується переважно дизкоопераційними коакціями між окремими популяціями. Тут домінують зв'язки *експлуатаційного типу*, тобто такі, при яких одна з популяцій (експлуатована) втрачає, а інша (експлуатуюча) користується цим. За винятком більшості зелених рослин (автотрофів) усі популяції організмів-консументів (споживачів органічної речовини), що входять до складу біоценозу, одночасно експлуатуються і є експлуатованими. Цей тип екологічних зв'язків в сфері біоценотичного рівня гарантує обіг матерії в природі і відповідно тривалість життя. Поряд з експлуатаційними зв'язками в біоценозах поширена *конкуренція*, або ж *суперництво* окремих популяцій, особливо сильна у випадку експлуатування оточення, обмеженого природними факторами, такими, як корм, місця плодоношення тощо.

На рівні міжвидових стосунків виступають також зв'язки коопераційного типу, такі, як симбіоз і толеранційні зв'язки між видами, біологічні потреби яких не перекриваються. Зразком таких толерантних стосунків є лугове різнотрав'я, де багато видів протягом тривалого періоду розвитку живуть в умовах взаємодії.

Екологічні залежності, які виступають в тій чи іншій системі, становлять її *екологічний механізм*, який вирішує напрямки змін чисельності, стану і величини біомаси, а отже, і обігу енергії. Екологічний механізм, який реагує на зміни, що відбуваються у середовищі, одночасно окреслює напрям процесів розвитку екосистеми.

1.3. ЕКОЛОГІЧНІ СИСТЕМИ

1.3.1. ПОНЯТТЯ ПРО ЕКОСИСТЕМУ

Екологічні зв'язки і процеси, які повсюдно виникають у природі, реалізуються в різних системах. Концепцію екологічної системи опрацював А.Тенслі (1935). Він стверджував, що екологічні явища звичайно проявляються в складних системах, в яких виступає один або декілька біологічних компонентів і середовище.

Суттю екологічного укладу, названого Тенслі екосистемою, є поява в його сфері явищ і залежностей, які забезпечують функціонування усіх її елементів як єдиного цілого. Класифікація екологічних систем була запропонована у 1963 р. Ф. Швердтфегером на підставі визначення Тенслі, а також наукових результатів інших теоретиків, які займалися їхнім вивченням.

Глобальною екосистемою можна назвати сучасну біосферу (Зюсс, 1873; Вернадський, 1919, 1926). Варто нагадати, що ще в 1914 р. російський вчений Р.І. Аболін для характеристики поверхневої оболонки нашої

планети, в межах якої рослинний покрив взаємодіє з ґрунтом, материнською породою, рельєфом та іншими факторами, запропонував термін *епігенема*. Подібний зміст вкладається в терміни, які з'явилися пізніше: *фітосфера* (Говорухін, 1949), *біогеосфера* (Єфремов, 1959), *ландшафтна сфера* (Мільков, 1959), *біогеоценотичний покрив* (Сукачов, 1964), *фітогеосфера* (Лавренко, 1964), *вітасфера* (Тюрюканова, Александро-ва, 1969). В.Д.Федоров і Т.Г.Гільманов (1980) використовують термін *екосфера*. “Уточнюючи це поняття, — підкреслюють автори, — ми розглядаємо екосферу як глобальну систему, яка об'єднує усі екосистеми Землі... Екосфера безперервною плівкою одягає земну кулю, а її товщина по вертикалі змінюється від долей метра — в областях надзвичайної бідності життя (арктичні та антарктичні пустелі, наскельні плівки мікроорганізмів або лишайників і т.д.) — до десятків і сотень метрів (наприклад, ліси з секвойї чи евкالیпта), і від одиниць до тисяч метрів — в морях і океанах”.

Межі екосфери, за В.Д.Федоровим і Т.Г.Гільмановим, дещо вужчі, ніж межі біосфери В.І.Вернадського. Хоча процеси життєдіяльності сучасних організмів зосереджені лише в екосфері, вплив живої речовини (сучасної або тої, що існувала в минулому) відчувається далеко за її межами. Саме тому біосфера В.І.Вернадського (як область існування усіх минулих екосфер) простягається далеко за межі сучасної екосфери, яка охоплює по вертикалі шар завтовшки в декілька кілометрів (рис.1.6).

Безперервна “плівка життя”, яка покриває Землю, характеризується розмаїттям візерунків, які відбивають розмаїття умов місцезростання на поверхні планети, зумовлене передусім широтною зональністю кліматичних умов, різноманітністю геологічної будови суші і океану, впливом океану й океанічних течій, а в регіональних межах — особливостями геоморфологічної будови, складом ґрунтоутворюючих порід, місцевими особливостями клімату та гідрологічного режиму. Наприклад, в лісовому Поліссі крім лісових масивів трапляються луки, болота, озера, і навіть дюни, які є елементарними частинками екосфери (біосфери).

Елементарні фрагменти екосфери, на думку В.Д.Федорова і Т.Г.Гільманова, характеризуються двома ознаками: 1) відносною стійкістю й автономністю, здатністю до самопідтримки і забезпечення основних життєвих процесів. Беруться до уваги екосистеми, в яких увесь цикл синтезу та розкладу органічної речовини здійснюється на основі соняч-

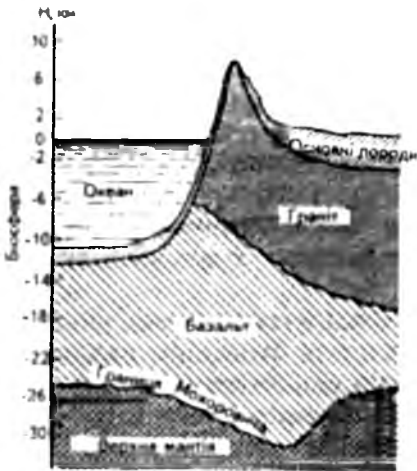


Рис. 1.6. Біосфера (за В.І.Вернадським) на узагальненій схемі будови земної кори.

ної енергії; 2) неможливістю приєднання сусідніх фрагментів або їх частин без порушення якісної однорідності даного фрагмента. Елементарний фрагмент екосфери і є не що інше, як “екосистема” А. Тенслі і “біогеоценоз” В.М. Сукачова. Якщо ж зауважити, що, за Сукачовим, біогеоценоз — це екосистема в межах фітоценозу, то на одному ієрархічному рівні виявляться конкретні елементарні екосистеми, яких геоботаніки та фітоценологи називають *асоціаціями*, а фізгеографи та ландшафтологи *фаціями* (асоціації чи фації осоково-волосистого грабово-дубового лісу, сфагнового болота, прибережного очерету тощо).

Справді, кожна із зазначених асоціацій чи фацій вирізняється стійкістю й автономністю, здатністю до самопідтримки і забезпечення своєї життєдіяльності. Цього не скажеш про *мікроасоціації* — неповночленні фітоценози, представлені окремими ярусами рослинного угруповання: трав'яного, чагарникового чи деревного, які ще називають *синузіями*, або ж невеликими *парцелями* (біогрупами дерев, чагарників чи трав'яних рослин). Неповночленними екосистемами є й *консорції* — сукупність різнорідних організмів, тісно пов'язаних між собою, життєдіяльність яких залежить від центрального члена угруповання або ж його ядра. Таким ядром для різних рослин, тварин та мікроорганізмів може бути одна особина, скажімо, дерево чи куш.

Отже, *поняттям екосистеми окреслюємо будь-які природні системи, в межах яких реалізуються явища, виникають зв'язки та перебігають процеси, що мають екологічний характер*. Вирізняють три типи екосистем: моноцен, демоцен і плеоцен (інколи називають і четвертий — біосфера).

1.3.2. МОНОЦЕН

Моноцен (*Frederichs, 1958*) є найпростішою системою. До її складу входять поодинокий організм та його безпосереднє оточення (*середовище*), окреслене поняттям *монотопу*. В межах моноцену реалізується перший цикл екологічних залежностей — *акція та реакція*. Прикладом моноцену може служити поодинокий віковий дуб, що росте посеред степу. Крислатий, могутній, він сформувався внаслідок вікової взаємодії зі своїм монотопом — степовим ґрунтом і кліматом.

Систему *організм–середовище* часто досліджують у лабораторних умовах, коли потрібно вивчити екологічні особливості окремої особи виду. Наприклад, у спеціальних камерах — фітотронах — вивчають вплив на рослинний організм температурних факторів або ж різних токсикантів. Щоб змоделювати екологічні процеси, наприклад в дубняку, беруть одну особину дуба й за допомогою системи датчиків вимірюють фотосинтез, газообмін, транспірацію тощо, а потім ці показники перераховують на всі екземпляри дубів, що ростуть на досліджуваній площі.

Система особина–середовище є класичним об'єктом факторіальної екології (власне аутоекології). Як зазначає П. Троян (1989), при описі обох складових цієї системи інколи виникають труднощі методологічного характеру:

1. Організми являють собою біологічні одиниці, чітко ізольовані від оточуючого середовища покриттям тіла. Складність в описуванні цієї частини системи виникає лише у випадку, коли ми маємо справу з колоніями тварин, які складаються з безлічі пов'язаних між собою особин. У такому випадку приймається, що цілим з біологічної точки зору є колонія.

2. Значно складніше визначити поняття середовище організмів. Слово “середовище” вживають у біологічних і небіологічних дисциплінах у різному значенні. *Найчастіше це поняття означає суму всього, що знаходиться в оточенні якогось живого чи неживого об'єкта.* Виникають труднощі з урахуванням усіх елементів, які складають цей об'єкт, тим більше, що не всі вони мають однакове значення або виявляють однаковий вплив на організм. Тому часто використовують термін “*функціональне середовище*”, *тобто до уваги беруть ті фактори, які мають вирішальне значення для даного організму або екологічної системи.*

Теоретичну основу досліджень моноцену становлять узагальнення російського вченого І.М. Сеченова (1861), сформульовані як *принцип єдності організму і середовища.* Відповідно до цього принципу живий організм — рослинний чи тваринний — являє собою саморегульований, тривалодіючий механізм, який є певною мірою циркулюючою машиною, тісно пов'язаною зі своїм оточенням завдяки процесам обміну речовин і енергії. Кожний організм для підтримки своєї життєдіяльності бере із оточуючого середовища енергію і будівельні матеріали і виділяє в нього продукти свого обміну. Отже, зв'язок організм–середовище має чітко виражений двосторонній характер і, згідно з уявленнями І.М. Сеченова, двоїсту природу:

1. Сталість і нерозривність — жоден організм не може існувати поза середовищем.

2. Взаємозалежність — середовище впливає на організм, а організм впливає на середовище.

Участь екології в дослідженні моноцену є незначною і стосується лише такого вузького аспекту біологічних явищ, як вибіркова здатність організму, баланс життєвої вартості, а також вплив факторів середовища на виживання і народжуваність організмів.

1.3.3. ДЕМОЦЕН

Демоцен (*Schwerdtfeger, 1963*) — система, що складається з *популяції* — одновидової групи особин — та її середовища, або ж *демотопу*. В межах демоцену реалізуються екологічні залежності як першого, так і другого циклу (акції, реакції, коакції).

Системна екологія вивчає популяції як відносно самостійні підсистеми в межах екологічної системи (біогеоценозу), яка об'єднує їх з абіотичними компонентами в єдине ціле.

Екологічні дослідження демоцену стосуються проблематики екологічної структури, динаміки чисельності, а також енергетичних потоків,

які дають можливість вивчити явища, що виникають у популяціях. Виходячи з методології системного підходу, у кожній популяції можна виділити основні системні компоненти: склад, структуру та функціонування. Екологю популяція цікавить як підсистема, яка відіграє ту чи іншу роль у функціонуванні екосистеми в цілому. Наприклад, у бучині, яку часто використовують рекреанти, поширення популяцій лучних трав — тонконога і грястиці — є свідченням зміни едатопу і кліматопу букового біогеоценозу, перебігу процесу десільватизації, який має завважити еколог.

1.3.4. ПЛЕОЦЕН

Плеоцен, тобто біогеоценоз, — це головна екологічна одиниця, до складу якої входять усі популяції, які заселяють окреслене місцезростання і перебувають між собою в екологічних зв'язках. Такі біологічні угруповання називають *біоценозом*, а *середовище* їхнього існування — *біотопом*. Ідентичний зміст мають поняття голоцен, що вживається здавна в геології, а також біогеоценоз. Типовий плеоцен — осоково-волосиста грабова бучина, де поряд співіснують популяції бука, граба, клена гостролистого і клена-явора, горобини, копитняка і печіночниці, осоки волосистої.

В екології значне місце відводиться дослідженням плеоцену. Всі процеси, які відбуваються між компонентами біогеоценозу, мають екологічний характер, причому лише екологія досліджує функціонування системи як єдиного цілого. Один з типів зв'язків, що проявляється в сфері біоценозу, — паразитизм — є предметом досліджень паразитології як окремої біологічної дисципліни. Елементи біотопу вивчають окремі дисципліни, такі, як мікрокліматологія, ґрунтознавство, гідрологія, що є для екології допоміжними. Одночасно ці біотичні й абіотичні компоненти розглядаються як елементи екосистеми, коли мова йде про її функціонування.

1.4. ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ

1.4.1. ОСНОВА ЕКОЛОГІЧНИХ ЗАКОНІВ

Екологія, як і інші науки, базується на законах діалектики, загальнонаукових, кібернетичних, біологічних, геологічних, географічних, фізико-хімічних. Кращому осмисленню екології як науки допоможе навіть простий перелік законів, суміжних з екологією наукових дисциплін. В одній із останніх своїх робіт “ Екологія: теорії, закони, правила, принципи і гіпотези” М.Ф. Реймерс робить науковий огляд теоретичного спадку в царині екології, називаючи при цьому цифру 250 — законів, закономірностей, принципів, правил, якими користується сучасна екологічна наука.

Без знання *діалектичних законів*, таких, як єдності і боротьби протилежностей, переходу кількісних змін у якісні, взаємовідносин

індивідуального та загального, причини й наслідку, випадковості, форми та змісту, частини й цілого та інших важко було б пояснити явища, які виникають в екосистемах — від моноценоу до плеоценоу.

Розглянемо, наприклад, такий *загальнонауковий закон*, як закон біогенної міграції атома (В.І.Вернадського), суть якого полягає у тому, що хімічні елементи поширюються на поверхні планети за участю живої речовини. Без осмислення цього закону важко було б дослідити біохімічні кругообіги в біогеоценозах і в цілому в біосфері.

Кібернетичний закон внутрішньої динамічної рівноваги полягає в тому, що порушення хоча б одного із параметрів екосистеми неминуче призводить до змін інших показників чи підсистем. Цим законом пояснюємо гомеостаз організму, популяції і навіть усього біоценозу.

Біологічний закон гомологічних рядів і спадкової змінності (відкритий М.І.Вавіловим) полягає в тому, що види, роди, родини, наділені гомологічними генами, подібність яких тим більша, чим вони є ближчими на ступенях еволюції. Без знання цього закону важко було б зрозуміти ієрархічну структуру популяцій — географічну, локальну й елементарну.

Важливим для вивчення закономірностей розміщення на планеті окремих біомів є знання *географічного закону* періодичної зональності: зі зміною фізико-географічних поясів аналогічні ландшафтні зони і їх деякі загальні властивості періодично повторюються.

Важко було б вивчати енергетику екосистеми, не знаючи *фізико-хімічного закону* максимізації енергії: у суперництві систем виживає лише та з них, яка найкращим чином сприяє надходженню енергії і найефективніше використовує найбільшу її кількість. Закон односпрямованості потоку енергії — енергія, яку отримує угруповання (наприклад, екосистема) і яку засвоює продуцент, розсіюється або разом з їх біомасою безповоротно передається консументам першого, другого порядків і т.д.; оскільки в зворотний потік від редуцентів до продуцентів надходить незначна кількість початково втягнутої енергії (не більше 0,25%), говорити про “кругообіг енергії” не можна.

1.4.2. ЗМІСТ ЕКОЛОГІЧНИХ ЗАКОНІВ

М.Ф. Реймерс (1994), класифікуючи і узагальнюючи закони, принципи, правила, аксіоми, афоризми, метафори, догми, намагається створити певний ієрархічний блок екологічних законів. Львівські вчені С.М. Кравченко і М.В. Костицький (1992) подають їх у такому порядку:

1) *закон обмеженості природних ресурсів*. Деякі вчені вважають сонячну енергію практично невичерпною, однак при цьому не беруть до уваги, що серйозною перепоною для її використання є біосфера, антропогенна зміна якої понад допустиму межу (за правилом — 1%) може призвести до серйозних і тяжких наслідків: штучне привнесення енергії в біосферу досягло вже значень, близьких до граничних;

2) *зменшення природно-ресурсного потенціалу* — в межах однієї суспільно-економічної формації чи способу виробництва й одного типу технології — веде до того, що природні ресурси стають щораз менше доступними і вимагають збільшення затрат праці й енергії на їх добування та транспортування;

3) *піраміди енергій* — з одного трофічного рівня екологічної піраміди переходить на інші рівні не більше 10% енергії, цей закон дає змогу обчислювати необхідні земельні площі для забезпечення населення продуктами харчування тощо;

4) *рівнозначності всіх умов життя* — всі природні умови середовища, необхідні для життя, відіграють рівнозначну роль;

5) *розвиток природної системи за рахунок навколишнього середовища* — *будь-яка природна система може розвиватися лише за умови використання матеріально-енергетичних та інформаційних можливостей навколишнього середовища; абсолютно ізольований саморозвиток неможливий*. Із цього закону випливає декілька наслідків:

а) абсолютно безвідходне виробництво неможливе;

б) будь-яка високоорганізована біотична система, використовуючи та видозмінюючи своє життєве середовище, є потенційною загрозою для більш високоорганізованих систем (завдяки цьому в земній біосфері неможливе нове зародження життя — воно буде знищене організмами більш високоорганізованими, ніж первісні форми живого);

в) біосфера Землі як система розвивається не тільки за рахунок ресурсів планети, але й опосередковано, за рахунок і під впливом розвитку космічних систем;

б) *системогенетичний* — багато природних систем, зокрема геологічні утворення, особини, біотичні спільноти, екосистеми тощо, в індивідуальному розвитку повторюють у скороченій (в закономірно зміненій та узагальненій) формі еволюцію своєї системної структури; цей закон зумовлює необхідність урахування при управлінні природними процесами закономірного проходження ними проміжних фаз. Наприклад, вирубаний ліс не можна відновити безпосередньо. Його розвиток повинен мати декілька фаз: молодняка, жердняка, середньовікового, стиглого та перестійного лісу.

7) *системоперіодичний*, який, наприклад, проявляється у періодичній системі хімічних елементів чи у гомологічних рядах. Базою для створення періодичних таблиць (не лише хімічних елементів чи генетичних взаємозв'язків) служить встановлена глобальна ієрархія природних систем. Дослідження з використанням цього закону дають змогу глибше зрозуміти склад і функціонування природних систем, їх співпорядкованість, визначити кількісний вираз прояву іншого закону — закону оптимальності;

8) *сукупності (спільної дії) природних факторів* — наприклад, врожай залежить не від окремого, нехай навіть дуже важливого, фактора, а від сукупності екологічних факторів; коефіцієнт дії кожного окремого фактора в їх спільному впливові різний і може бути обчислений;

9) *суцесивного уповільнення* — процеси, які відбуваються у зрілих урівноважених системах, як правило, виявляють тенденцію до уповільнення; звідси безперспективними є спроби “творити” природу господарськими заходами без виведення її системи з рівноваги чи створення якихось інших особливих умов для здійснення господарської акції. Наприклад, акліматизація нового виду культурних рослин дає спочатку ефект, далі популяційний вибух згасає, і якщо цей вид не стає масовим шкідником, то його господарське значення різко зменшується;

10) *прискорення еволюції* — швидкість формоутворення з бігом геологічного часу збільшується, а середня тривалість існування видів всередині більш крупної єдності (групи) знижується, тобто високоорганізовані форми існують менше часу, ніж низькоорганізовані. Прискорення еволюції передбачає і більш швидке зникнення видів, їх вимирання, яке відбувається повільнішими темпами, ніж формоутворення, внаслідок чого кількість видів у біосфері в процесі еволюції зростає. Протилежний процес — наростання темпів винищення окремих видів тварин і рослин — пов’язаний із антропогенним впливом, а не з дією зазначеного вище закону;

11) *еволюції*, які виявляються в трьох аспектах:

а) як спілкування тварин зі зовнішнім світом, або двоякості живих елементів;

б) поступового утворення всього суцього — в природі ніщо не вічне, все має свою історію;

в) ускладнення організації — полягає в ускладненні організації як окремого організму, так і екосистем завдяки зростанню диференціації функцій і органів, які виконують ці функції;

12) *екологічні кореляції* — в екосистемі, як і в будь-якому цілісному природному утворенні, всі її компоненти функціонально відповідають один одному; випадання однієї частини системи (знищення виду) неминуче призводить до виключення всіх тісно пов’язаних з цією частиною системи інших її частин і до функціональної зміни цілого в рамках дії закону внутрішньої динамічної рівноваги.

Незважаючи на велику різноманітність екологічних факторів, у характері їх впливу на організми і у відповідних реакціях живих істот можна виявити ряд загальних закономірностей:

1) закон оптимуму;

2) неоднозначність дії фактора на різні функції організму чи угруповання;

3) мінливість, варіабельність і різноманітність відповідних реакцій на дію факторів середовища в окремих особин виду;

4) пристосування видів до кожного з факторів середовища відбувається відносно незалежним шляхом;

5) несумісність екологічних спектрів окремих видів;

6) взаємодія факторів;

7) правило лімітуючих факторів.

М.Ф. Реймерс (1994) поряд із виділенням законів, принципів і пра-

вил, які діють на рівні моноцена, демоцена і плеоцена, розрізняє їх і на рівні біосфери, зокрема, закони біогенної міграції атома та константності кількості живої речовини В.І.Вернадського, перший, другий, третій і четвертий закони екодинаміки, правило автоматичної підтримки глобального середовища життя. Одночасно він виділяє закони соціальної екології, природокористування, охорони життєвого середовища.

Американський еколог Б.Коммонер (1974) сформулював чотири екологічних закони-афоризми, які можна було б назвати "зарубками на пам'ять":

- 1) все пов'язане зі всім;
- 2) все повинно кудись подітися;
- 3) природа знає краще;
- 4) ніщо не дається задарма.

Олесь Бердник, український письменник-фантаст, назвав свої екологічні закони "основними принципами нового бачення світу". Їх сім:

- 1) спільності — все у всьому;
- 2) протєя — вічної втечі, плинності, те, що сучасні теоретики визначають як принцип неозначеності;
- 3) вічного метаморфозу;
- 4) аналогії, тотожності;
- 5) кореляції — миттєвої взаємодії у Всесвіті;
- 6) насиченості — повноти чи збитковості;
- 7) призначення — все в бутті "призначено" для чогось, як у будь-якому організмі; значна кількість катастроф і непорозумінь спричинена порушенням цього принципу.

Екологія — справді молода наука, і тим, хто опановує її ази, відкрита дорога до пізнання, формування екологічних законів, які, як бачимо, сьогодні ще відкривають.

1.5. МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ В ЕКОЛОГІЇ

1.5.1. НАУКОВИЙ МЕТОД

Екологічні дослідження вимагають систематичного дотримання чотирьох послідовних етапів: 1) спостереження; 2) формулювання на основі спостережень теорії про закономірність досліджуваного явища; 3) перевірка теорії наступними спостереженнями й експериментами; 4) спостереження за тим, чи передбачення, основані на цій теорії, правдиві. Цей процес утворення наукових знань схематично зображено на рис.1.7.

Факти базуються на прямих або непрямих **спостереженнях**, що виконані за допомогою органів відчуття або приладів. Усі факти, які належать до конкретної проблеми, називають *даними*. Спостереження можуть бути *якісними* (тобто описувати колір, форму, смак, зовнішній вигляд тощо) або *кількісними*. Кількісні спостереження є точнішими.

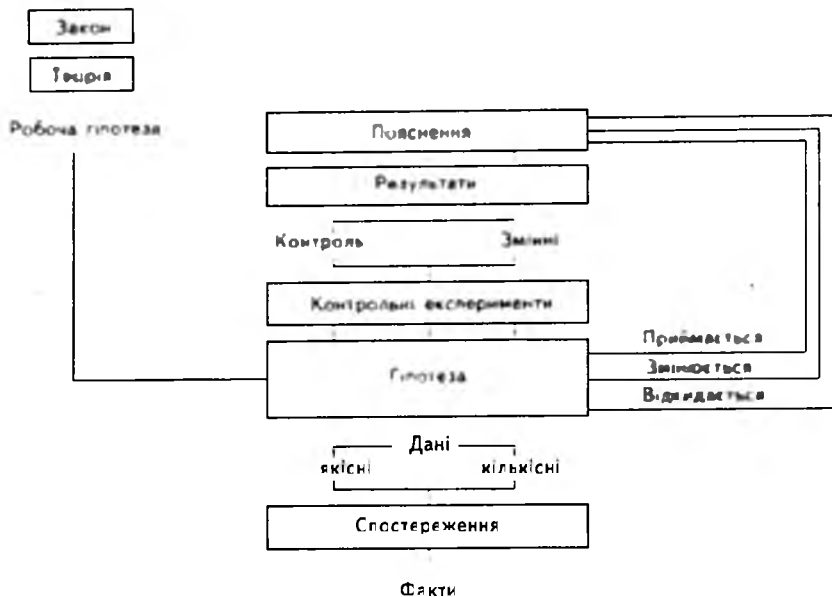


Рис. 1.7. Схематичне зображення наукового методу.

Вони включають вимірювання величини або кількості, наочним виразом яких можуть бути якісні ознаки.

Внаслідок спостережень отримують так званий “сирий матеріал”, на основі якого формулюється гіпотеза. *Гіпотеза* — це науково обґрунтоване припущення, яке базується на спостереженнях, за допомогою якого можна пояснити те чи інше явище.

Для оцінки гіпотези проводять серію експериментів з метою отримання нових результатів, які б підтверджували або ж заперечували гіпотезу. В більшості гіпотез обговорюється ряд факторів, які могли б вплинути на результати наукових спостережень. Ці факти називають *змінними*. Гіпотези можна об’єктивно перевірити в серії експериментів, у ході яких по чергово виключається по одній зі змінних, що впливають на результати наукових спостережень. Вказану серію експериментів називають *контрольною*. В кожному конкретному випадку перевіряється вплив тільки однієї змінної.

Найвдаліша гіпотеза стає *робочою гіпотезою*, і якщо вона здатна встати при спробах її усунення і вдало передбачає раніше незрозумілі факти і взаємозв’язки, то вона може стати *теорією*.

Загальний напрям наукового дослідження полягає в досягненні вищих рівнів передбачуваності (імовірності). Якщо теорію не здатні змінити жодні факти, а відхилення від неї регулярні і передбачувані, то її можна перевести в ранг *закону*.

В міру збільшення сукупності знань і вдосконалення методів дослідження гіпотези і навіть міцно вкорінені теорії можуть дискуту-

ватися, видозмінюватись і навіть відкидатись. Наукові знання за своєю природою динамічні і народжуються в процесі полеміки, а достовірність наукових методів постійно піддається сумніву.

1.5.2. МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ СИСТЕМ

Методологічною основою екології як науки про екосистеми є *системний підхід*. Система, як відомо, це *впорядковано взаємодіючі і взаємопов'язані компоненти, що утворюють єдине ціле*. (Екологічні системи — складні ієрархічні структури організованої матерії, в яких при об'єднанні компонентів в більші функціональні одиниці виникають нові якості, що відсутні на попередньому рівні. Такі якісно нові, або, як їх ще називають, *емерджентні властивості* екологічного рівня, не можна передбачити, виходячи з властивостей компонентів, що становлять цей рівень. Дійсно, окремі лісові дерева, кущі, трави, гриби, птахи, комахи, звірі мають свої якісні характеристики, але всі разом вони творять нову якість — ліс.

Однак крім емерджентних властивостей кожної системи існують і *сукупні властивості* (наприклад, народжуваність для популяції — сума індивідуальної *плодючості* особин виду).

Виходячи з принципу емерджентності для вивчення цілого не обов'язково знати всі його компоненти. Такий метод вивчення системи (система уявляється “чорним ящиком”) називають *холістичним* (від грецьк. *холос* — цілий). Крім холістичного методу в науці часто застосовують і *редукційний метод*, тобто аналіз частин цілого. Ці два методи не протиставляються, а поєднуються. Ідеальне вивчення будь-якого рівня системи — це вивчення *тричленної ієрархії*: **системи, підсистеми і надсистеми**.

Системний підхід до вивчення екосистеми вимагає вирішення трьох основних завдань: 1) вивчення її складових частин — r, x і взаємодіючих з нею об'єктів оточуючого середовища — S_1, \dots, S_k ; 2) встановлення структури екосистем, тобто сукупності внутрішніх зв'язків і стосунків $\sigma_1, \dots, \sigma_k$, а також зв'язків між екосистемою і оточуючим середовищем; 3) знаходження функції F , яка визначає характер змін компонентів екосистеми і зв'язків між ними під дією зовнішніх об'єктів

$$S_1(t), \dots, S_k(t). \quad (1.1)$$

Для вирішення цих трьох завдань використовують три основні групи методів: 1) польові спостереження; 2) експерименти в полі і лабораторії; 3) моделювання.

1.5.3. ТЕХНІКА ЗБОРУ ІНФОРМАЦІЇ

В екології найбільше поширені польові *біометричні методи й експеримент*.

Польовий метод — один із основних методів, який проводиться в природних умовах. Його широко використовують в агрохімії, фізіології рос-

лин, землеробстві, рослинництві, лісівництві, селекції. При цьому здійснюють фенологічні спостереження, агрофізичні, агрохімічні, мікробіологічні дослідження ґрунтів, ботанічні, фізіологічні та біохімічні дослідження рослин. Усе це дає змогу виявити біоекологічні можливості виду чи сорту рослин, з'ясувати природу відмінності в урожаї та його якості тощо.

Метод безпосередніх спостережень екосистеми або її окремих компонентів в природних умовах передбачає невтручання (або ж мінімально можливе втручання) спостерігача в природні процеси, стосунки чи стани. Цей метод ще називають порівняльним *еколого-географічним*, або ж методом *порівняльної екології*.

Польові дослідження екосистем певних ландшафтів покликані вирішити такі завдання:

1. Виділення основних типів екосистем і їх взаємозв'язків в даному ландшафті.

2. Визначення видового складу організмів, які населяють кожен з екосистем, встановлення відповідних їй клімату, типу ґрунтів, ґрунтоутворюючої породи, характеру гідрологічного режиму.

3. Ідентифікація структури екосистеми на якісному рівні, тобто одержання загальної картини стосунків між видами, встановлення характеру зв'язків організмів з ґрунтом, приземними шарами повітря та іншими неживими компонентами екосистеми, а також у цих останніх один з одним.

4. Одержання кількісних оцінок основних показників складу екосистеми, наприклад, встановлення основних змінних стану мікроклімату (температури, вологості, концентрації вуглекислого газу та ін.), ґрунту (температури, вологості, концентрації можливих елементів рослин і т.ін.), для наземних екосистем і водної маси (температури, солоності, концентрації кисню, іонів водню, біогенних елементів і т.ін.).

5. Кількісна ідентифікація структури екосистеми, тобто кількісний опис функціональних зв'язків між компонентами екосистеми і зовнішніх впливів на систему. Прикладом тут можуть служити залежності: а) інтенсивності фотосинтезу від освітлювальності, температури, вологості, забезпеченості біогенними елементами і т.ін.; б) швидкості поїдання рослин рослиноїдними тваринами від наявності запасу і кількості фітомаси, від щільності і стану популяцій самих рослиноїдних, від метеорологічних умов та інших факторів; в) швидкості випаровування води з ґрунту від метеорологічних умов, властивостей ґрунту, рослинності і т.ін.

6. Комплексний опис спряження динаміки всіх компонентів у сезонному, річному і багаторічних аспектах, який мав би служити основою для глибокого аналізу закономірностей функціонування даної екосистеми.

Ландшафтно-екологічний підхід дає змогу виділити екосистеми ландшафту, місцевості, урочища і, нарешті, фацій або асоціацій. Межі цих утворень і є межами біогеоценозу або екосистеми нижчого базового рівня.

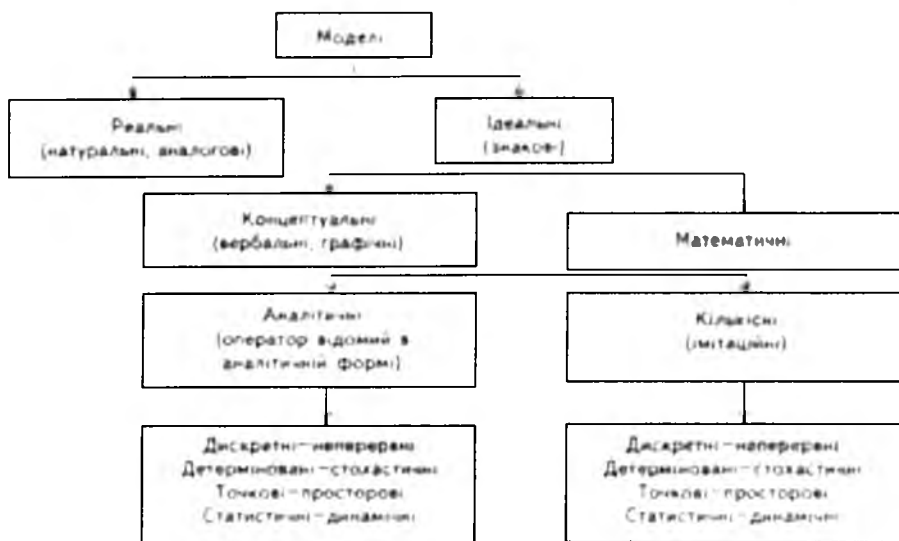


Рис. 1.8. Класифікація моделей.

Вони легко картуються, описуються, досліджуються. Такий підхід дає змогу виділяти як природні, так і штучні біогеоценози, досліджувати їх генезис, прогнозувати сукцесії, здійснювати екологічний моніторинг.

Експериментальна екологія досліджує з використанням методів прямого втручання в будову і життя ценоекосистеми або культурекосистеми, їх фрагментів, синузій, популяцій. Деякі з цих об'єктів досліджуються і в умовах лабораторій *методом моделей*. Різниця між польовим і лабораторним експериментом полягає в тому, що перший є практично неконтрольованим через безмежну кількість природних факторів, які діють на об'єкт, другий є життєво контрольований. Більш-менш повне охоплення факторів можливе лише на складних і дорогих експериментальних установках — фітотронах чи акватронах. У США, як відомо, створений замкнутий комплекс для дослідження екології людини, який займає площу в декілька гектарів.

Поширення з часів Ф.Бекона набув *однофакторний* експеримент, коли вивчається вплив лише одного вибраного фактора. Для вирішення багатфакторних завдань, пов'язаних з одержанням високих урожаїв, в 30-х роках нашого століття Ренольдом Фішером були розроблені основи методу *багатфакторних експериментів*, який полягає в тому, що у кожному варіанті із серії досліджень експериментатор змінює не один, а відразу декілька факторів, значення яких комбінується певним способом, внаслідок чого при наступній математичній обробці виявляється можливим одержати пошукуваний багатфакторний опис досліджуваного процесу чи явища.

Проведені В.Д. Федоровим і його співробітниками багатфакторні дослідження поблизу Карельського узбережжя Білого моря дали змо-

гу вивчити залежність продукування первинної продукції від освітленості, концентрації ряду біогенних елементів і складу фітопланктону у водоймищі. Відомі експериментальні лабораторні дослідження як демекологічного (народжуваність, смертність, тривалість життя, форма кривих росту в популяціях), так і синекологічного (конкуренція, хижацтво, паразитизм) характеру.

Часто екологу “експеримент” пропонує сама природа: стихійні утворення і заселення островів, заростання лавинних ділянок або ж териконів, звалищ чи кар’єрів. Нові екологічні дисципліни (промислова ботаніка, дендроекологія, урбоекологія) предметом своїх експериментальних досліджень мають рослинні організми чи їх угруповання в умовах урбогенних факторів.

Екологічний експеримент, одночасно як і спостереження над екосистемами, є ефективним лише в поєднанні з третім дуже важливим методом екології — *методом моделювання* (рис.1.8).

1.5.4. ТЕХНІКА ОБРОБКИ ІНФОРМАЦІЇ

Техніка обробки зібраної інформації залежить від методики досліджень. Частину інформації можна опрацьовувати безпосередньо на об’єкті досліджень, але основну — в камеральних умовах. Сьогодні широко використовують обробку інформації на ЕОМ.

Зупинимось детальніше на методі моделювання, який полягає в тому, що поряд із системою (оригіналом чи еталоном), яку позначають через $Y^0 = Y^0(V^0, X^0, \Sigma^0, F^0)$, розглядають її модель (рис.1.9), якою виступає якась інша система — $Y = Y(V, X, \Sigma, F)$, що являє собою образ (подобу) оригіналу S^0 у процесі моделюючого відображення (відповідності подобу) f , що прийнято позначати записом:

$$f : (Y^0) \rightarrow Y, \quad (1.2)$$

де дужки означають, що f — частково визначене відображення, тобто не всі риси складу і структури оригіналу відображаються моделлю.

Моделююче відображення f варто представити у вигляді композиції (продукта послідовного виконання) двох відображень — спрощеного g і гомоморфного h :

$$\begin{aligned} g : (Y^0) \rightarrow Y^1; \quad h = Y^1 \rightarrow Y; \\ f = hg : (Y^0) \rightarrow Y, \end{aligned} \quad (1.3)$$

де $Y^1 = Y^1(V^1, X^1, \Sigma^1, F^1)$ — якась підсистема системи Y^0 , тобто $V^1 \subset V^0$, $X^1 \subset X^0$ і $\Sigma^1 \subset \Sigma^0$. Як правило, модель являє собою спрощений образ сигналу, і це спрощення здійснює відображення g , при якому, свідомо усуваючи із системи Y^0 окремі елементи і зв’язки, одержуємо підсистему Y^1 .

З іншого боку, модель має точно відбивати оригінал, хоча можливе і спрощення, або, як прийнято в системному аналізі, агрегування. Саме це й здійснює гомоморфне відображення підсистеми Y^1 на модуль Y . При цьому можливе подальше спрощення, тобто кількість елементів і зв’язків в моделі Y може стати меншою, ніж в Y^1 , а в Y^0 — більшою. Однак у

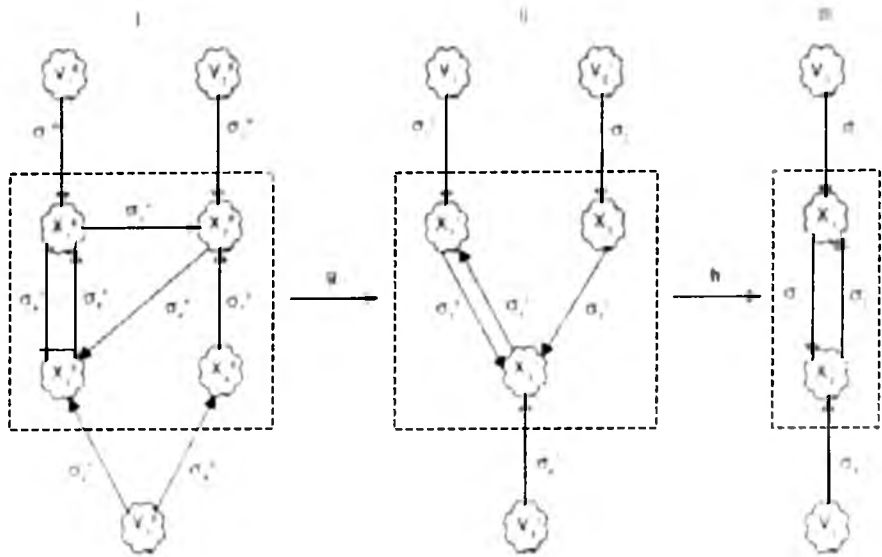


Рис. 1.9. Перехід від системи-оригіналу $\mathcal{S}^0 (V^0, X^0, \Sigma^0, \mathcal{F}^0)$ до моделі $\mathcal{S} (V, X, \Sigma, \mathcal{F})$.

Спочатку огрублююче відображення $g: (\mathcal{S}^0) \rightarrow (\mathcal{S}^1)$ виділяє в системі \mathcal{S}^0 її підсистему \mathcal{S}^1 з меншою кількістю елементів і зв'язків між ними, а потім відображення $h: \mathcal{S}^1 \rightarrow \mathcal{S}$ гоморфно переводить підсистему \mathcal{S}^1 в модель \mathcal{S} .

$$I - \mathcal{S}^0 (V^0, X^0, \Sigma^0, \mathcal{F}^0) \quad II - \mathcal{S}^1 (V^1, X^1, \Sigma^1, \mathcal{F}^1) \quad III - \mathcal{S} (V, X, \Sigma, \mathcal{F}).$$

цьому випадку не відбувається викривлення структури, тобто якщо деякі елементи системи U^1 були пов'язані деякими стосунками, то їх образи в моделі U мають бути аналогічними.

Стратегія моделювання полягає в намаганні шляхом спрощення одержати модель, властивості і поведінку якої можна було б ефективніше вивчати, але яка одночасно залишалась би достатньо подібною до оригіналу, щоб результати цього дослідження все ж були використані і для оригіналу. Зворотний перехід від моделі U до оригіналу U^0 називають *інтерпретацією* моделі.

Залежно від особливостей системи-оригіналу і завдань дослідники використовують різноманітні моделі, які можна класифікувати за наступними ознаками, як показано на рис.1.9.

За типом реалізації розрізняють *реальні* і *знакові* моделі. Якщо перший тип моделей пов'язаний з використанням натурних даних, то другий являє собою умовний опис системи-оригіналу за допомогою певного алфавіту символів і операцій над символами. Найбільше значення для екології мають два різновиди знакових моделей: *концептуальна* та *математична*.

1.5.5. ЗАГАЛЬНА СХЕМА ВИВЧЕННЯ ЕКОСИСТЕМ

Виходячи із завдань системного підходу до вивчення екосистем, процес власне дослідження можна поділити на ряд більш детальних етапів, які послідовно змінюють один одного в часі або ж здійснюються паралельно, як показано на рис. 1.10. Ці етапи мають такі назви: 1) постановка завдання, 2) концептуалізація, 3) специфікація, 4) спостереження, 5) ідентифікація, 6) експеримент, 7) реалізація моделі, 8) перевірка моделі, 9) дослідження (аналіз) моделі, 10) оптимізація, 11) заключний синтез.

1. *Постановка завдання.* Враховуючи багатокомпонентний склад екосистеми і її багатогранні взаємозв'язки, для вирішення окремих проблем, наприклад в галузі охорони природи, виділяють у ній (екосистемі) якусь

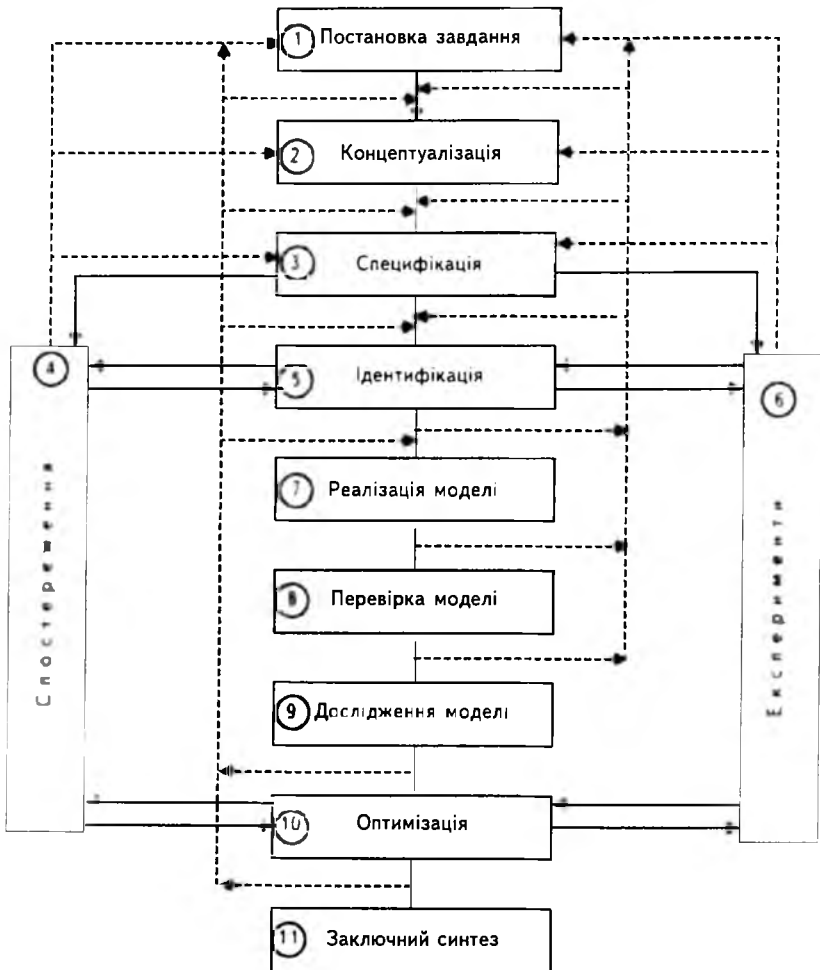


Рис. 1.10. Процес системного дослідження

визначену кількість властивостей і процесів, котрі є найсуттєвішими для вирішення завдання (наприклад, стан популяцій рідкісних рослин).

2. *Концептуалізація.* В рамках поставленого завдання узагальнюють відомі дані й уявлення про досліджуваний об'єкт у вигляді повної і логічно несуперечливої концептуальної моделі. Передусім у ній визначається місце досліджуваної екосистеми в ландшафті як системі вищого рівня ієрархії, встановлюються її зовнішні “входи” і “виходи”, тобто її зв'язки зі суміжними екосистемами — з атмосферою, геологічними шарами і водними масами, а також з діяльністю людини (рис.1.11). Далі в моделі розкриваються склад, структура і деякі риси функціонування екосистеми (рис.1.12, 1.13).

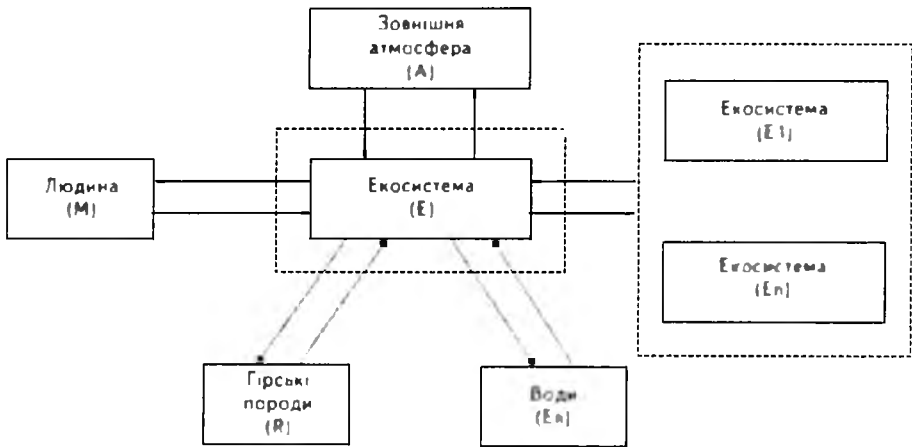


Рис. 1.11. Концептуалізація зовнішніх зв'язків

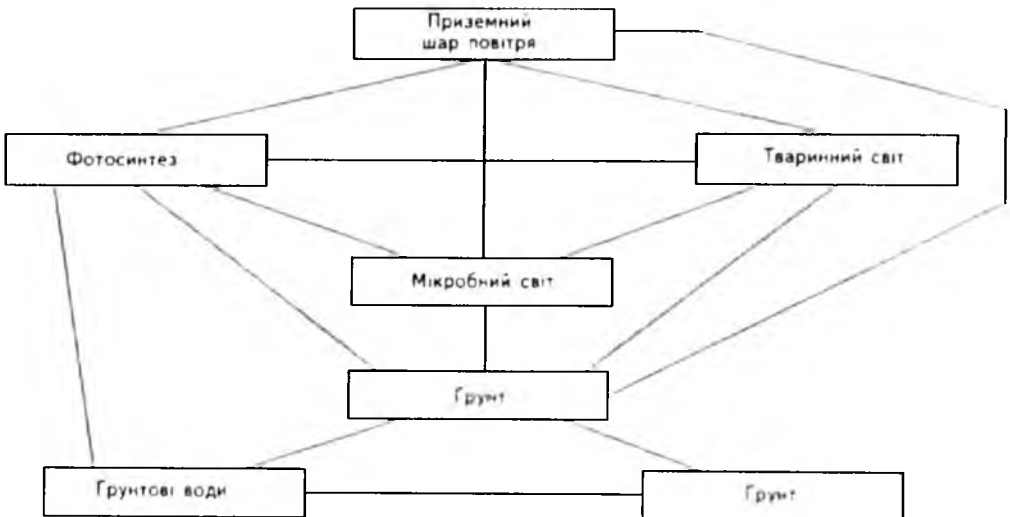


Рис. 1.12. Прищипова схема складу і внутрішньої структури типової (повноцільової) наземної екосистеми.

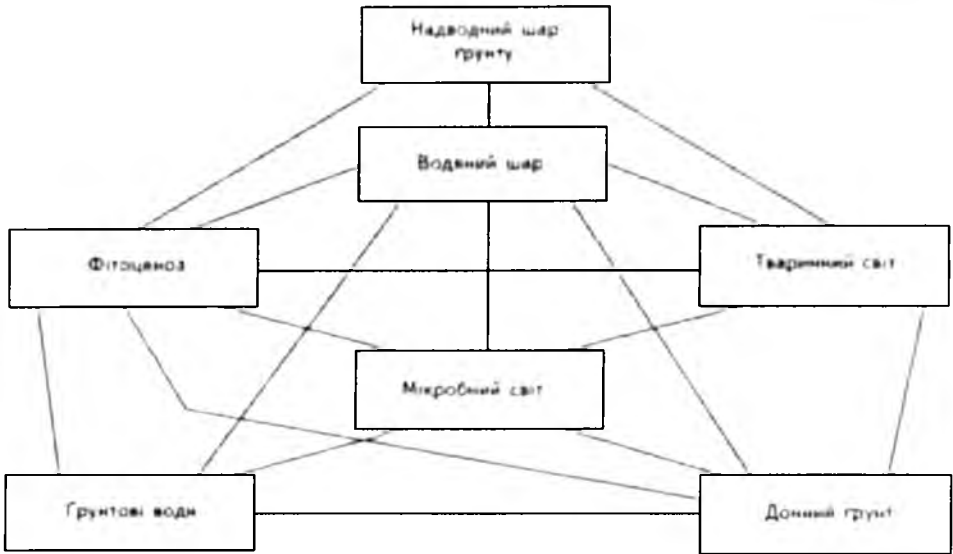


Рис. 1.13. Принципова схема складу і внутрішньої структури типової водної екосистеми.

3. *Специфікація.* На цьому етапі визначаються склади множин вхідних змінних $V = \{v_1, \dots, v_k\}$ і змінних станів $x = \{x_1, \dots, x_n\}$ майбутньої математичної моделі $Y = Y(V, X, \Sigma, F)$ і за можливістю строгіше і однозначніше задають моделююче відображення f системи-оригіналу $Y^0 = Y^0(V^0, X^0, \Sigma^0, F^0)$ на модель $Y = Y(V, X, \Sigma, F)$. Під час специфікації зазначаються одиниці виміру змінних.

4. *Спостереження.* Відповідно до концептуальної моделі й специфікації планують і здійснюють польові спостереження за динамікою властивостей екосистеми — біотичного й абіотичного середовища. Результати цих спостережень можна використовувати для корегування моделі.

5. *Ідентифікація.* На цьому етапі встановлюють (ідентифікують) математичні співвідношення $\sigma_s(v_1, \dots, v_k, x_1, \dots, x_n)$ ($s = 1, \dots, n$) між специфікованими вище змінними x_i ($i = 1, \dots, n$) і v_j ($j = 1, \dots, k$), які утворюють структуру моделі $\Sigma = (\sigma_1, \dots, \sigma_n)$. Вона повинна з певною точністю відбити дійсні кількісні співвідношення між цими змінними властивостями біоценозу і зовнішнього середовища.

6. *Експеримент.* Ідентифікація моделей, як правило, необхідна для уточнення тих чи інших параметрів або ж для перевірки гіпотези проведення польових чи лабораторних експериментів. Водночас із спостереженням за екосистемою проводяться експериментальні та інші дослідження, які доповнюють чи корегують їхні результати.

7. *Реалізація моделі.* Після ідентифікації моделей будують її оператор $F = \{F_1, \dots, F_n\}$:

$$x_i(t) = F_i(v_1, \dots, v_k, x_1^0, \dots, x_n^0, t), \quad (1.4)$$

що дає змогу розрахувати за допомогою моделі динаміку змінних стану $x(t)$ на досліджуваному проміжку часу $t_0 < t \leq t_n$, яка відповідає даним входу $v(t)$, $j = 1, \dots, k$ і початкового стану $x_i(t_0) = x_i^0$, $i = 1, \dots, n$.

Як правило, реалізація оператора F будується у вигляді програми для ЕОМ, для чого необхідні спільні зусилля екологів, програмістів, математиків-системників.

8. *Перевірка моделі.* На цьому етапі дослідження встановлюють, наскільки модель здатна відтворити риси системи-оригіналу, які цікавлять дослідника. Передусім завдання полягає в порівнянні розрахункових кривих динаміки змінних станів моделі $x_i(t)$, $i = 1, \dots, n$ на досліджуваному проміжку часу $t_0 < t \leq t_n$ з даними спостереження за системою в цей період, представленими безперервними кривими $x^0(t_i)$, $i = 1, \dots, n$, або, що трапляється значно частіше, дискретними спостереженнями $x^0(t)$, $i = 1, \dots, n$, $j = 0, 1, \dots, N$ в послідовні моменти часу $t_0 \leq t_j \leq t_n$. При збігові розрахункових і емпіричних значень у відповідні моменти часу вважається, що результати моделі не заперечують спостережень, а отже, немає потреби її переглядати.

9. *Дослідження моделі.* Включає як характеристику загальних рис проведення траєкторії $x(t)$, $i = 1, \dots, n$, $t_0 \leq t \leq t_n$ в просторі станів моделі (таких, як існування і єдиність, обмеженість, періодичність, стійкість і т.п.), так і конкретніше вивчення залежності рішення від початкового стану (x_1^0, \dots, x_n^0) і структури моделі (тобто від виду використовуваного при побудові оператора $F = (F_1, \dots, F_n)$ залежностей між змінними моделей, зокрема від значень параметрів, які входять у ці залежності, і, нарешті, від входів $v_1(t), \dots, v_k(t)$, $t_0 \leq t \leq t_n$.

10. *Оптимізація.* На даному етапі вивчення моделі методологічною основою виступає теорія оптимального управління. Наприклад, оптимізація екосистем певного ландшафту полягає в проведенні системи заходів, спрямованих на збільшення продуктивності, флористичного та фауністичного багатства, естетичності. Такі завдання, зокрема, ставляться при перетворенні природного лісу в лісопарк.

11. *Заключний синтез.* Завершуючи проведену роботу, оцінюють одержані кінцеві результати, передусім побудовану імітаційну модель і намічають перспективи наступних досліджень. Традиційно матеріали досліджень описують у заключному збірнику чи монографії.

1.6. ПРОБЛЕМАТИКА ЕКОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

Аутекологічні дослідження. Здійснюють з метою встановлення закономірностей існування організмів у даному середовищі шляхом аналізу обмежуючих факторів (наприклад, температури повітря чи ґрунту, наявності хімічних елементів). Особливе місце відводять дослідженням тих з них, які призводять до летального наслідку — смерті організму.

Предметом цих досліджень можуть бути тривалість життя або ж народжуваність, яка визначається за кількістю насіння або відкладених яєць.

Продукційні дослідження. Здійснюють як з особинами, популяціями, так і з біоценозами. Мета цих досліджень — це розкриття, окрім аналізу енергетичних бюджетів, закономірностей, пов'язаних з енергетичним господарством екологічних систем. Це завдання реалізується шляхом порівняння продуктивності різних екосистемних біоценозів.

Популяційні дослідження. Ці дослідження здійснюються як у польових умовах, так і в лабораторіях. У лабораторних дослідженнях експериментальним матеріалом служать синантропні види (наприклад, кролі або шкідники — миші, щурі), для яких легко створити в експерименті умови, близькі до природних. Деколи використовують водні організми, мохи, лишайники, мікроорганізми.

У польових умовах досліджують передусім популяції важливих господарських видів: мисливських, шкідників полів і лісів. Метою цих досліджень є пізнання закономірностей заселення середовища популяціями, вивчення структури популяцій, а також перебіг змін чисельності особин. Остання проблема належить до найважливіших.

Біотичні дослідження. Обіймають екологічні зв'язки, які спостерігаються в простих дво- або декількавидових системах. Як правило, ці дослідження спираються на аналіз чисельності видів, які взаємодіють в одному середовищі. Прикладом таких досліджень є аналіз системи хижак—жертва, паразит—господар, фітофаг—рослина, а також дослідження конкурентних стосунків. Такі дослідження виділяють ряд закономірностей динаміки чисельності, пов'язаних зі співжиттям видів у природі, покладені в основу загальносвітової проблеми *збереження видового різноманіття*.

Біоценотичні дослідження. Проводяться найчастіше в натуральних умовах, інколи — в лабораторних. Предметом їх є вивчення закономірності структури систем, таких, як ярусність, мозаїчність і т.п. Функціонування біоценозу досліджується шляхом вивчення енергетичного балансу, обігу речовини і енергії, а також сукцесій. Такі дослідження можна виконувати великими науковими колективами.

Дослідження екології місцезростань. Спираються на знання вимог окремих видів, з'ясованих у процесі аутоекологічних досліджень. На підставі аналізу розповсюдження видів можна дати характеристику власне умов місцезростання (біоіндикація). Іншими дослідженнями встановлюють, як впливають рослинні угруповання на якість середовища. Ці дослідження виконують з використанням методик, взятих із ландшафтознавства, ґрунтознавства, кліматології, тобто із наук, які межують із екологією.

Біосферні дослідження. Біосферними дослідженнями займається наука, яку називають біосферологією, або глобальною екологією. Головне її завдання — розробка прогнозу можливих змін біосфери під впливом діяльності людини при різних варіантах розвитку. Ця наука досліджує енергетичні процеси в біосфері, великі кругообіги речовин тощо. До методів дослідження належать найсучасніші методи аерокосмічного зондування Землі.

Розділ 2

ІСТОРІЯ ЕКОЛОГІЇ

2.1. ВИНИКНЕННЯ ЕКОЛОГІЇ

Перші ботаніко-географічні повідомлення екологічного характеру пов'язані з такими осередками давньої культури, як Китай, Єгипет, Індія. Витоки сучасної екології знаходимо в стародавній Елладі. Вже в працях Геракліта (530–470 рр. до н.е.), Гіппократа (460–356 рр. до н.е.), Арістотеля (384–322 рр. до н.е.), Теофраста Ерезійського (372–287 рр. до н.е.), Плінія Старшого (23–79 рр.) та інших філософів містилися повідомлення екологічного характеру. Наприклад, Арістотель описав понад 500 відомих йому видів тварин, розповів про їх поведінку: міграції та зимову сплячку, будівничу діяльність, паразитизм зозулі, способи самозахисту у каракатиці тощо.

Учень Арістотеля Теофраст Ерезійський — “батько ботаніки”, як його часто називають, описував особливості росту рослин у різних умовах середовища, залежність їх форм і особливостей росту від ґрунту та клімату. В його роботах намічається поділ рослин за їх життєвими формами: дерева, чагарники (напівчагарники), трави. Цікаві повідомлення Плінія Молодшого про вплив горіха волоського на рослини, які розвиваються під його кронами.

У добу Відродження тривало нагромадження даних про рослинний і тваринний світ. Перші систематики Д.Цезалпін (1519–1603), Д.Рей (1627–1705), Ж.Турнефор (1656–1708) у своїх працях подають відомості екологічного характеру, зокрема, описують залежність поширення рослин від умов їх зростання.

Другий етап розвитку екологічної науки пов'язаний із великомасштабними ботаніко-географічними дослідженнями в природі. Початковий вклад у розвиток цього напрямку досліджень залишили систематик рослин і тварин видатний шведський природознавець К.Лінней (1707–1778), російські вчені М.Лепьохін (1740–1802), К.Ф. Рулье (1814–1858), М.О. Северцов (1827–1885), А.М. Бекетов (1825–1902), німецький біогеограф О.Гумбольдт (1769–1859), швейцарські ботаніки батько і син Декандолі (1778–1841; 1806–1893), англійський вчений-еволюціоніст Ч.Дарвін (1809–1882).

Третій етап системних екологічних досліджень охоплює кінець ХІХ-першу половину ХХ ст. і пов'язаний з іменами російських вчених В.В. Докучаєва (1846–1903), Г.Ф. Морозова (1867–1920), В.М. Сукачова (1880–1967), українських — Г.М. Висоцького (1865–1940), П.С. Погреб-

няка (1900–1970), багатьох дослідників Європи й Америки. Помітне місце в розвитку системних екологічних досліджень посідають праці німецьких вчених Е.Геккеля, Р.Гессе, В.Кюнельта, американських В.Шелфорда, Р.Чепмена, Г.Кларка, англійських — Ч.Елтона, А.Тенслі, швейцарця К.Шретера, іспанця Е.Макфельдєна та ін. Розвиток екосистемного аналізу сприяв виникненню вчення про біосферу та ноосферу В.І. Вернадського.

Справжнім двигуном розвитку екології є її зв'язок з практикою. Наприклад, питання, скільки можна виловити риби зі ставка, щоб дана популяція постійно давала високу продукцію, є не стільки господарським, скільки екологічним.

2.2. ІСТОРІЯ ПРИРОДИ РОСЛИН І ТВАРИН

Перші огляди екологічного характеру відомі з праць давніх натуралістів, які займалися вивченням життя рослин і тварин. Уже в староіндійській книзі “Магавчарата” знаходимо опис 50 видів тварин. В іншій книзі “Вгагавата Парана” розкривається роль щурів у переносі тифу. Подібну інформацію з життя тварин знаходимо у тибетських і китайських стародруках.

Запропоновані Арістотелем класифікації тварин, а Теофрастом — рослин — і сьогодні вражають своєю стрункою побудовою.

Теофраст, зокрема, виділяє такі екологічні групи рослин:

- 1) морські водні;
- 2) морські прибережні;
- 3) глибоких прісних вод;
- 4) прибережних мілководь озер;
- 5) вологих берегів потоків;
- 6) боліт.

Теофраст вивчав також вплив середовища на поширення і вибірку здатність дерев. Арістотелеву класифікацію тварин застосував Пліній Старший, розподіливши усіх тварин на такі види: водні, земні та літаючі. Кожна із названих груп поділялася на дрібніші підрозділи з використанням екологічних характеристик.

Із натуралістичних досліджень Середньовіччя варто виділити дослідження німецького філософа Альберта Великого (1193–1280) щодо впливу умов місцезростання дерев на якість деревини. Права громадянства здобувають натуралістичні спостереження з життя тварин. Швейцарський природознавець Конрад Геснер спостерігав життя тварин і видав п'ятитомну “Енциклопедію тварин”. Відомості про поведінку та спосіб життя тварин, якими супроводився опис їх будови, у той час називали “історією” життя тварин.

Валеріус Кордус (1515–1544) був першим з ботаніків, який спробував пов'язати поширюваність чи розселення рослин із мінеральним скла-

дом ґрунту. Початок опису флори зроблено у праці польського ботаніка і мандрівника М. Бойма (1614–1659) “Флора Китаю”, яка з’явилася в 1656 р.

Багато натуралістичних подорожей було організовано у ХХVII ст. в Росії. Особливо варто нагадати подорожі П.С. Палласа (1741–1811), який приділив чимало уваги вивченню таврійських степів і Криму. П.С. Паллас друкує свою знамениту “Зоогеографію”, в якій подає детальний опис способу життя 151 виду ссавців та 425 видів птахів, а також таких біологічних явищ, як міграція, сплячки, взаємозв’язок споріднених видів.

У цей період особливо багато уваги приділялось біогеографічним дослідженням рослинного та тваринного світу (праці О. Гумбольдта (1807), А. Декандоля (1855), К.Ф. Рулье (1814–1858)). Ці роботи здійснюються і сьогодні, особливо коли йдеться про охорону видів чи пошук генетико-селекційного матеріалу.

Успіхам селекціонерів, які займаються зерновими культурами, наше сільське господарство значною мірою завдячує М.І.Вавілову. Його експедиції дали можливість зібрати різновиди пшениць з усіх континентів світу. Експедиція на Буковину в 1940 р. закінчилася для вченого трагічно.

2.3. ВПЛИВ УМОВ СЕРЕДОВИЩА НА ОРГАНІЗМИ

Найбільш значущим в історії досліджень природи був напрям, який американські вчені назвали *середовищною фізіологією*. На відміну від звичайної фізіології, яка займається дослідженням функціонування організму, середовищна фізіологія вивчає реакції організму як цілого на вплив середовища.

Батьком досліджень у галузі середовищної фізіології був французький вчений Р. Реомюр (1683–1757), який стверджував, що сума денних температур повітря, виміряних у тіні, є сталою для окремих фенологічних періодів (біологічних сезонів). Реомюр порівнює вплив сумарних температур різних регіонів на швидкість дозрівання зернових. Експериментально він довів різницю умов дозрівання зернових культур у Німеччині, Франції, а також в холодніших зонах. Вчений, користуючись результатами багаторічних біокліматичних досліджень, формулює концепцію *суми ефективних температур*. Сучасник Реомюра Адансон бере до уваги лише суму додатних температур. Вчені доходять висновку, що кожний організм потребує для свого розвитку окреслену кількість тепла. До речі, Реомюр відомий ще як творець однієї з термометричних шкал.

Кетеле (1846) вводить поняття *температурного порога*, тобто умову пробудження організму із зимового спокою і переходу до активного життя. Він стверджує, що такою є температура, вища від температури замерзання води. Декандоль (1865) запропонував час проходження да-

ної фази розвитку множити на суму температур вище температури проростання. Таким чином, уже перші дослідження привели до уявлення про суму ефективних температур і формулювання *температурного нуля*.

Слід зазначити роботи англійського вченого-хіміка Р.Бойля (1621–1691), який експериментальним шляхом довів, що більш витривалими щодо пониження атмосферного тиску є водні птахи (качки), а менш — суходільні (кури). Особливо чутливі до пониження тиску холонокровні тварини.

Створення в середині XIX ст. першого піранометра дало змогу поряд із виміром температури вимірювати величину сонячного випромінювання. В кінці XIX ст. для досліджень випаровування починають використовувати евапориметр Піх'є.

Дещо пізніше доведено, що на хід вегетації значною мірою впливають азотні сполуки. Вільного азоту в атмосферному повітрі достатньо, на 1 м² ґрунту припадає близько 8 т, однак він може бути доступним рослинам тільки завдяки бактеріям, які живуть в бульбочках коріння бобових рослин.

Внаслідок дослідження впливів вмісту елементів у ґрунті на розвиток рослин у 1840 р. німецький агрохімік Юстус Лібіх сформулював *закон мінімуму*, який як фундаментальний екологічний закон чи принцип існує до сьогоднішнього дня.

Дослідження впливу факторів середовища на рослини в XVIII–XIX ст. наближались до фізіологічних, водночас вивчення тварин привело до появи нового, відмінного від фізіології, напряму — *аутекології*. Це дослідження стосовно впливу кисню і вуглекислого газу на рух протоплазми амеб (Кюне, 1864) або впливу отрути на людину чи тварин (Ерліх, 1891).

Наприкінці XIX ст. встановлено вплив вмісту води в організмі на його існування, а також відкрито явище анабіозу (Преєр, 1889). Грубер (1889) дослідив вплив засолення на водні організми. Так починає свій розвиток *екофізіологія*.

Від середини до кінця XIX ст. досліджується вплив світла на рослини і тваринні організми, зокрема, довжини світлових хвиль на інтенсивність фотосинтезу (Сакс, 1864; Пфєффер, 1871). В працях “Спектральний аналіз” (1871), “Про засвоєння світла рослинністю” (1875) видатний російський ботанік-фізіолог К.А.Тимірязєв показав, що фотосинтез відбувається строго відповідно до закону збереження енергії. Дослідження вченим енергетичних закономірностей фотосинтезу мали важливе значення в обґрунтуванні вчення про єдність і зв'язок живої та неживої матерії у процесі кругообігу речовини й енергії в природі.

У 1877 р. Даунс і Блант з'ясували, що ультрафіолетове випромінювання може згубно впливати на організми. Наприкінці XIX ст. встановлено вплив довжини дня на яйценосність кур, на життя і міграції птахів.

Наприкінці 70-х років XIX ст. здійснюються дослідження впливу

летальних температур на нижчі й вищі організми. Встановлено одночасний вплив вологості на температуру повітря.

Завдяки багаторічним експериментальним дослідженням Даллінджера (1887) вдалося описати явище *термічної адаптації*, її межі для окремих видів організмів коливаються від 23°C до 70°C. У 1877 р. Мобіус дав визначення явища *стено-* і *еврітермізму*.

У 80-х роках минулого століття Семпер досліджує механізм і роль охоронного забарвлення тварин. Дещо раніше Мільне-Едвардс (1857) описував механізм дихання тварин. Тоді ж були відкриті явища *симбіозу*, *паразитизму* і *мутуалізму*. Вивчення цих явищ дало змогу пізнати біологічні залежності між організмами.

Дослідження фізіологічних реакцій розвивали аутоекологію як окремий підрозділ екології. Подальші дослідження свідчать, що “закон мінімуму” недостатньо розкриває засади, на які спирається взаємодія організму і середовища. Такі засади пояснює “закон толерантності”, сформульований Шелфордом (1913). Наступні дослідження прискорили вивчення впливу комплексу факторів середовища на життєдіяльність організмів.

Розробці фізіологічних основ екології рослин сприяли праці російського вченого М.О. Максимова (1923). Помітний слід у цій галузі залишив український вчений М.Г.Холодний — ботанік і фізіолог рослин.

2.4. ПОШИРЕННЯ ОРГАНІЗМІВ

Поширенням організмів на земній кулі займається наука *біогеографія*. Біогеографічні дослідження почалися в основному в XVIII ст. і були спрямовані на вивчення рослинного і тваринного світу неєвропейських країн. Для становлення загальної екології важливе значення мали ті напрями, які розвивали екологічні концепції.

Розробку концепції ботанічної географії звичайно пов'язують з іменем німецького мандрівника і природознавця Олександра Гумбольдта (1769-1859). Коло його досліджень надзвичайно широке. Наприклад, він відомий як основоположник кліматології та вчення про фізіологічні типи рослин. В його всевітньо відомій книзі “Ідеї до географії рослин” (1807) вперше показано залежність розподілу рослин за континентами від умов клімату, а також розкрита широтна (зональна) і висотна (поясна) диференціації рослинного покриву. Вчений вперше звернув увагу на особливості формування рослинних угруповань і назвав їх *асоціаціями*.

Слід зазначити, що науковим узагальненням О.Гумбольдта передували роботи його талановитих попередників. Одним з них був його вчитель К.Вільденов (1765–1812), який вперше висловив думку про те, що причини і закономірності сучасного поширення рослин можна встановити, вивчаючи їх поширення в минулі географічні епохи. Ця ідея по-

кладена в основу сучасної історичної географії рослин. Другим його знаменитим попередником був російський академік Іван Лепьохін (1740-1802) — мандрівник і природознавець (чотири томна праця “Щоденні записки подорожі...”). Зокрема, вчений вказував на залежність поширення рослин від клімату і на подібність гірських рослин і рослин північних широт.

Серед видатних основоположників біогеографії згадувалися вже імена Огюстена Декандоля і його сина Альфонса. Швейцарець О. Декандоль був почесним членом Петербурзької Академії наук, його перу належить сімнадцятитомна праця “Вступ в природну систему царства рослин”, завершена сином. Альфонс Декандоль (до речі, член-кореспондент тієї ж Петербурзької Академії наук), вважається піонером історичної географії рослин і вчення про походження культурних рослин. В його монументальній двотомній праці “Географії рослин” (1855) вперше узагальнено накопичені ідеї та фактичні матеріали про поширення і розподіл рослин, на підставі чого були сформульовані закони географічного поширення сучасної рослинності. Недолік його капітальної праці — це відсутність елементу історизму, еволюційного підходу.

Еволюційні основи поширення рослин обґрунтував Ч. Дарвін у своїй праці “Походження видів”, яка видана через чотири роки після “Географії рослин” — у 1859 р. Однак А. Декандолю пощастило уникнути згаданих недоліків у своїй пізнішій праці — “Походження культурних рослин” (1882).

Ч. Дарвін спеціально не розробляв проблем біогеографії. Однак спостереження й узагальнення, які мали важливе методологічне значення, покладені в основу розвитку теорії та практики біогеографії як науки. Вченому належить ідея про можливість заселення нових територій рослинами за допомогою вітру, а також перелітних птахів, морських течій тощо. Одночасно Ч. Дарвін намагається класифікувати перепони на шляху географічного поширення видів — так звані непрохідні кордони: гірські хребти, морські протоки, пустелі.

Не втратили актуальності до сьогодні праці Петра Палласа — академіка Петербурзької Академії наук, мандрівника, природознавця. Німець за походженням, він усе життя присвятив історико-географічним дослідженням флори і фауни Росії й України (праці “Флора Росії”, “Зоогеографія” та ін.).

Виникнення екології як наукової дисципліни варто пов’язати з появою книги датського еколога і географа рослин Вармінга (1895) “Рослинні угруповання, нарис екологічної географії рослин”. У цій праці показаний вплив факторів середовища на склад, структуру і функціонування рослинних угруповань. На початку ХХ ст. в Росії ці ідеї розвивав В.М. Сукачов, називаючи новий науковий напрям *фітосоціологією*.

Екологічний підхід до вивчення географії тварин спостерігаємо в працях американського дослідника Маріама (1890–1899). Досліджуючи поширення і розмноження тварин у Скелястих горах Північної Америки, він дійшов висновку, що цей процес залежить від суми ефективних

температур, необхідних тваринам для їх розмноження та розвитку. Він також виділив сім зон розмноження тварин: від арктичних до тропічних районів Америки.

Підсумком тривалих наукових досліджень з географії рослин і тварин стали праці двох німецьких вчених Ф. Даля (1921–1923) і Р. Гессега (1924), в яких вони розробили *теорію толерантності і екологічної валентності*. Ця концепція стала базою сучасного розуміння зв'язку організмів і середовища. Вона покладена в основу лісової типології, підвалини якої були закладені Г.Ф. Морозовим.

2.5. ДОСЛІДЖЕННЯ ПОПУЛЯЦІЙ

Дослідження популяцій розпочалося у XVIII ст. з опису демографічних явищ у людських популяціях. До найважливіших з них належать роздуми англійського економіста Томаса Мальтуса (1766–1834) над розвитком людської популяції, який, на його думку, можуть регулювати лише епідемії, війни, стихійні лиха та непосильна праця. В 1838 р. Верхюльст своєю логістичною кривою розвитку популяції заперечує концепцію Мальтуса. Водночас ідея зв'язку перенаселення популяції і її вимирання з'являється в багатьох працях науковців того часу. Особливе місце посідають праці Ч. Дарвіна, в яких він розкриває концепцію впливу перенаселення в популяціях на боротьбу за існування, яка покладена в основу його еволюційної теорії.

Однак дані демографів і еволюційні теорії не мали суттєвого впливу на розвиток екологічних досліджень з популяціями. У XIX ст. екологія ще перебуває на етапі формування основних понять. Дослідження головним чином торкаються екологічних реакцій особини виду. Матеріали для початкових популяційних досліджень нагромаджуються в рільників і мисливців і в основному охоплюють явища *флуктуацій* (від лат. *флуктуаціо* — коливання) чисельності особин.

Відзначимо, що перші записи зміни чисельності звірів датуються ще XIII ст. і стосуються масової появи полівки (*Microtus arvalis*) в Ельзасі. У другій половині XVIII ст. вводиться практика реєстрації чисельності шкірок звірів, які закупаються факторіями, в Африці і Малій Азії реєструють також появу сарани.

Перші спроби пояснити причини коливання чисельності звірів зроблені в працях Лепьохіна, який досліджував залежність чисельності білок від урожайності хвойних дерев. Спенсер (1863) описує явище флуктуації чисельності як вираз загальної ритміки, характерний як для світу тварин, так і для світу рослин.

В 1883 р. з'являється *солярна теорія Свінтонна*, яка пояснювала масові інвазії сарани періодичною появою плям на Сонці. Туркін (1898) висловлює думку, що зміни чисельності являють собою закономірність динаміки заселення.

На початку XX ст. з'являються наукові праці, присвячені динаміці

чисельності звірів півночі (Сетон, 1911), а також флуктуаціям у відлові риб (Гйорт, 1914). У цей же період починається вивчення лісових популяцій (Ешеріх, 1914).

Для екології 1920 р. можна вважати переламним: популяційна проблематика стає її складовим елементом. Ця дата пов'язана з відкриттям Перлом і Рідом (1920) *логістичної кривої*, побудованої на численних експериментальних дослідженнях як власних, так і проведених на той час іншими дослідниками.

У 20-х роках ХХ ст. екологи опрацьовують статистичні зміни чисельності мисливської фауни на підставі російських, канадських і американських реєстрів. Флуктуації чисельності, як свідчать результати обробки двохсотлітніх статистичних даних, проявлялися регулярно. І знову виникає солярна теорія, яку англійський учений Ч.Елтон (1924) намагається поширити на інші організми. Однак цю теорію заперечує Мак-Луліх (1937), який пояснює флуктуації біоценотичними змінами. Елтон відмовляється від своєї теорії, натомість фіни Сіівонен і Коскіміес (1955) розробляють місячну теорію флуктуацій чисельності.

Опубліковані Ч.Елтоном дані про флуктуації чисельності популяцій зацікавили двох математиків — Лотка (1925) і Вольтерра (1931). Опрацьовані ними математичні моделі популяцій розкривають періодичність змін чисельності, які є наслідком співжиття двох видів у тому самому середовищі. Експериментальне підтвердження цієї теорії було зроблено у 1935 р. вже в Москві Г.Гаузе, який довів вплив на флуктуації хижаків.

Здавалось, що біотична теорія флуктуації чисельності, підтверджена експериментальними даними та математичними розрахунками і підсилена широкими польовими дослідженнями, є остаточно обґрунтованою. Однак у 1949 р. Пальмгрен висуває припущення про випадковість коливань чисельності популяцій. В 1954 р. Коле представляє статистичне підтвердження випадкової циклічності, що призводить до нових дискусій щодо змін чисельності популяцій.

Популяційні дослідження охоплюють одночасно явища, що відбуваються в популяції. Два демографічні явища — народжуваність і смертність — найбільше привертають увагу дослідників. Хапман (1931) пропонує концепцію біоценотичного потенціалу, яку згодом розвивають інші дослідники. С.А. Северцов у 1941 р. надає показникові плодючості математичний вираз і робить його основою своєї *теорії динаміки чисельності популяції*.

Водночас посилюється інтерес до досліджень структури популяцій і її впливу на народжуваність, смертність та існування особин або ж цілих угруповань тварин. Говард (1920) з'ясовує роль територіалізму в екології птахів.

Після другої світової війни швидкого розвитку набуває екофізіологія, видатними представниками якої є американець С.Броді (1945), радянські вчені Калабухов (1950) і Слонім (1961). Вони висувають припущення щодо фізіологічних адаптацій, які покладені в основу внутрі-популяційних структур.

Розвиток популяційних досліджень приводить до виявлення нових явищ у цій сфері. Узагальнення нових даних розвиває загальну теорію популяційних явищ, де ущільнення популяцій розглядається як механізм, який керує перебігом змін чисельності особин. Однак ця ідея була відхилена австралійцями Андервартом і Бірчом (1954), які тлумачили явища, що відбуваються всередині популяції, як залежності між особинами популяції і середовищем. Спробу об'єднання обох теорій намагається зробити Мілне (1962). Дослідження популяцій гризунів народжує *концепцію регуляції*, основою якої є внутріпопуляційна структура (Хітті, 1957; Петрусевич, 1963).

Різноманітність теоретичних концепцій у сфері теорії регуляції чисельності відповідає складності явищ і неповній оцінці ролі, яку відіграють загальні залежності в системі екологічних зв'язків, що створюють основу регуляційних процесів у популяції.

Витоки *популяційної екології* знаходимо в працях Ч. Елтона (1924), який встановив таку закономірність: популяція, яка об'єднала організми, виявляє особливі екологічні пристосування і регуляції. Тому основними проблемами популяційної екології і стали внутрішньовидова організація популяції та динаміки її чисельності.

2.6. ДОСЛІДЖЕННЯ БІОЦЕНОЗІВ

Вперше ідею біологічної системи вищого рівня сформулював у 1877 р. німецький зоолог К.Мебіус, який вивчав колонії молюсків. Для таких систем він запропонував назву *біоценоз*. Це поняття тлумачилось як угруповання організмів з певним видовим складом і стосунками між ними та середовищем, що їх оточувало.

Дослідження водних угруповань, зокрема морських, випередили дослідження угруповань суші. Однак ці дослідження не набули значного поширення. Зокрема, було з'ясовано зональність водних рослин і дано визначення окремим екологічним групам, таким, як планктон (Генсен, 1887), бентос і нектон (Геккель, 1890). Екологічне бачення лімнологічних досліджень висвітлив у 1887 р. Форбес у своїй праці "Мікрокосмос озера".

Початок ХХ ст. пов'язаний з біоценотичними дослідженнями суші. Перші порівняння біоценотичних понять щодо звірів робить Ф.Даль (1903–1908). Водночас три американських дослідники – Клементс (1905–1918), Адамс (1905–1915) і Шелфорд (1907–1913) – розробляють основи та методи досліджень угруповань, поширених у Північній Америці.

Динамічний образ екологічного господарства біоценозу створив Ч.Елтон (1927) у своїй книжці "Екологія тварин". У ній викладені основи організації екологічних угруповань на підставі кормових ланцюгів і кормової мережі, а також подано концепцію піраміди чисельності.

Ця праця мала вирішальне значення для розвитку екології останнього періоду. Російський вчений І.М. Беклемішев (1931, 1951) розробив теоретичні методи організації й аналізу біоценологічних досліджень. У працях німецького вченого В. Тішлера (1955–1971) подані основи класифікації біоценозів суші, а також проблеми розвитку зооценології зі загальними поглядами на методику досліджень місцевості й оцінки чисельності фауни.

Цікаві дослідження в галузі екологічної паразитології (Чеснова, 1970), які розвивалися в межах пошуку методів боротьби із заразними хворобами, що переносяться тваринами на людей або свійських тварин. Започаткував ці роботи один із основоположників мікробіології Р.Кох (1843–1910), який у 1882 р. відкрив збудника туберкульозу (палочка Коха), а у 1883 р. — холери. Видатний український мікробіолог Д.К.Заболотний (1866–1924) виявив, що носіями збудника чуми є гризуни. Вчений керував численними протиепідемічними експедиціями, для вивчення чуми їздив в Індію й Аравію, брав участь у боротьбі з епідемією чуми в Шотландії. Велика заслуга у розвитку мікробіології і епідеміології другого видатного українського вченого — М.Ф. Гамалії, який упродовж майже 50 років працював в Одесі. Разом зі своїм співвітчизником І.І. Мечніковим (1845–1916) організував у 1886 р. першу в Росії бактеріологічну станцію, яка відіграла велику роль у боротьбі з інфекційними хворобами, зокрема, зі сказом, висипним тифом, чумою і холерою. М.Ф.Гамалія заклав основи вчення про бактеріофаги — віруси, які спричиняють розчинення (бактероліз) деяких бактерій.

Російський вчений Є.М.Павловський (1937) опрацював концепцію *паразитоценозу*, яка обіймає мережу зв'язків паразита з біоценотичними системами, його розміщення в окремих компонентах біоценозу, а також умови проникнення в людську популяцію чи популяцію свійських тварин. Результати екопаразитичних досліджень дали змогу ліквідувати або обмежити зараження багатьма шкідливими хворобами.

Дослідження екології озер приносять перші опрацювання *енергетичного бюджету* цілої складної екосистеми (Юдай, 1940), а також трофічно-динамічної концепції екологічних зв'язків в сфері водних біоценозів. Тим часом А.Тінеманн (1942) формує основи біоценології на підставі результатів своїх гідробіологічних досліджень.

В останні десятиліття до екологічних досліджень над біоценозами прилучаються загальні енергетичні методи, які по-новому розкривають суть структури угруповання, а також роль окремих елементів біоценозу. Великий внесок у розвиток цієї ділянки екології зробили Кларк (1965), Мак-Фадієн (1963), Філіпсон (1969), Голлей (1960), Петрусевич (1967). Дослідження продуктивності і екологічної врожайності стало головним у біоценотичній проблематиці, яка розвивається з 1964 р. Міжнародною Біологічною Програмою (МБП).

Існує велика схожість між біоценологією та фітосоціологією, названою так Я.Пачоським (1925). Цього дослідника за його значний внесок у науку Польщі, Росії й України одночасно називають польським,

російським і українським вченим. Фітосоціологія досліджує склад і структуру рослинних угруповань з урахуванням географічних і історичних чинників. Ця назва дисципліни походить з географії рослин початку ХІХ ст. Методики досліджень розроблялися в 20-х роках швейцарським фітоценологом І. Браун-Бланке, датським К. Раункієром, шведським Г. Дю Рісом, американським Ф. Клементсом, російськими В. В. Альохінім, В. М. Раменським. І фітосоціологія, завдяки працям В. М. Сукачова, виросла в окрему наукову дисципліну — *біогеоценологію*.

2.7. ДОСЛІДЖЕННЯ БІОГЕОЦЕНОЗІВ

На межі ХІХ–ХХ століть біологи почали серйозно розглядати ідею єдності природи незалежно від того, яке середовище (прісні води, море, суша) безпосередньо служило об'єктом їх вивчення. Для оцінки цього явища використовували різні терміни: голоцен (Фрідерікс, 1930), біосистема (Тінеманн, 1939), біокосне тіло (Вернадський, 1944), геобіоценоз, або біогеоценоз (Сукачов, 1931, 1964).

Великий внесок у розвиток біогеоценології зробив В. В. Докучаєв. Його заслуга перед світовою наукою полягає в тому, що він розробив особливий метод дослідження взаємозв'язку всіх елементів не лише живої, але й неживої природи. Г. Ф. Морозов висунув припущення про ліс як географічне явище. Започаткував порівняльну екологію Г. М. Висоцький. Подальший її розвиток пов'язаний з іменами його учнів — П. С. Погребняка, Д. В. Воробйова, П. П. Кожевнікова. Сучасні дослідження єдності живої та неживої природи ведуться в рамках біогеоценозу (Сукачов) або екосистеми (Тенслі).

Сьогодні, коли біогеоценотичні дослідження включені в МБП, варто зіставити уявлення німецького зоолога Е. Геккеля і сучасні підходи до вивчення біогеоценозів у рамках екологічної науки. В своїй монографії “Загальна морфологія організмів”, яка вийшла друком у 1866 р., він писав: “Під екологією ми розуміємо науку про зв'язки організмів з навколишнім середовищем, куди ми зараховуємо в широкому розумінні всі умови існування”. Ще ближчим до нинішніх уявлень є його визначення, викладене в наступній праці “Природнича теорія світобудови”: “Під екологією треба розуміти суму знань, яка належить до економіки природи: вивчення всієї сукупності взаємовідносин тварин з навколишнім середовищем як органічним, так і неорганічним, і насамперед його дружніх чи ворожих відносин з тими тваринами і рослинами, з якими він безпосередньо чи опосередковано вступає в контакт. Одним словом, екологія — це вивчення всіх складних взаємовідносин, які Дарвін називає умовами, що породжують боротьбу за існування”. Від цього визначення до сучасних комплексних досліджень біогеоценозів як багатокомпонентних екосистем минуло більше століття, але уточнення меж поширення екології як науки триває.

У зв'язку з цим варто нагадати, що структуризація екології як науки сталася ще в 1910 р. на III Всесвітньому ботанічному конгресі, який відбувся в Брюсселі. Тоді за пропозицією швейцарського ботаніка К. Шрєтера екологію організмів (особин) було названо *аутекологією* (від грецьк. *аутос* — означає сам), а екологію угруповань — *синекологією* (від грецьк. *син* — разом). Дещо пізніше В. Шелфорд екологію популяцій назвав *демекологією*.

2.8. ЕКОЛОГІЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ В УКРАЇНІ

Перші спроби екологічного підходу до природоохоронної справи в Україні відомі ще з часів Ярослава Мудрого. В його “Руській правді” — правничому кодексі Київської Русі (початок XI ст.) — вже існувала чітка система правової оцінки використання ресурсів і передбачувалася кара за збитки, заподіяні довкіллю. За шкоду, заподіяну диким звірам і птахам, каралося так строго, як і за негідні вчинки щодо людини. Тому було багато в княжих лісах і степах дикого звіра, птахів та бджіл.

В часи Гетьманщини (XVI–XVIII ст.) ці природоохоронні традиції зберігалися і розширювалися. Як і в княжі часи, регламентуються охорона лісів і байраків, полювання, рибальство, бджолярство та садівництво.

У зібранні Малоросійських прав (1807 р.) дослівно сказано: “Хто соколине гніздо пошкодить, підрубає чи навмисно його скине, чи з собою молодих соколів забере ... і за лебедине гніздо, якщо б його хтось розкидав, чи яйця забрав, повинен заплатити ...” А ось як оберігалася екологічна ніша бобра: “Якби князівські, панські і шляхетські гони боброві давні спадкові були в іншого сусіда в маєтку, то цей власник, у чийй землі вони будуть, не повинен сам і люди його старовинного поля доорювати до лігва так далеко, наскільки палицею можна кинути, так само сіножаті підкошувати і лози прочищати ... Чи хтось силою бобра поб'є, чи злодійськи забере, той за наругу, і скільки б їх забив, має платити. За чорного бобра чотири копи, а за карого дві копи просить”.

Цікаво, що опис природи України, в якому викладено багато міркувань екологічного характеру, залишили після себе і француз Де Боплан (1600–1673) у праці “Опис України” і росіянин О. Пушкін (“Нарис історії України”). Велика заслуга в дослідженні українських чорноземів В.В. Докучаєва (1846–1903), результати цих досліджень викладені в головній книзі вченого — “Руський чорнозем”. Створений і очолюваний ним Ново-Александрівський інститут сільського господарства та лісівництва (нині Кіровоградська обл.) став осередком інтенсивного розвитку ґрунтознавства. Ґрунт з того часу стає не просто пилом чи набором мінеральних елементів, а самостійним тілом природи. Пізніше В.І. Вернадський, який, до речі, розпочинав свій шлях у науці як ґрунтознавець, назве його “біокосним”.



АРІСТОТЕЛЬ
(384–322 до н.е.)



БЕКЕТОВ
Андрій Миколайович
(8. XII. 1825–14. VII. 1902)



ВЕРНАДСЬКИЙ
Володимир Іванович
(12. III. 1863–6. I. 1945)



ВИСОЦЬКИЙ
Георгій Миколайович
(19. II. 1865–6. IV. 1940)



ГАМАЛЕЯ
Микола Федорович
(5. II. 1859–29. III. 1949)



ГЕККЕЛЬ
Ернст
(16. II. 1834–9. VIII. 1919)



ГЕКСЛІ
Томас Генрі
(4. V. 1825–20. VI. 1895)



ГІППОКРАТ
(460–377 до н.е., за іншими
даними 356 до н.е.)



ГУМБОЛЬДТ
Олександр Фрідріх
Вільгельм
(14. IX. 1769–6. V. 1859)



ДЕКАНДОЛЬ
Огюстен Пірам
(4.II.1778–9.IX.1841)



ЗАБОЛОТНИЙ
Данило Кирилович
(28.XII.1866–15.XII.1929)



КОХ
Роберт
(11.XII.1843–27.V.1910)



ПЕФФЕР
Вільгельм
(9.III.1845–31.I.1920)



РЕЙТ
Джон
(29.XI.1627–)



ЛЕПЬОХІН
Іван Іванович
(21.IX.1740–18.IV.1802)



ЛІБІХ
Юстус
(12.V.1803–18.IV.1873)



ЛІННЕЙ
Карл
(23.V.1707–10.I.1778)



СЕВЕРЦОВ
Микола Олексійович
(5.XI.1827–7.II.1885)



СУКАЧ
Володимир Миколайович
(7.VI.1880–)



МОРОЗОВ
Георгій Федорович
(7.I.1867–9.V.1920)



ПАЛЛАС
Петр Симон
(22.IX.1741–8.IX.1811)



ПОГРЕБНЯК
Петро Степанович
(10.VII.1900–25.VII.1976)



ТІМІРЯЗЄВ
Климєнт Аркадійович
(3.VI.1843–28.IV.1920)



ХОЛОДНИЙ
Микола Григорійович
(22.VI.1882–4.II.1950)



КОХ
Роберт
(11. XII. 1843–27. V. 1910)



ПФЕФФЕР
Вільгельм
(9. III. 1845–31. I. 1920)



РЕЙ
Джон
(29. XI. 1627–17. I. 1705)



РУЛЬЄ
Карл Фрапцович
(20. IV. 1814–10. IV. 1858)



ЛІННЕЙ
Карл
(23. V. 1707–10. I. 1778)



СЕВЕРЦОВ
Микола Олексійович
(5. XI. 1827–7. II. 1885)



СУКАЧОВ
Володимир Миколайович
(7. VI. 1880–9. II. 1967)



ТЕОФРАСТ (Феофраст,
справжнє ім'я Тіртама)
(бл. 372–бл. 287 до н.е.)



ПОГРЕБНЯК
Петро Степанович
(10. VII 1900–25. VII. 1976)



ТІМІРЯЗЄВ
Климент Аркадійович
(3. VI. 1843–28. IV. 1920)



ХОЛОДНИЙ
Микола Григорович
(22. VI. 1882–4. V. 1953)



ТУРНЕФОР
Жозеф Піттон де
(5. VI. 1656–28. XII. 1708)

Виходячи з вчення Г.Ф.Морозова про ліс як “географічне середовище” та В.В.Докучаєва про землю як “історичне тіло”, в Україні успішно розвивалися на екологічній основі лісова типологія (Алексєєв, Погребняк, Воробйов, Остапенко, М’якушко, Герушинський, Молотков, Пастернак, Парпан, Гаврусевич), лісова фітоценологія (Шеляг-Сосонко, Гончар), фітоценологія альпійських лук (Малиновський), міська фітоценологія (Саломаха), криптоіндикація (Кондратюк), біогеоценологія (Голубець), созологія (Стойко), степове лісорозведення (Висоцький, Бельгардт, Травлєєв), фітомеліорація (Б’яллович, Лаптев, Кучерявий), раціональне лісокористування (Генсірук), дендрохронологія (Коліщук) та ін. В повоєнний період велика увага українських екологів була спрямована на вивчення техногенних і урбогенних впливів на природні екосистеми (Ількун, Тарабрін, Кондратюк, Кучерявий).

Враховуючи розмаїття в Україні ландшафтних зон і екосистем — морських, гірських, степових, лісових, болотних — і одночасний вплив на них сучасного антропогенного середовища — техногенного й урбогенного, виникає потреба розробки науково обґрунтованих засад соціально-екологічної політики, залучення широкого кола науковців, практиків і громадськості до її реалізації.

Розділ 3

АУТЕКОЛОГІЯ

3.1. ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ ТА ЇХ КЛАСИФІКАЦІЯ

3.1.1. ПОНЯТТЯ ПРО ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР

Організм як елементарна частинка живого світу в середовищі свого існування перебуває під одночасним постійним впливом кліматичних, едафічних і біотичних факторів, які сукупно називають *екологічними*.

Якщо коротко, то *екологічний фактор* — це *будь-який елемент середовища, здатний виявляти прямий вплив на живі організми хоча б протягом однієї фази їх розвитку*. Сюди не належать такі елементи, як висота над рівнем моря чи глибина у водоймах, оскільки вони проявляються через показники безпосереднього впливу — атмосферний тиск, інсоляцію, температуру.

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. Тому класифікація факторів середовища передбачає групування їх за ознакою подібної дії на організм.

Класичним об'єктом *аутекології* (*екології організмів чи факторіальної екології*, як ще часто називають цей розділ екології) є *моноцен* (система особина–середовище).

3.1.2. СПРЯМОВАНІСТЬ ЕКОЛОГІЧНИХ ФАКТОРІВ

Фактори, які входять до складу функціонального середовища живих організмів, непостійні, що є наслідком специфіки зв'язків живих організмів із середовищем.

Дія екологічних факторів середовища на організм відбувається за двома схемами. Першу з них характеризує принцип “все або нічого”, який добре ілюструє явище хижацтва. Наслідком зустрічі жертви і хижака можуть бути або ж загибель жертви, або ж її втеча і подальше існування. Проміжні стани тут практично виключаються.

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 поясна 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 аутекології.

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 жаб й інших видів, які є джерелом харчування лелек. 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).

3.1.3. ВПЛИВ ЛІМІТУЮЧИХ ФАКТОРІВ НА ОРГАНІЗМ. ЗАКОН МІНІМУМУ

Реалізація процесів, які відбуваються в організмі, зумовлена специфікою як організму, так і його середовища. Організм залежить від середовища передусім через характер його ресурсів і факторів, які впливають на метаболізм (температура, інсоляція, зволоженість тощо), середовище ж перетворюється внаслідок діяльності організмів.

Ю. Лібіх, який першим почав вивчати вплив різноманітних факторів на ріст рослин, у 1840 р. висловив таку ідею: *витривалість організму визначається найслабшою ланкою в ланцюзі екологічних потреб*. Вчений встановив, що врожай зерна часто лімітується не тими поживними речовинами, які вимагаються рослиною у великих кількостях, наприклад, вуглекислим газом і водою (оскільки цих речовин є доволі), а тими, які вживаються у невеликих кількостях (наприклад, бор), але яких мало і в ґрунті.

Висунутий Лібіхом принцип: *“речовиною, що є в мінімумі, керується врожай і визначається величина і стійкість останнього в часі”*, — став відомим з того часу, як і лібіхівський закон “мінімуму”. Багато дослідників (зокрема, Тейлор) розширили це положення, включивши до нього, окрім поживних речовин, ряд інших факторів, наприклад, температуру (мінімальна температура морозостійкості чи зимостійкості).

Ю.Одум, який багато уваги приділяв проблемам лімітуючих факторів, запропонував, щоб уникнути плутанини, обмежити концепцію мінімуму, використовуючи її, як це робить Лібіх, лише до хімічної речовини (кисню,

фосфору, хлору, бору тощо), які необхідні для росту і розмноження організму. Інші фактори разом з фактором максимуму Одум вважає доцільним включити в “закон толерантності”. Обидві ці концепції об’єднуються в загальний *принцип лімітуючих факторів*. Отже, “закон мінімуму” — це лише один аспект залежності організму від середовища.

Для успішного використання концепції лімітуючих факторів на практиці до неї додають ще два принципи: *обмежувальний* і *взаємодії факторів*. Перший принцип часто ілюструють таким прикладом. В озері кількість вуглекислого газу, який виступає як лімітуючий і зрівноважує швидкість утворення продукції, під час бурі може різко збільшитись, що призведе до зміни продукційного процесу і узалежнить його від інших факторів (температури води, величини сонячної радіації). Поки швидкість продукуючого процесу змінюється, стаціонарного стану не існує, ефект мінімуму відсутній, а результат залежить від усіх компонентів. У міру включення різних компонентів продуктивність водної екосистеми буде швидко змінюватися, поки один із цих факторів. можливо, і на цей раз вуглекислий газ, не стане лімітуючим, і швидкість функціонування озерної екосистеми знову буде регулюватися “законом мінімуму”.

Ю.Одум звертає увагу на те, що в окремих випадках дослідник має справу не з одним, а з декількома лімітуючими факторами. В процесі евтрофікації — збагачення водних екосистем органічними поживними речовинами — і продукційних коливань, вирішальну роль відіграють декілька лімітуючих факторів: наявність вуглекислого газу, азоту, фосфору та інших речовин, які можуть змінювати одна одну.

Інший, допоміжний принцип, стосується взаємодії факторів. Наприклад, інколи організм здатний замінити, хоча б частково, дефіцитну речовину іншою, хімічно близькою. Так, в місцях, де багато стронцію, молюски деколи частково замінюють необхідний їм кальцій стронцієм. Показово, що деяким рослинам потрібно менше цинку, якщо вони ростуть не на яскравому сонячному світлі, а в затінку.

3.1.4. ПРИНЦИП ЕКОЛОГІЧНОЇ ТОЛЕРАНТНОСТІ

Як показав Лібіх, лімітуючим фактором може бути не лише нестача, але і надлишок таких факторів, як тепло, світло, вода, поживні речовини. Таким чином, життєвість організмів характеризується *екологічними мінімумом* і *максимумом*. Діапазон же між цими двома величинами називають межею екологічної толерантності.

Поняття про лімітуючий вплив максимуму ввів В.Шелфорд (1913), який і сформулював *закон толерантності* — стійкості живих організмів до дії факторів середовища. Після появи цього закону вченими було проведено чимало дослідів, завдяки яким вдалося встановити межі існування багатьох видів тварин і рослин. Адже вивчаючи зв’язки організмів із середовищем, екологія бере до уваги передусім критерії виживання і розмноження. Якраз ці фактори визначають екологічні шанси окремих видів на виживання в даному середовищі, типі біотопу чи в

конкретній екосистемі. Більшість біологічних видів пристосовані не до визначених величин даного фактора, а до меж його мінливості в природі, а також до його тимчасових флуктуацій (коливань). Як відомо, дуже теплолюбні види, які живуть в помірному кліматі, здатні переносити циклічні повторення холоду завдяки відповідним фізіологічним або суто екологічним адаптаціям (пристосуванням).

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 звузити 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, виявленого в лабораторії, і тоді в ролі компенсуючого виступає якийсь інший фактор (або фактори). Наприклад, деякі тропічні орхідеї при охолодженні краще ростуть в умовах яскравого сонячного освітлення. Як відомо, в природі вони полюбляють затінені водоймища, оскільки не переносять прямого сонячного опромінення.

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. Наприклад, сіянці в розсаднику бояться як заморозку, так і перегріву, для дорослого дерева чи куща ці температурні крайності не є шкідливими. Кислі дощі, як свідчать дані канадських вчених, є шкідливими для ембріонів багатьох видів риб, тоді як дорослі особини переносять значне підкислення води.

Ф. Швердтфегер (1963) згрупував основні фактори середовища так: 1) *специфічні* для кожного виду і організму; 2) *тривалі* в часі, оскільки кожний організм проводить все життя в середовищі; 3) *взаємні* — як середовище впливає на організм, так і організм впливає на середовище; 4) *нерозривні* — відрив живого організму від його середовища неможливий. Фактори середовища впливають на організм подвійно: а) своєю присутністю, незалежно від їх величини; б) напруженістю і мінливістю свого впливу на організм.

В основу екологічної характеристики організмів покладено їх реакцію на вплив факторів середовища. Організм здатний вижити лише в діапазоні мінливості даного фактора, який ще називають *амплітудою*. Як дуже високі (максимальні), так і дуже низькі (мінімальні) значення факторів середовища можуть бути згубними для організму. Порогове значення даного фактора, вираженого в цифрах, вище або нижче якого організм не може існувати, називають *критичною точкою*. Між цими критичними значеннями і розташована *зона екологічної толерантності* (рис.3.1).

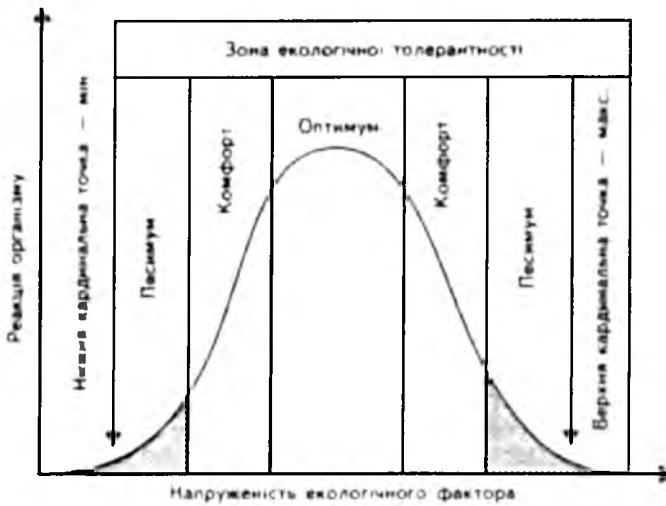


Рис. 3.1. Стосунки у діапазоні екологічної толерантності.

У межах зони екологічної толерантності напруженість факторів середовища є різною. Поряд з критичними точками розташовані *песимальні зони*, в яких активність організму значно обмежена дією зовнішніх умов. Далі розташовані *зони комфорту*, в яких спостерігається чітке зростання екологічних реакцій організму. В центрі знаходиться зона оптимуму, яка є найсприятливішою для функціонування організму.

3.1.5. СТУПЕНІ ТОЛЕРАНТНОСТІ

Схема стосунків в діапазоні екологічної толерантності була запропонована в 1924 р. німецьким екологом і зоогеографом Р. Гессе, який назвав її *валентністю* екологічних факторів. Варто зазначити, що крива, яка представляє екологічну валентність у межах зони толерантності, не завжди має симетричний вигляд із оптимальною зоною, розташованою в центрі. Наприклад, для прісноводних організмів оптимум знаходиться в нижній межі вмісту солі у воді, тоді як у морських організмів — на протилежному кінці мінливості фактора — в зоні толерантності, де вміст солі найвищий.

Толерантність різних організмів стосовно одного і того ж фактора може бути специфічною, якщо критичні точки не збігаються, або подібною, якщо розташування критичних точок і хід кривої екологічних реакцій організмів виявляються подібними. В одних видів зона толерантності дуже широка (сосна, береза, осокір), в інших — вузька (вільха чорна, бук, ясен, бузина). Види з широкою зоною толерантності, які можуть жити при різних значеннях фактора, називають *еврибіонтами*. Організми, життєві можливості яких обмежені вузьким діапазоном змін даного фактора, називають *стенобіонтами*.

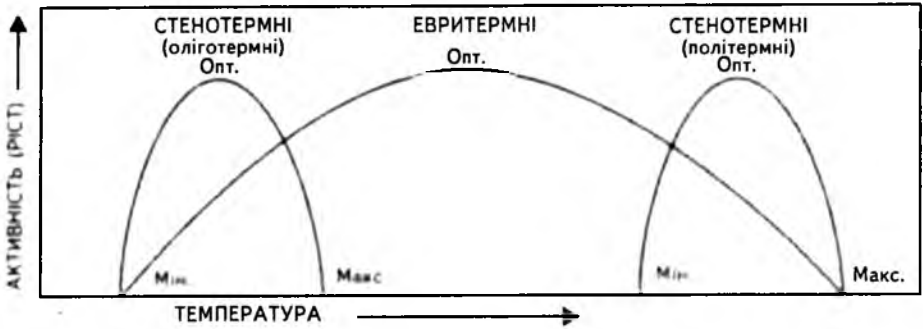


Рис. 3.2. Порівняння відносних меж толерантності стено-термних і еври-термних видів.

Для визначення відносного ступеня толерантності в екології існує ряд термінів, в яких використовують згадані корені слів “стено-” і “еври-” (вузький і широкий):

- стено-термний — еври-термний (стосовно температур);
- стено-гідричний — еври-гідричний (стосовно води);
- стено-галинний — еври-галинний (стосовно солоності);
- стено-фагний — еври-фагний (стосовно поживи);
- стено-ойкний — еври-ойкний (стосовно місцезростання).

У стено-термних видів мінімум, оптимум і максимум зближені. Навіть невеликі зміни температури, які мало відбиваються на еври-термному виді, для стено-термного є часто критичними. Слід зазначити, що стено-термні організми можуть бути толерантними до низьких температур (оліготермних), до високих температур (політермних), або ж можуть мати проміжні властивості (рис.3.2).

Ю.Одум ілюструє еври-термність виду на прикладі риб, які живуть у водоймах пустель. Ці види одночасно і еври-термні (температура води від 10 до 40°C), і еври-галинні (солоність води тут буває від прісної до більш солоної, ніж у морі).

Як свідчать численні дослідження, організми не повністю залежать від фізичних умов середовища. Вони пристосовуються самі і змінюють умови середовища так, щоб послабити лімітуючий вплив температури, світла, води та інших фізичних факторів. Така компенсація факторів особливо ефективна на рівні угруповання, але можлива і на рівні виду (баобаб). Види з широким географічним поширенням майже завжди утворюють адаптовані до місцевих умов популяції, які називають *екотипами*.

Щоб зрозуміти причини географічного поширення і формування чисельності організмів того чи іншого виду, треба знати й історію виду, і те, які ресурси необхідні для життєдіяльності його особин, і рівень народжуваності та смертності, і природу внутрі- та міжвидової взаємодії, і впливи умов середовища.

Умови — це змінюваний у часі і просторі абіотичний фактор середовища, на який організми реагують по-різному залежно від його сили (температури, вологості повітря, рН, солоності, концентрації забруднюю-

чих речовин тощо). В присутності деяких організмів умови можуть змінюватись: рослини часто змінюють рН ґрунту, під покривом лісу змінюється температура і вологість, але, на відміну від ресурсів, умови організмом не втрачаються, а вичерпуються, і жоден організм не в змозі зробити їх недоступними або ж менш доступними для інших організмів.

Для того чи іншого виду *оптимальними* умовами вважають такі, за яких особини даного виду залишають найбільшу кількість потомства (тобто виявляються найприспособанішими). Визначити межі оптимальності не так просто, оскільки для цього потрібно визначити вплив умов середовища на окремі вибіркові ознаки, такі, як швидкість росту, розмноження, інтенсивність дихання чи виживання. Як виявляється, межі виживання особин ширші від меж росту чи розповсюдження. Крива реагування на зовнішні умови може бути і асиметричною — ширшою чи вужчою: все залежить від видової приналежності організму, від характеру умов середовища і від того, яка із реакцій організму нас цікавить.

3.1.6. ЕКОЛОГІЧНА ВАЛЕНТНІСТЬ ВИДУ ТА БІОІНДИКАЦІЯ

Екологи за аналогією валентності в хімії ввели поняття *екологічної валентності виду*, що означає здатність виду заселяти різне середовище, яке характеризується більшими чи меншими змінами екологічних факторів. Вид, який характеризується низькою екологічною валентністю (витримує лише обмежені варіації екологічних факторів), називають *стенотопним*. Вид, здатний заселяти широкий спектр місцезростань, називають *евритопним*.

Враховуючи те, що екологічна валентність безпосередньо регулює здатність організмів до розселення, часто відзначають, що евритопні види вирізняються підвищеною валентністю і їх називають *евриєками*. Стенотопні ж види, що мають вузьку локалізацію і живуть в дуже вузьких межах мінливості і факторів середовища, називають *стеноеками*.

Фактори середовища досить строго визначають, які організми можуть жити в даному місці, а які не можуть. Враховуючи це, ми можемо використати обернену закономірність і судити про фізичне середовище організму, який в ньому проживає. Так з'явився *метод біоіндикації середовища*, який особливо широко використовують у лісовій типології, фітоценології, а також для визначення рівня забруднення атмосферного повітря за допомогою лишайників (ліхеноіндикація), мохів (бріоіндикація) чи грибів (мікоіндикація).

Ю.Одум наводить ряд суттєвих зауважень, які слід брати до уваги під час використання цього методу.

1. Стенотопні види, як правило, є кращими індикаторами, ніж евривиди. Наприклад, копитняк — виражений мезофіт; він трапляється в діброві, де репрезентує багаті умови зростання.

2. Крупні види є кращими індикаторами, ніж дрібні, оскільки на даному потоці енергії може підтримуватися більша біомаса або "врожай

на корені”, і ця біомаса розподіляється між крупними організмами. Наприклад, анемона дібровна — вид дібровних умов зростання, який рясно представлений у буковому лісі лише у час цвітіння (весняний аспект). Однак вже в червні годі знайти його сліди. В той час як бук — індикатор родючих бучин — завжди буде представлений і відіграватиме в будь-який час роль індикатора.

3. Числове співвідношення різних видів, популяцій і цілих угруповань часто служить кращим індикатором, ніж чисельність одного виду, оскільки ціле краще, ніж частина, відбиває загальну суму умов. Наприклад, чисті угруповання сосни високих бонітетів є індикаторами свіжих борових та суборових пісків. Коли говоримо про діброви, то беремо до уваги багаті ґрунти і благодатний клімат. Зарості кропиви дводомної індикують багаті на азот землі.

Отже, біоіндикатори — це група особин одного виду або угруповання, наявність, кількість або інтенсивність розвитку яких у тому чи іншому середовищі є показником певних природних процесів або умов зовнішнього середовища.

Біологічну індикацію широко використовують сьогодні для оцінки забруднення навколишнього середовища, яке “усуває” з природних екологічних ніш нестійкі до факторів забруднення види нижчих і вищих рослин, а також представників фауни.

3.1.7. ПОНЯТТЯ ПРО БІОМОРФИ

Біоморфа — життєва форма, що визначається систематичним становищем видів, їх формами росту і біологічними ритмами (циклічними коливаннями біологічних процесів і явищ). Біоморфи визначають пристосованість організмів до комплексу факторів і зумовлені специфічними умовами їх місцезростання. Характеризуються вони габітусом — своєрідним зовнішнім виглядом, що сформувався в процесі онтогенезу під впливом умов середовища і насамперед ґрунтово-кліматичних.

Морфологічні зміни пов’язані з функціонуванням організму і його органів, що дає можливість особинам оптимально використовувати зовнішнє середовище і пристосовуватись до нього. Отже, функціональність форми та її адаптивний характер — це дві сторони одного й того самого явища.

Перша класифікація рослин за біоморфами була запропонована ще О. Гумбольдтом в праці “Ідеї географії рослин”, де він виділяє 17 основних форм рослин: банани, пальми, деревовидні папороті, орхідеї, мімозові тощо. Вчений виділяв форми на основі фізіономічних ознак, не заглиблюючись в екологічні особливості формування життєвих форм, а тому сюди потрапили й деякі групи нижчих рослин — гриби й лишайники.

Згодом форми і функції рослин були покладені в ряд наступних класифікацій рослинності. Розроблялися численні набори символів для опису таких ознак, як розміри рослини, життєва форма, морфологія, розміри і текстура листя, відсоток покриття. Наприклад, метод, запропонований П’єром Дансеро, описує рослини за допомогою різноманітних фігур.

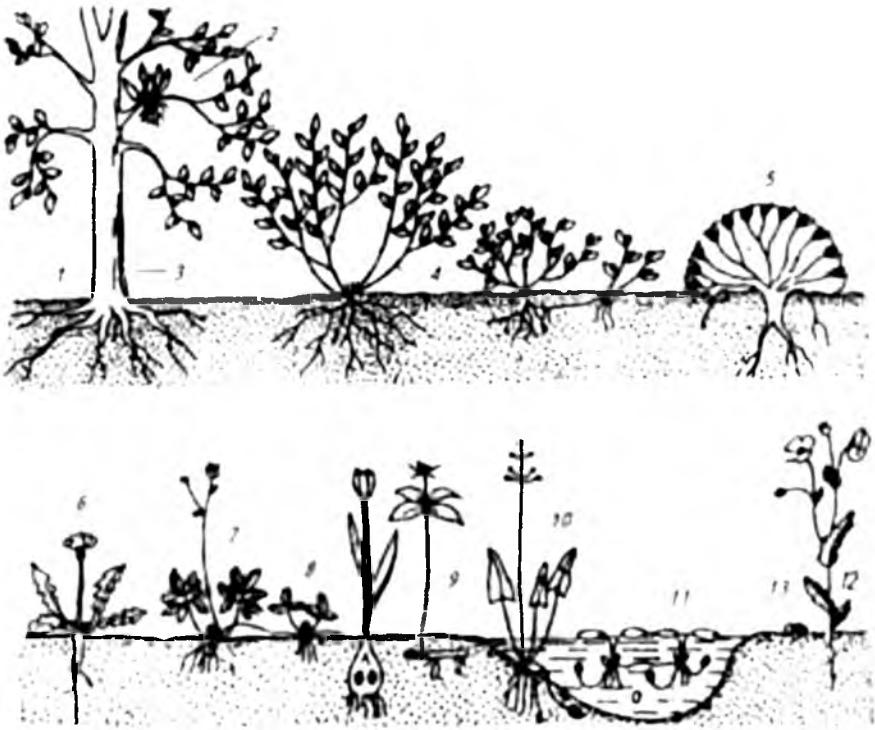


Рис. 3.3. Життєві форми рослин:

1-3 — фанерофіти; 4, 5 — хамефіти; 6, 7 — гемікриптофіти; 8-11 — криптофіти;
12 — терофіти; 13 — насіння із зародком.

У 1903 р. датський ботанік Крістен Раункієр запропонував систему класифікації рослин, засновану на розташуванні їх бруньок поновлення, і виявив, що поширення головних виділених ним категорій добре співпадає з розподілом кліматичних умов. Раункієр виділив п'ять основних життєвих форм (рис.3.3):

Фанерофіти (від грецьк. *фанерос* — видимий) — рослини, бруньки і кінцеві гони яких призначені для перецікування несприятливих п/р року, розміщені на кінчиках гілок високо над землею (дерева, кущі, дерев'яністі багаторічні ліани). Домінують у вологому теплому кліматі, де бруньки не вимагають особливого захисту.

Хамефіти (від грецьк. *хаме* — приземкуватий, карликовий) — зимуючі бруньки поновлення розміщені невисоко над землею (напівкущі з дерев'янистою основою стебла, низькорослі сланкі кущики). Хамефіти найчастіше трапляються в місцях з холодним сухим кліматом.

Гемікриптофіти (від грецьк. *кріптос* — потаємний) — рослини, гони яких з настанням несприятливих умов зимових місяців відмирають до рівня ґрунту (більшість трав'яних багаторічників). Ця форма характерна для холодних вологих областей.

Криптофіти — зимуючі бруньки ще краще захищені від замерзання і висихання, оскільки вони зовсім захищені в ґрунті (бульбові і кореневищні трави) або на дні водойм. Трапляються також у холодному вологому кліматі.

Терофіти (від грецьк. *терос* — літо) — рослини, які відмирають в несприятливих пори року, вони не мають зимуючих бруньок чи гонів. Поновлюються виключно за рахунок насіння, яке легко витримує сильні морози і посуху. До терофітів належить більшість однорічних рослин, які особливо поширені в пустелях і степах.

Між життєвими формами рослин і типами клімату спостерігається близька відповідність. Фанерофіти домінують над іншими життєвими формами в теплих вологих середовищах, а в помірних і арктичних областях їх заміщають хамефіти, гемікриптофіти і криптофіти. В пустелях домінують терофіти.

Для лісівників прикладне значення має класифікація російського вченого І.Т. Серебрякова, який виділяє в покритонасінних такі життєві форми: дерева, напівдеревні рослини (кущі, кущики, напівкущики), трав'янисті полікарпіки (кореневищні, цибулинні, бульбові, стержнекореневі і т.ін.), трав'янисті монокарпіки (багаторічні та дворічні, озимі, що довго вегетують, озимі ефемери, ярі ефемери).

В зооекології життєві форми вирізняють за такими ознаками: особливості розмноження, способи руху або добування їжі, пристосованість до різних екологічних ніш, ярусів тощо. Класифікація російського зоолога Д.М. Кашкарова включає такі життєві форми тварин: I. Плаваючі — чистоводні (нектон, планктон, бентос); напівводні (пірнаючі, непірнаючі); тварини, що добувають їжу лише з води. II. Риучі — абсолютні землерії (усе життя проводять під землею); відносно землерійні (виходять на поверхню землі). III. Наземні — тварини, що не будують нір (бігаючі, стрибаючі, плазуючі); тварини, що роблять нори (бігаючі, стрибаючі, плазуючі); тварини скель. IV. Деревні плазуючі — тварини, що іноді злізають з дерев; тварини, що тільки лазять по деревах. V. Повітряні форми — тварини, що добувають їжу у повітрі.

Життєві форми, домінуючи в тому чи іншому середовищі, є своєрідними індикаторами середовища. Кущі і кущики, наприклад, займають у лісовій екосистемі яруси з низьким рівнем інсоляцій.

3.1.8. ЗЕМЛЯ ЯК СЕРЕДОВИЩЕ ЖИТТЯ

Життя може існувати лише в межах певного рівня організації матерії, а реалізація життєвих процесів можлива лише при створенні ряду умов, сформульованих у 1941 р. Л.Лафлером:

1. Життя може виникнути і розвиватися лише в процесі поділу матерії на елементи. Оточення живих істот складається з численних елементів, здобування яких уможливорює реалізацію процесів росту і розвитку організмів.

2. Життя може існувати лише в таких термічних умовах, в яких

можуть з'явитися і існувати складні органічні сполуки. Життя належить до "холодних" явищ, які відбуваються в нижній шкалі температур (від -270 до $+150^{\circ}\text{C}$). Однак більшість організмів витримує температуру від 0 до 80°C . Оптимальна температура, при якій проявляється найвища активність організмів, — у межах $0-30^{\circ}\text{C}$.

3. Життя може існувати лише в окреслених умовах щільності і тиску матерії.

4. Для існування життя обов'язковим є наявність у середовищі джерел енергії та сировини як основи життєвих процесів.

5. Середовище, в якому існує життя, мусить бути позбавлене ультрафіолетового опромінення, яке у великій кількості є вбивчим для усіх організмів.

З екологічної точки зору життя не є винятковим явищем у Всесвіті, пов'язаним виключно з нашою планетою. Воно може існувати там, де виконуються умови Лафлера. В астрономічному масштабі ці умови можуть здійснитися, якщо:

1. Довкола зірок, які є джерелом енергії, існує планетарна система.

2. Орбіти планет є близькими до кола, внаслідок чого кількість енергії, що надходить до планети від зірки, є сталою.

3. Планети обертаються довкола власної осі, внаслідок чого вся їхня поверхня нагрівається рівномірно.

4. Поверхня планети є розділена на три шари: літосферу, гідросферу й атмосферу, що забезпечує стабільність умов середовища й уможливує утворення та становлення біосфери.

Встановлено, що близько 5 млн зірок у сфері Галактики, як аналогічні у Сонячній системі, утворили планетарні системи і там можливі зародження і розвиток життя.

Земля розподілена на чотири геосфери, які характеризуються відмінними функціями: 1. Літосфера, або земна кора. 2. Гідросфера, або водна плівка Землі. 3. Атмосфера, або газове покривало Землі. 4. Біосфера — сфера існування живих організмів, які заселяють води, повітря літосфери і нижні шари атмосфери. Біосфера, в свою чергу, поділена на дві частини: фітосферу і зоосферу. Фітосфера займає об'єм в 280 млн км^3 , зоосфера — в п'ять разів більший — 1400 млн км^3 . Однак фітосфера має біомасу в тисячі разів більшу, ніж зоосфера: 2487 км^3 проти 1 км^3 . Водночас видовий склад зоосфери є багатшим (1500 тис. видів), ніж фітосфери (300 тис. видів).

Біосфера разом з геосферою творять, за В.І. Вернадським, біокосне тіло, яке перебуває в постійному розвитку. Тому пошук нижчих структур у класифікації факторів біотичного й абіотичного середовища не припиняється завдяки їх розмаїттю і різним підходам до їх виділення. *Особливість полягає в тому, що біотичні чинники проявляються у взаємодії організмів, тоді як абіотичні діють комплексно: водночас фізичні і хімічні.* Тому поділ на дві групи факторів є недосконалим. Наприклад, фактором середовища є корм, який для зелених рослин є абіотичним чинником, а для тварин — біотичним.

3.1.9. КЛАСИФІКАЦІЯ ЕКОЛОГІЧНИХ ФАКТОРІВ

Поділ екологічних факторів на абіотичні та біотичні став класичним. До перших належать фактори кліматичні, ґрунтові; до других — хижацтво, конкуренція, паразитизм. Ця класифікація є простою і добре сприймається. Однак не завжди, наприклад, температура є фактором абіотичним. Коли у вулику температура падає до 13°C, бджоли починають рухатися і, таким чином, збільшують температуру повітря. Підвищення температури повітря — це результат дії живих організмів, тобто біотичного фактора.

Наведемо ще один приклад. У літній день, коли температура повітря становить 24°C, температура поверхні сонячної сторони листка є на 9°C вища, тоді як затіненої — на 4°C нижча. Отож, температура і в даному випадку є фактором біотичним.

Предметом екологічних досліджень організму є екологічні акції і реакції, які відбуваються в найпростішій системі — моноцелі. Однак виникають ситуації, коли організм як біотичний елемент не може існувати один (колонія організмів). У такому випадку мова йде не про екологію організму, а про екологію колонії організмів.

Важко також визначити інший елемент моноцелу — монотоп, або середовище організму, тобто абіотичний фактор. Поняття “середовище” використовують у біологічних і небіологічних дисциплінах, а тому дефініція (визначення) його різна.

Найзагальніше поняття “середовища” означає *суму всього, що оточує якийсь живий чи неживий предмет*. Складність оточення кожного організму є такою великою, що його (оточення, середовище) важко не лише описати, але й зіставити всі фактори, які його творять.

Водночас відомо, що одні фактори середовища мають більше, а інші менше значення. Ряд вчених пропонують ті елементи середовища, які мають істотне значення для організму, називати “*фундаментальним середовищем*”.

Фактори середовища, які мають найбільше значення для організму, зумовлені двома аутекологічними принципами, сформульованими Тінеманном у 1942 р.:

1. Живі організми пов’язані з середовищем передусім через свої життєві потреби. Цей принцип є методологічною основою, згідно з якою ведуть пошук факторів середовища, що впливають на організм, вивчаючи одночасно біологію виду та його потреби.

2. Вимоги організму виникають з його морфофізіологічних пристосувань, установлених впродовж тривалого часу. Ці пристосування тісно пов’язані з особливостями місцезростання, які вибирає даний вид у природі.

Другий принцип Тінеманна витікає з першого. Адже відомо, що більшість видів поселяються лише в окреслених місцях, які характеризуються специфічною системою середовищних стосунків. Кожний з біологічних видів займає певне місце в біоценозі — життєвому соціумі, ансамблі, до якого мусить бути пристосований.

Класифікацію факторів утруднює те, що один і той самий чинник може відігравати різну роль стосовно різних організмів і бути зарахований до різних класифікаційних груп. Світло для рослин є джерелом енергії, для тварини відіграє допоміжну роль, а для ґрунтових чи донноводних тварин може не мати ніякого значення.

До складу живих організмів входить понад 30 хімічних елементів, з яких три — кисень, вуглець і водень — становлять 98% загальної біомаси. Вуглець є основним носієм енергії в екосистемах, кисень і водень у вигляді води є основою зв'язку, вирішального для всіх організмів біоценозу. Решта факторів має умовний характер, впливаючи на перебіг біологічних процесів, модифікуючи деколи значні екологічні зв'язки.

Класифікація Ніколсона–Швердтфегера. Для організму основні компоненти середовища — це переважно ті, які являють собою конструкційний і енергетичний матеріал. Цей класифікаційний поділ (Ніколсон, 1954; Швердтфегер, 1963) витікає з умов існування і охоплює:

1) матеріальні фактори, присутність і можливість одержання яких є вирішальним для існування і розвитку організму. Вони складаються з: а) води як основного складника організмів; б) енергетичної сировини, необхідної для реалізації метаболічних процесів (обміну речовин);

2) умовні фактори, які можуть забезпечувати діяльність окремих елементів організму, не створюючи продукційної маси, лиш сприяючи перебігу фізіологічних і екологічних реакцій. Перш за все до них належать мікроелементи.

Подальша класифікація вирізняла такі універсальні фактори, як температура, гравітація, наявність кисню, водне господарство організму.

Класифікація Мончадського. Оригінальною є класифікація факторів російського еколога Мончадського (1958, 1962), яка враховує реакції живих організмів, що були піддані впливу цих факторів. Вона також бере до уваги, наскільки це можливо, ступінь досконалості адаптації організмів, яка тим вища, чим давніша така адаптація. Ідея адаптації полягає в певній кореляції між організмом і його середовищем існування. Мончадський виділяє *первинні і вторинні періодичні фактори*, а також *неперіодичні*.

1. *Первинні періодичні фактори.* До них належать фактори середовища, яким властива правильна періодичність: денна, місячна, сезонна чи річна. Ця періодичність є прямим наслідком обертання земної кулі довкола своєї осі і її руху довкола Сонця або зміни місячних фаз (температура, освітленість, а також припливи і відпливи).

2. *Вторинні періодичні фактори.* Зміни вторинних періодичних факторів є наслідком змін первинних. Наприклад, рослинний корм є вторинним щодо першого періоду — вегетаційного циклу. Нарешті, біотичні внутривидові впливи також належать до вторинних періодичних факторів, оскільки всі взаємозв'язки і взаємодії особин є, очевидно, наслідком річних циклів.

• Порівняно з первинними вторинні періодичні фактори не є такого древнього походження: живі організми пристосувались до них не так давно і їх адаптації не є чітко вираженими.

3. *Неперіодичні фактори*. Це, головним чином, фактори, які в нормальних умовах не існують, а виявляються раптово. Тому внаслідок їх випадковості живі організми до них не можуть пристосуватись (вітер, гроза, пожежа). Сюди належать і так звані біотичні фактори: вчинки хижаків, паразитарних і патогенних видів тварин. Вплив господаря на паразита не можна вважати вторинним фактором, оскільки він є передумовою нормального існування паразита. Однак паразит для господаря не є необхідністю і є фактором неперіодичним. Дії неперіодичних факторів відбиваються переважно на чисельності особин, але не впливають на ареал поширення чи цикл розвитку виду.

Класифікація Дажо. Французький еколог Р. Дажо (1975) виділяє такі групи факторів:

1. Фактори кліматичні (температура, світло, відносна вологість, опади та ін.).
2. Фактори фізичні (некліматичні фактори водного середовища, едафічні фактори).
3. Фактори кормові (харчові).
4. Фактори біотичні (внутривидова взаємодія, взаємодія між різними видами).

Класифікація Андерварта–Берча. Класифікація австралійських екологів Р. Андерварта і Л. Берча (1954) подібна до попередньої класифікації Р. Дажо. Вони поділяють фактори середовища на чотири групи: 1) фізичні умови життя (клімат і погода); 2) корм; 3) інші організми; 4) місцезростання. На думку цих авторів, біотичні фактори входять у сферу екологічних досліджень лише тоді, коли являють собою корм. Інші біотичні зв'язки є предметом популяційних і біоценотичних досліджень.

Представлені класифікації факторів середовища не є цілком ні послідовними, ні універсальними. Більшість факторів, зарахованих до групи "матеріальних", одночасно зумовлюють низку екологічних і фізіологічних реакцій.

Відзначаючи складність створення універсальної класифікації екологічних факторів, російський еколог Т.Г. Гільманов наводить узгоджені в середовищі екологів ознаки, які є основними. Передусім, екологічні фактори стосовно певної екосистеми поділяють на *зовнішні (екзогенні)* і *внутрішні (ендогенні)*. До зовнішніх відносять фактори, дія яких тією чи іншою мірою визначає зміни, що відбуваються в екосистемі, однак самі вони практично не відчувають зворотного впливу. Такими є сонячна радіація, інтенсивність атмосферних опадів, атмосферний тиск, швидкість вітру тощо. На відміну від них внутрішні фактори співвідносяться з властивостями власне екосистеми (або окремих її компонентів) і в дійсності утворюють її склад. Такими є чисельність і біомаса популяцій, запаси різних речовин, характеристики приземних шарів атмосфери, водяної і ґрунтової маси і т.ін.

Широко використовують класифікацію факторів, побудовану на відмінних властивостях екосистеми і зовнішнього середовища. Наприклад, поміж *екзогенних* розрізняють метеорологічні (кліматичні), гео-

логічні, гідрологічні, міграційні (біогеографічні), антропогенні фактори, а серед *ендогенних* — мікрометеорологічні (мікроклімат, фітоклімат), ґрунтові (едафічні), водні (гідрологічні) і біотичні (вплив рослин, тварин і мікроорганізмів).

√ 3.1.10. АНТРОПОГЕННІ ФАКТОРИ

Різноманітність форм людської діяльності, які змінюють біотичні й абіотичні елементи природи, багато вчених об'єднують під загальною назвою *антропогенні впливи*, або *антропогенні фактори*.

Український еколог О.О. Лаптев, зокрема, розглядає антропогенні фактори як породжені соціальним обміном речовин і енергії тіла, речовини, процеси, і явища, які впливають на природу одночасно з природними факторами. Більшість ботаніків — В.М. Сукачов, Є.М. Лавренко, С.Є. Коровін, П.Д. Ярошенко, Б.М. Міркін, Г. Сукопп (Sukopp, 1969), — вважають, що вплив людини на рослинність — це ті ж зовнішні причини, які можна розцінювати як суму *своєрідних екологічних факторів*.

— До антропогенних факторів належать усі види створюваних технікою і безпосередньо людиною впливів, які пригнічують природу: *забруднення* (внесення в середовище нехарактерних для нього нових фізичних, хімічних чи біологічних агентів або перевищення наявного природного рівня цих агентів); *технічні перетворення й руйнування* природних систем ландшафтів (у процесі добування природних ресурсів, будівництва тощо); *вичерпання природних ресурсів* (корисні копалини, вода, повітря та ін.); *глобальні кліматичні впливи* (зміна клімату в зв'язку з діяльністю людини); *естетичні впливи* (зміна природних форм, несприятливих для візуального та іншого сприймання).

§4 Взагалі *антропогенні фактори* — це *впливи людини на екосистему, що зумовлюють у її компонентів (абіотичних і біотичних) суттєві відгуки (реакції)*. Вони можуть бути *фізичними, хімічними, кліматичними, біотичними*, а за характером зв'язків — *вітальними і сигнальними*, за часом дії — *постійними і періодичними, ледве помітними і катастрофічними*. Будучи за характером впливу екзогенними, вони діють на ендегенні фактори і завдяки їм “зсередини” — на екосистему або на її компоненти.

Вплив людини на природу може бути як свідомим, так і стихійним, випадковим. Користуючись знанням законів розвитку природи, людина свідомо виводить нові високопродуктивні сорти рослин і породи тварин, усуває шкідливі види, творить нові біоценози. Проте нерідко вплив людини на природу має небажаний характер. Це, наприклад, непродумане розселення рослин і тварин у нові райони, хижацьке винищення окремих видів, а також розорювання перелогових земель, внаслідок чого зникають стійкі високоорганізовані біоценози, зменшується видовий склад рослин і тварин.

До *випадкових* належать впливи, які є наслідком діяльності людини, але не були наперед передбачені або заплановані: випадкове заве-

зення насіння бур'янів і тварин (завезення з Північної Америки коло-радського жука в Європу та кролів в Австралію). Сюди слід віднести випас худоби, розорювання земель, рекреаційні деградації тощо.

Особливої шкоди природі завдають урбогенні та техногенні процеси, які часто діють сумісно. Великі міста, як правило, мають промислові зони, транспортні магістралі, щільну забудову і, таким чином, створюють великі площі мертвої підстилаючої поверхні, яка акумулює додаткове тепло. Над містами здійснюються “гарячі острови” з пилу та сажі, а також газові викиди, які погіршують якість життєвого середовища, роблячи його шкідливим для здоров'я людей.

Антропогенні едафічні і кліматичні фактори витісняють природну рослинність, збіднюють тваринний світ, обмежують діяльність мікроорганізмів-деструкторів. Тому екосистеми великих міст та індустріальних центрів є енергетично субсидовані, їх діяльність часто повністю залежить від втручання людини (газони, квітники, сади, сквери, захисні смуги, агрокультури).

Основними урбогенними негативними факторами є *теплові, хімічні, радіаційні, електромагнітні, світлові, звукові, вібраційні* тощо. Часто в містах вони діють одночасно, особливо це стосується транспортних магістралей із високою інтенсивністю руху. Однак не лише у великих містах діє цей комплекс антропогенних факторів. Якщо звернути увагу на лісові Карпати, то побачимо, що і в цьому віддаленому регіоні транспортні, електро- і нафтогазові магістралі, потужні трактори й автомобілі на трелюванні лісу і лісовивезенні завдають непоправної шкоди лісовим екосистемам. Зникають окремі види рослин і тварин, руйнується ґрунт, порушується екологічна рівновага.

Однак не можна всю антропогенну діяльність вважати негативною: впливи, які оптимізують екосистеми, є позитивними. Інтродукція, фіто-меліорація, біологічні методи боротьби зі шкідниками рослин і тварин — це позитивна антропогенна діяльність, яка в умовах ноосферного управління повинна переважати. Згідно з висловом відомого російського еколога С.С.Шварца, прогноз розвитку науки на найближчі десятиліття включає в себе суттєві зміни структури біоценозів Землі, створення здатних до самовідновлення і саморегулювання специфічних біогеоценозів. Учений відзначає антропогенні ландшафти, які будуть вирізнятися підвищеною стабільністю і підвищеною здатністю до біологічного очищення. Загальний баланс біосфери має підтримуватися на рівні, що забезпечуватиме оптимальний розвиток людського суспільства.

На Конференції ЮНЕСКО “Середовище і розвиток”, яка відбулася в 1992 р. у Ріо-де-Жанейро, прийнято два фундаментальні документи: “Декларація з Ріо в справах середовища” та “Глобальна програма дій — Агенда 21”, в яких викладена ідея екологічного розвитку сучасної цивілізації. Про актуальність цієї ідеї свідчить те, що вона проникнула у всі галузі життя: філософію, науку, господарську діяльність, міжнародні стосунки та побут. Від уміння розв'язувати екологічні проблеми залежить наше майбутнє.

3.2. КЛІМАТИЧНІ ФАКТОРИ

✓ 3.2.1. ГОЛОВНІ ФАКТОРИ КЛІМАТУ

3.2.1.1. Промениста енергія

Промениста енергія, або сонячна радіація, є основним джерелом життя на Землі. Якщо не брати до уваги невеликої кількості енергії, яка йде від розпечених надр земної кулі, то вся енергія, отримувана поверхнею Землі, надходить від Сонця. Від нього до Землі доходить потік променів, довжина хвиль яких становить від менше тисячної ангстрема ($1 \text{ \AA} = 10^{-8} \text{ см}$) до декількох тисяч метрів. З екологічної точки зору лише інфрачервоні, видимі і ультрафіолетові промені відіграють біологічну роль.

Кількість променевої енергії, яка проходить через атмосферу, є практично постійною: 1,98 до 2 кал/см²·хв, або $5 \cdot 10^{20}$ ккал в рік на всю земну кулю. Цю величину називають *сонячною сталою*.

Частина радіації, відбита від хмар, надходить до космічного простору, не доходячи до поверхні Землі. Інша частина, яка становить приблизно 20% інфраструктурної частини спектра, поглинається водяними парами і бере участь у нагріванні повітря. Озон поглинає більшу частину ультрафіолетового проміння. Решта променів досягає поверхні Землі або в формі прямої, або ж розсіяної радіації.

Розсіяна радіація зумовлена, з одного боку, молекулами атмосферних газів (це й надає небу блакитного кольору), з іншого — твердими частинами, що надає небу білуватого або сіруватого відтінку, особливо над великими містами.

Кількість радіації, яка доходить до поверхні Землі, залежить від кута падіння сонячних променів і прозорості атмосфери, від дня чи ночі (рис.3.4). Протягом чотирьох літніх місяців помірно-холодна зона (48–52 п.ш.) одержує 36 ккал/см² сонячної енергії, а протягом року - 54,7 ккал/см².

3.2.1.2. Температура

Ознайомлення з річними ізотермами планети, які розташовані паралельно екватору, дає уявлення про температурний режим земної кулі. Північна півкуля тепліша південної, а термічний екватор знаходиться майже весь у північній півкулі. Середньорічні ізотерми 30° проходять лише в північній і центральній Африці, у зв'язку з чим цей материк вирізняється жарким кліматом.

У тропічних районах добові коливання температури перевершують річні (тобто різницю між середніми температурами найтеплішого і найхолоднішого місяців), що визначає важливі біологічні наслідки: в широколистяних дощових лісах різноманіття життя досягає максимуму. В позатропічних районах, навпаки, тепловий режим протягом року виражений чітко: в північній півкулі січень найхолодніший місяць, а ли-

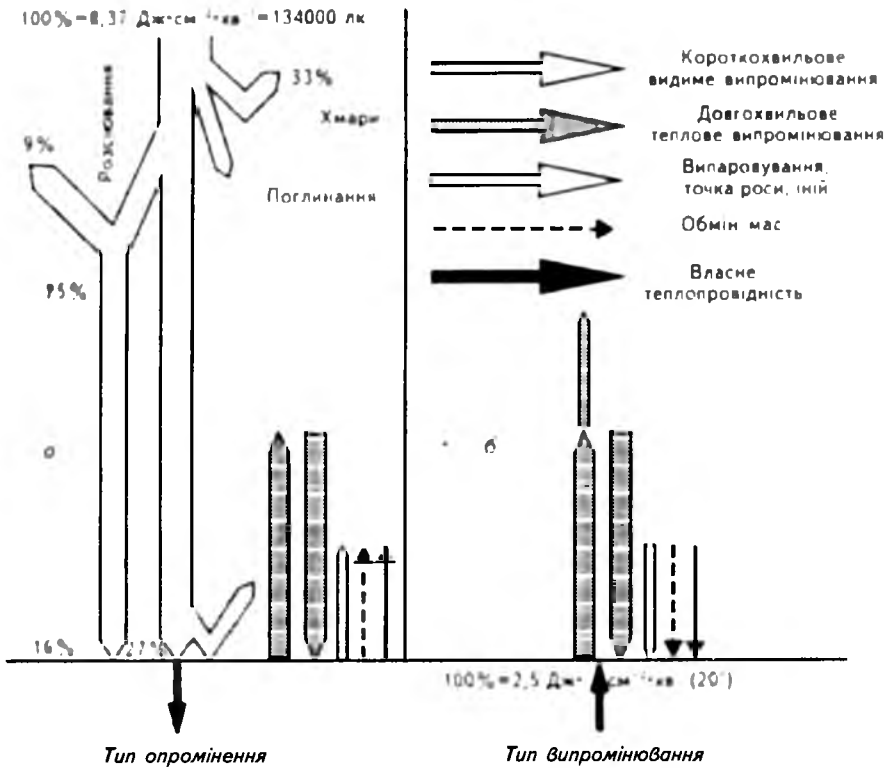


Рис. 3.4. Денний (а) та нічний (б) баланс випромінювання

пень, навпаки, найтепліший; в південній півкулі спостерігаємо протилежне. Врахування цих крайніх температур у біології є дуже важливим.

У південній півкулі, більша частина якої зайнята океаном, ізотерми січня і липня майже прямі. В північній півкулі, навпаки, наявність потужних материкових мас сильно порушує хід ізотерм.

Наприклад, січнева ізотерма 0° практично перетинає Європу в напрямку північ–південь від 46° до 71° північної широти, а вздовж 60-ї паралелі середня температура змінюється від $+50^\circ\text{C}$ на півдні Норвегії до -38°C в Сибіру, що становить різницю в 43° .

Річним ізотермам відповідають ті чи інші біоми наземної рослинності (рис.3.5). Відправною точкою у їх розмежуванні і розпізнанні є життєві форми — біоморфи рослинності (трави, чагарники, листопадні і хвойні дерева тощо).

3.2.1.3. Освітлюваність

Екологічне значення освітлюваності характеризується трьома аспектами — тривалістю, інтенсивністю і характером (тобто довжиною хвилі світлового потоку). Інтенсивність і характер освітлюваності піддані сильній

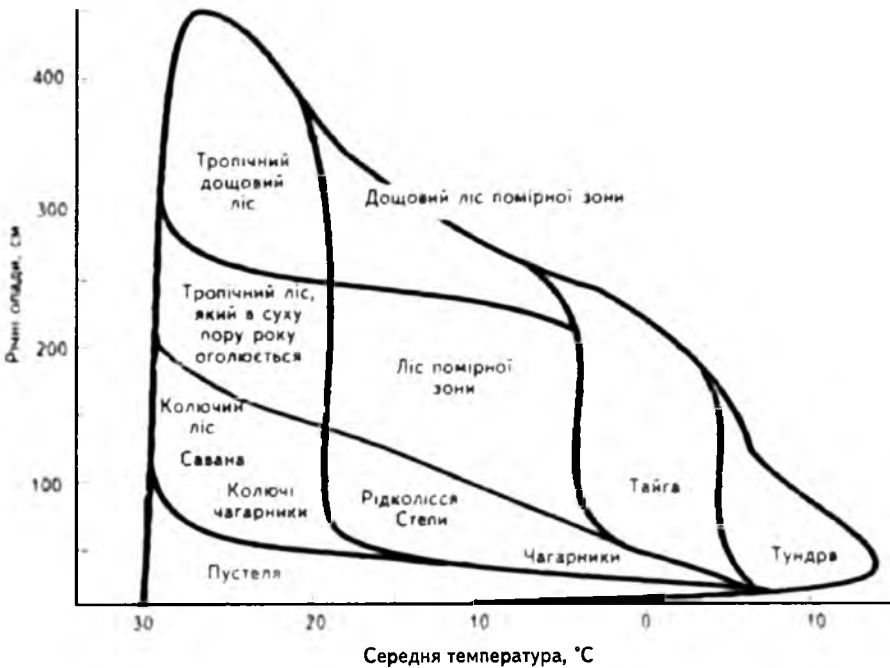


Рис. 3.5. Класифікація типів рослинності за методом Р. Уїттекера, накладена на співвідношення середньої річної температури і суми опадів.

мінливості під впливом місцевих факторів і відбиваються в основному на мезо- і мікрокліматі.

Зупинимося лише на тривалості дії світла. Відомо, що вісь Землі нахилена до площини екліптики під кутом $66^{\circ} 33'$. Цей нахил зумовлює неоднаковість тривалості дня та ночі. Якщо взяти для прикладу 40° північної широти, яка знаходиться недалеко від Львова, то тривалість дня тут розподіляється таким чином: січень — 9,5 год, лютий — 10,5, березень — 11,9, квітень — 13,2, травень — 14,3 год, червень — 18,8 год, а ночі відповідно — 14,7 год, 13,7, 12,4, 11,1, 9,9, 8,8 год. У період рівнодення 21 березня і 23 вересня день і ніч на всій Землі мають однакову тривалість.

Важливу роль тут відіграє падіння сонячного проміння, поглинання якого атмосферою тим більше, чим менший кут.

3.2.1.4. Відносна вологість і опади

Відносна вологість повітря у процентах визначається як відношення фактичної пружності водяної пари, яка міститься в повітрі, до пружності насиченої пари при тій же температурі. Наприклад, у січні в Україні вона коливається в межах 80–85%.

Зростання температури відбувається одночасно зі спадом відносної вологості. В полудень літнього сонячного дня спостерігається найнижчий

показник відносної вологості. Вологість вимірюють психометром Асмана або ж волосяним гігрометром, який відрізняється меншою надійністю.

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

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 слабо зволженими областями. Вони розташовані або по сусідству з холодними морськими течіями, якщо ці райони прибережні, або в центрі крупних материків (пустеля Сахара в Центральній Азії).

3.2.1.5. Екологічна класифікація кліматів

Екологічна класифікація кліматів базується головним чином на використанні двох найважливіших і найкраще вивчених факторів — температури та кількості опадів. Щоб краще зрозуміти характер розміщення на планеті рослинності, звернімось до такого показника, як індекс аридності (посушливості). Цей показник, за Мартонном, дорівнює

$$i = \frac{P}{T + 10},$$

де P — річна кількість опадів, мм; T — середньорічна температура, °С.

Т а б л и ц я 3.1

Індекс аридності для деяких станцій Франції і Північної Африки

Назва станції	P , мм	t , °С	i
Біарріц	1182	14	49
Брест	820	12	38
Париж	560	10	28
Марсель	540	13,5	23
Оран	428	18	15,3
Таманрассет	20	21	0,7

Для визначення індексу аридності (табл. 3.1.) лише для одного місяця користуються формулою

$$i = \frac{12P}{T + 10},$$

де P — кількість опадів за даний місяць, T — середня температура місяця. Цей індекс тим нижчий, чим сухіший клімат. Наприклад, середньорічна кількість опадів в Парижі становить 560 мм, температура 10°C , індекс аридності

$$i = \frac{560}{10+10} = 28;$$

для Орана (Алжир):

$$i = \frac{428}{18+10} = 15,3,$$

для Таманрассета (Африка):

$$i = \frac{20}{21+10} = 0,7.$$

Часто показовішим для еколога є не річний, а місячний індекс аридності, наприклад липня, коли в розпалі сезон вегетації рослин.

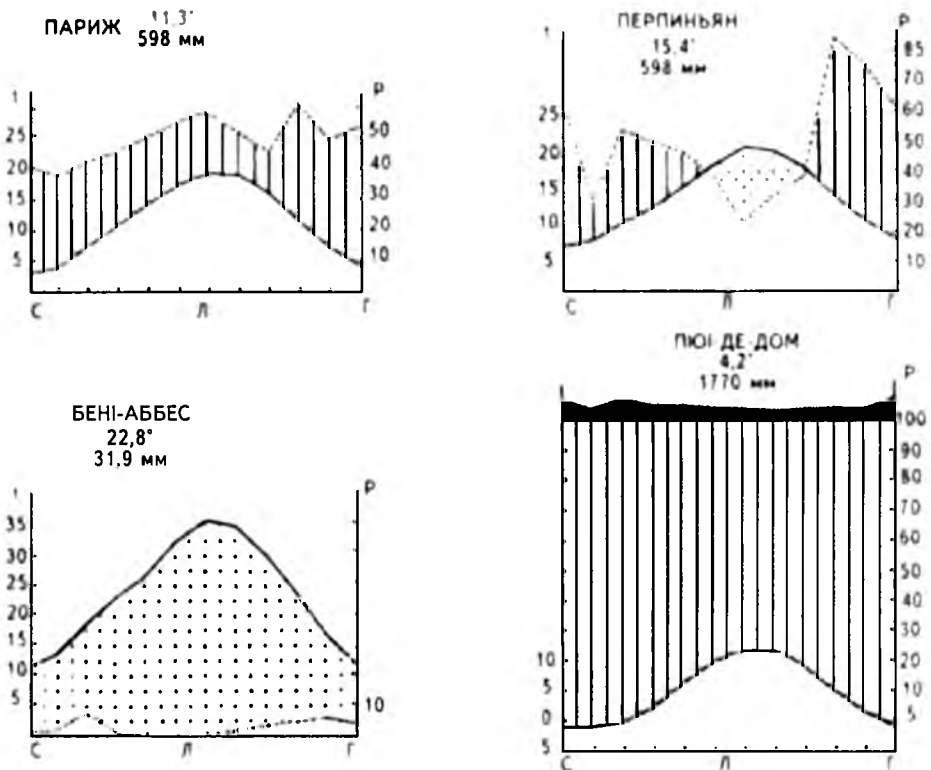


Рис. 3.6. Кліматограми деяких метеостанцій (за Дажо, 1975).

Французький кліматолог Емберже запропонував класифікацію кліматів на основі режиму кліматичних факторів — кількості опадів, температури, вологості, освітленості, що, напевно, правильно з екологічної точки зору, якщо враховувати значення мінливості екологічних факторів, на що звертає увагу Мончадський.

Емберже виділяє такі типи кліматів:

пустельний — дощі випадкові і бувають не щороку. Це клімат екваторіальних і позатропічних районів;

позапустельний — опади підпорядковуються правильному річному режиму;

тропічні клімати — одні ізотермні із вираженим сухим сезоном або без нього — це клімати екваторіальні та субекваторіальні; інші — з про-
явами термічних сезонів — тропічні клімати;

позатропічні — у деяких виражений добовий і сезонний фото-періодизм (таким є океанічні клімати без посушливого сезону, континентальні з посушливою зимою, середземноморські клімати з посушливим літом). Інші клімати відрізняються лише сезонним фотоперіодизмом, сюди належать клімати *субполярні* та *полярні*.

Кожний тип клімату характеризується вологістю, висотою місця і середньою температурою найхолоднішого місяця.

Побудова *кліматограм* є класичним способом представлення клімату даної місцевості (рис.3.6). Порівнюючи кліматограми різних місць, можна швидко виявити їх кліматичні розбіжності і подібність.

Вивчивши кліматограму, можна пояснити можливість поширення і адаптації нового виду, наприклад, шкідника плодів, яким є середземноморська плодова муха. Ця комаха інтенсивно розмножується лише при відповідній температурі і вологості повітря.

¶ 3.2.2. ПОНЯТТЯ ПРО МЕГА-, МЕЗО- І МІКРОКЛІМАТ

Мегаклімат (від грецьк. *мега* — великий) — клімат великих територій: суші, океану, частини півкулі (континентальний, морський, аридний тощо). Основні особливості мегаклімату визначаються надходженням сонячної радіації, процесами циркуляції повітряних мас, характером підстилаючої поверхні.

Мега-, або макроклімат (регіональний клімат, за Мартонном, і великий клімат — за Гейгером), є наслідком географічного й орографічного місцерозташування. Можна говорити про мега- чи макроклімат Західного Лісостепу або Прикарпаття. Полісся чи Карпат. Але цей мегаклімат знаходиться під впливом деяких власних компонентів, які визначають мезоклімат (місцевий клімат Мартонна і малий клімат Гейгера). Клімат лісу, долини, схилу чи вершини гори — це *мезоклімат* (рис.3.7).

Мікроклімат (за Уваровим — еоклімат) — це клімат на рівні організмів. Його вивчення на противагу мега- і мезоклімату має виявити значення середовища для організму чи угруповання організмів. Ці властивості можуть бути виявлені лише за допомогою спеціальної апаратури.

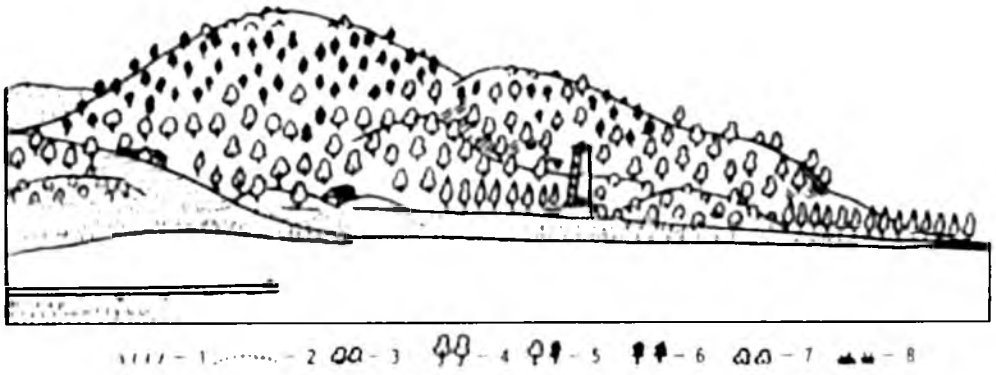


Рис. 3.7. Мезоклімати різних місцезростаць:

- 1 — болота з *Lasius flavus*; 2 — вологі луки з *L. niger*; 3 — річні схили із заростями *L. emarginatus*, *Dolichoderus*, *Componotus aethiops*; 4 — листяний ліс із видами, що належать до родів *Myrmica* і *Formica*; 5 — листяний ліс із *F. ligniperda*; 6 — хвойний ліс з *C. herculeanus*, *F. rufa*, 7 — зарості *C. aethiops*, 8 — степова рослинність вершини гори з *Tetramorium*, *L. alienus*.

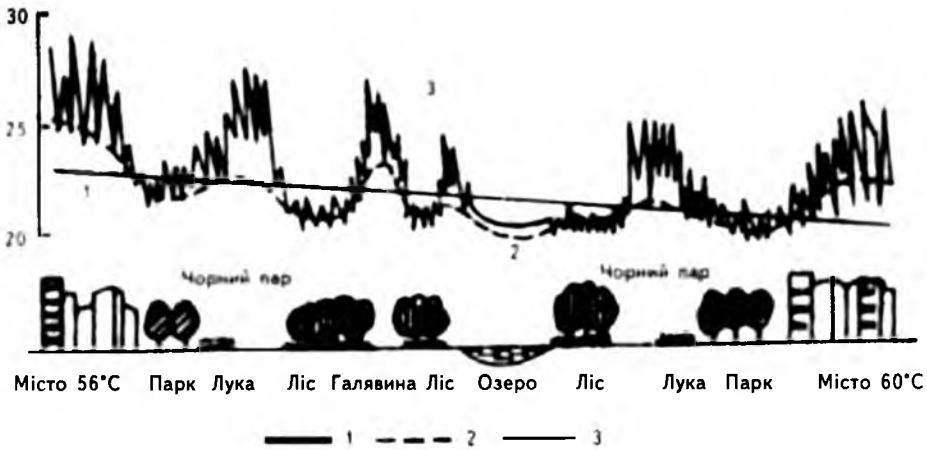


Рис. 3.8. Схema зміни температури повітря в масштабах мегаклімату (1), мезоклімату (2) та мікроклімату (3) на прикладі середньої максимальної температури повітря в червні.

Залежно від величини досліджуваного біоценозу розглянуті кліматичні фактори можуть бути віднесені до мега-, мезо- і мікроклімату (рис.3.8).

3.2.2.1. Мезоклімат гірських ландшафтів

Розрізняють (Госсен, 1955) дві основні категорії гірського клімату: ксеротермальний і гідротермальний. У першому випадку в окремих районах в горах спостерігається сухий період, протягом якого середньомісячна кількість опадів (у міліметрах) нижча подвійного ходу температур. У

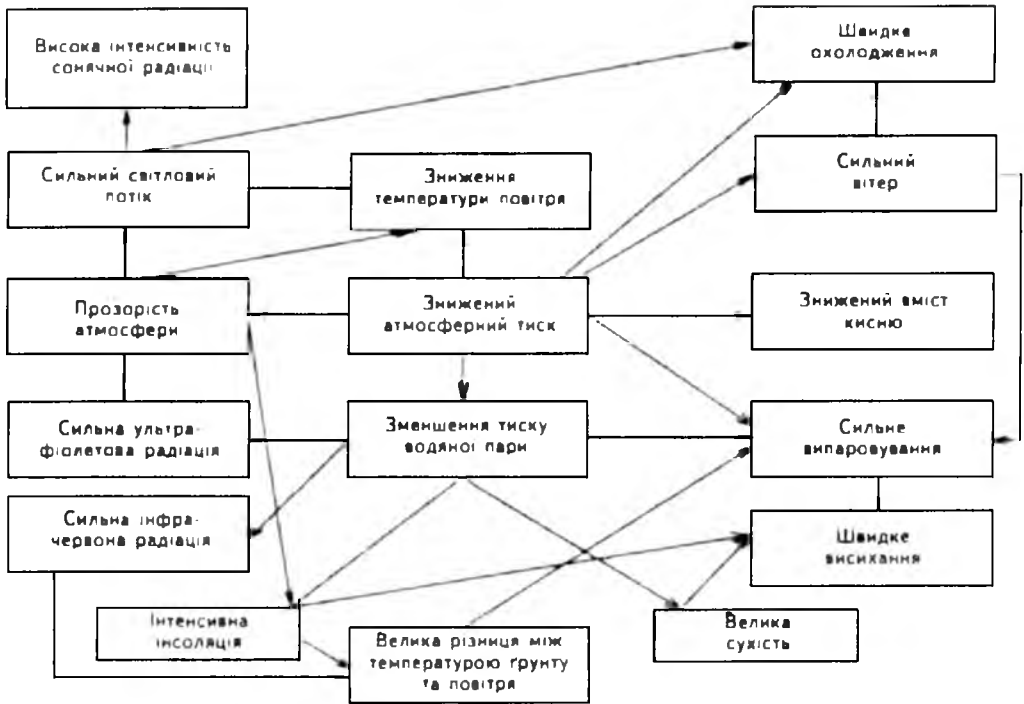


Рис. 3.9. Схема взаємозв'язків між різноманітними кліматичними факторами в горах.

другому випадку сухий період не виражений. Першу категорію спостерігаємо, наприклад, поблизу тропіків або в Північній Африці (Атлаські гори в межах Марокко), другу — в помірному поясі Європи (Карпати).

Атмосферний тиск зумовлює всі інші фактори (рис.3.9), що змінюються з висотою над рівнем моря (висота, м) — 0, атмосферний тиск (в мм рт. ст.) — 760, відсоток кисню порівняно з рівнем моря — 100, для 1000 м відповідно: 674 і 89; для 2000 м: 595 і 89. В зв'язку з тим, що в основному хімічний склад повітря (4/5 азоту і 1/5 кисню) практично постійні, з висотою спостерігається значне падіння парціального тиску кисню. Це особливо відчувають люди і теплокровні тварини, які тому і не можуть підніматися порівняно з комахами і рослинами на значну висоту.

Розрідження повітря на великій висоті впливає на інші кліматичні фактори й особливо на сонячну радіацію, температуру і відносну вологість. Як відомо, сонячна радіація з висотою дещо підвищується. Одночасно, сильно зростає частка ультрафіолетового та інфрачервоного проміння. Крім того, на висоті спостерігається триваліша інсоляція, що пояснює підвищену температуру ґрунту альпійських лук: на висоті 1800 м вона на 2–3°C вища, ніж температура повітря.

Температура повітря на кожні 100 м висоти над рівнем моря знижується на 0,5°C. Підйом у гори на 1000 м в зміні температури

рівноцінний переміщенню на 1000 км на північ. Якщо взяти до уваги, що сніг на висоті 2500 м (Альпи) тане лише в кінці червня і навіть в липні, то зрозуміло, що період вегетації й активності тварин тут скорочується до трьох місяців.

У високих горах, починаючи з певної висоти, не існує такої чіткої сезонної зміни, як на рівнині. Зауважимо, що річна амплітуда, тобто різниця між найвищими і найнижчими середніми значеннями найтеплішого і найхолоднішого місяців, з висотою зменшується: на висотах 460 м — 19,4°C, 880 — 17,1, 1800 — 14,5, 2500 — 13,8, на 7700 м — усього 2°C.

У горах дуже велика різниця між температурами дня і ночі. За ніч відбувається сильне охолодження. Ці температурні скачки, які періодично в липні призводять до заморозків, відіграють важливу роль в житті організмів. Своєрідний морфологічний габітус високогірних рослин (сошна гірська сланка) вчені пояснюють впливом нічних заморозків.

Високо в горах спостерігаються часті зміни вологості і сухості повітря, причому сухість буває майже абсолютною. Цим можна пояснити ксерофільні адаптації гірських рослин і той факт, що багато комах ховаються під камінням, де не так сухо. На висоті 2000 м вологість повітря в 2 рази менша, ніж на рівнині, а на висоті 4000 м вона становить лише 1/4 частину від неї.

Значну роль у горах відіграє *експозиція*. Наприклад, різниця в рослинності добре освітленого південного і слабше північного схилів доводить це твердження. В Карпатах південні мегасхили вкривають букові ліси, а північні — ялицеві. Наприклад, межа вічних снігів в Альпах на південних схилах вища, ніж на північних.

Сніг у горах є важливим екологічним фактором. Сніговий покрив охороняє ґрунт від промерзання: під метровим шаром снігу температура -0,6°C, а на поверхні -33,7°C (Швейцарія). Різниця між нижньою межею вічних снігів і верхньою межею деревної рослинності становить приблизно 800 м. Межа вічних снігів залежить від широтності. В Альпах і Піренеях вона проходить приблизно на висоті 2500 м, а в горах тропічної зони піднімається до 5000 м.

Вітер є суттєвим кліматичним фактором, який часто досягає великої сили. Особливо це характерно для гірсько-долинних вітрів, які утворюються внаслідок стікання в гірські долини холодних мас повітря.

3.2.2.2. Поняття про мікроклімат лісу

Клімат підпологового простору лісу називають мікро-, або фітокліматом. Які ж фактори формують лісовий фітоклімат?

По-перше, світло, а точніше його кількість, яка проходить крізь кро́ни дерев (рис.3.10). У лісах помірної зони освітлюваність поверхні ґрунту може становити до 2% освітленості відкритої ділянки; в тропічному лісі вона може коливатися у межах 0,1–1%. Інтенсивність освітлення підпологового простору в хвойному лісі майже не змінюється, а в листяному має в основному сезонний характер.

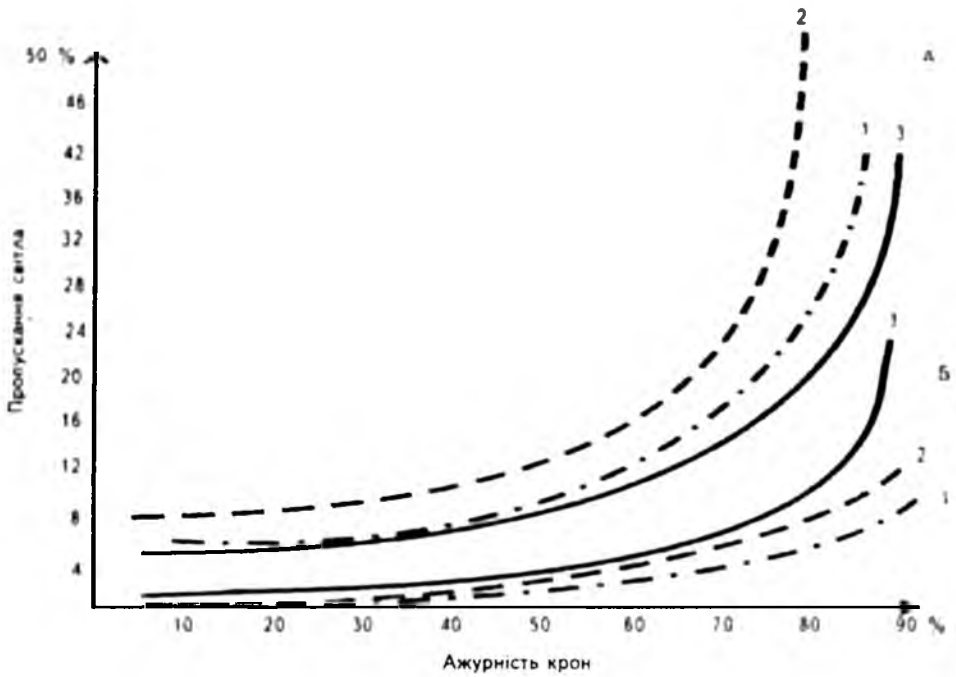


Рис. 3.10. Залежність напруження і спектрального складу світла від ступеня зімкнутості крони:

А – при розсіяному світлі; Б – при повному освітленні; 1 – червоні проміння, 2 – зелене, 3 – голубе.

По-друге, термічний режим. Середньорічна температура в лісі нижча, ніж на сусідніх територіях, не покритих лісом. Різниця між мікрокліматом сосняків і відкритого простору наведена в табл.3.2.

Таблиця 3.2

**Мікроклімат сосняків і відкритого простору
(Брюховицький лісопарк поблизу Львова, липень)**

Місцезнаходження точки спостереження	Повнота	Мікрокліматичні показники			
		температура повітря, °С	відносна вологість повітря, %	швидкість вітру, м/с	освітленість, люкс
Незімкнуті культурні сосни (висота 1,6 м)	1,0	24,8	42,4	0,2	43500
Сосняк 25 років	0,9	21,9	53,7	0,15	2980
Сосняк 55 років	0,7	22,2	51,8	0,3	2320
Сосняк 95 років	0,5	23,4	49,4	0,4	16800
Сосняк 120 років	0,3	24,6	43,6	0,6	28390
Галявина	—	24,2	45,5	0,2	44000

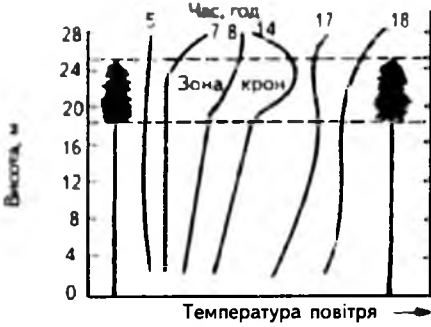


Рис. 3.11. Вертикальний розподіл температури повітря у добовому циклі у лісі.

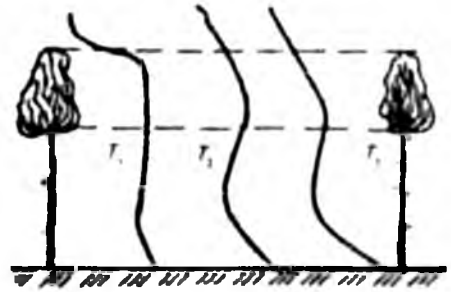


Рис. 3.12. Розподіл відносної вологості повітря у лісі.

T_1 — ранковий тип із сильним пересиханням зони крон у верхній частині; T_2 — полуденний тип із значним пересиханням зони крон і нижче розташованих шарів; T_3 — вечірній тип, пересихання повітря досягає підстилки.



Рис. 3.13. Вертикальний розподіл вітру у хвойному лісі як функція його швидкості на відкритому місці.

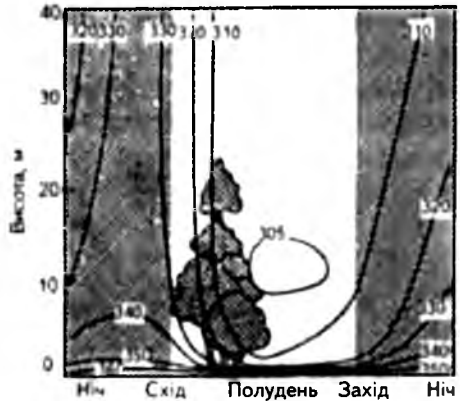


Рис. 3.14. Добова динаміка поля концентрації вуглекислого газу у внутрішній атмосфері мішаного лісу. Показані ізолінії об'ємної концентрації CO_2 в повітрі, вираженої в частинах на мільйон (ppm).

Розрізняють денний і нічний типи температур. Удень найтеплішими є крони дерев. Внаслідок зімкнутості вони утворюють “ефективну поверхню”, аналогічну наземній підстилаючій поверхні (луки, газону, поля). Термічний максимум протягом дня поступово переміщується і на сході сонця він зареєстрований на самих верхів'ях дерев, в 14 год — в їх середній частині, а ввечері — знову на верхів'ях дерев (рис.3.11). Вночі температура практично однакова на всіх рівнях, якщо не брати до уваги ґрунт і нижній двометровий шар повітря, де вона дещо вища. Крім того, вночі в лісі порівняно з відкритим простором температура вища. Коли листя опадає, температурна інверсія майже повністю зникає і максимум спостерігається на рівні ґрунту. Відносна вологість у лісі завж-

ди вища, ніж на відкритому просторі. Характерний розподіл відносної вологості у лісі зображено на рис. 3.12.

По-третє, швидкість вітру (рис.3.13), який зменшує контрастність температур у насадженнях, створених із різних порід.

По-четверте, це власне лісовий фітоценоз, зокрема його породний склад, повнота, вік, а також рельєф, на якому він розміщений.

У лісі вміст вуглекислого газу в повітрі завжди дещо вищий, ніж в полі. Вночі, завдяки інтенсивному диханню мікроорганізмів і припиненню процесу фотосинтезу, концентрація CO_2 збільшується. Найменша його кількість у полудень (рис.3.14).

Дощі відіграють незначну роль у формуванні відносної вологості, оскільки крони дерев затримують значну частину опадів (2/3 в хвойному лісі, а в листяному значно більше). Збереження підвищеної вологості пояснюється, головним чином, низьким випаровуванням, що частково пов'язане зі зменшенням у лісі швидкості вітру (рис.3.15).

В загальному у лісі порівняно з відкритим простором тварини живуть в умовах більш помірною клімату: нижча середня температура, підвищена в середньому вологість повітря, невелика циркуляція повітря і незначна освітленість. При цьому вони отримують велику кількість червоних та інфрачервоних променів і мало жовтих та зелених.

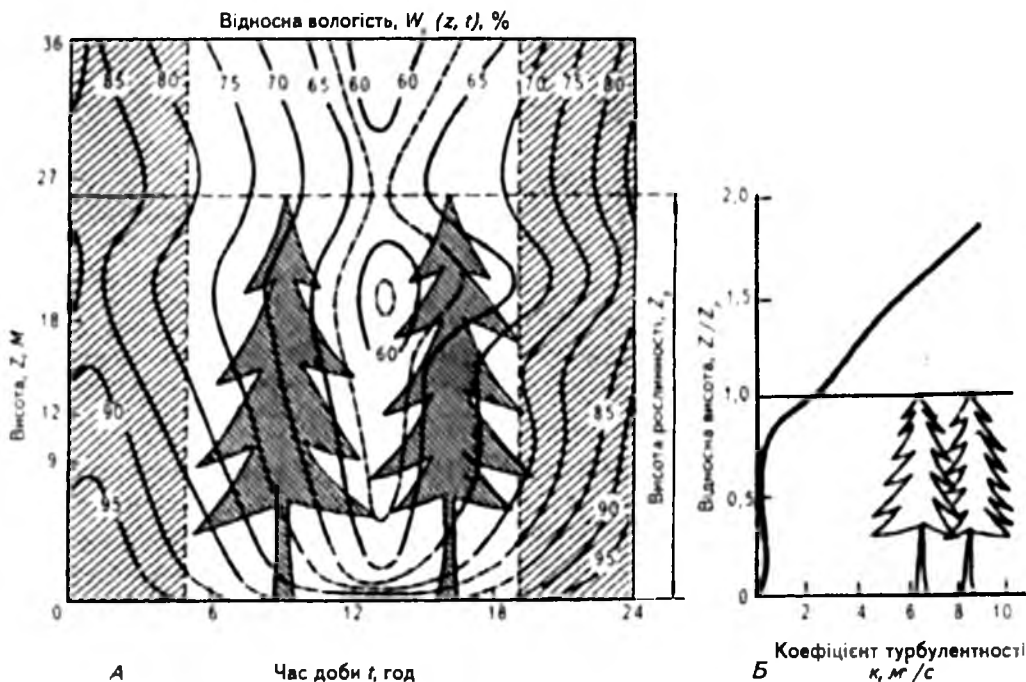


Рис. 3.15. Добова динаміка поля відносної вологості повітря $W(z, t)$ в літній день (А) і вертикальний розподіл коефіцієнта турбулентності R_z (Б) в екосистемі складного ялинища.

Водночас в лісі є окремі місцезростання з відмінними від згаданого вище мікроклімату: галявини, вікна, стовбури дерев, дупла. На малих галявинах часто спостерігаємо застій теплого повітря, а також пізньовесняні морозобоїни. Взимку на великих галявинах застоюється морозне повітря. Влітку галявини вирізняються посушливістю.

Цікаві мікрокліматичні особливості стовбура дерева. Наприклад, температура під корою верхньої частини стовбура зрубаного дерева досягла максимального 37°C , а середня становить $20,1^{\circ}\text{C}$, на нижній частині стовбура максимальна температура не перевищує $24,2^{\circ}\text{C}$, а середня — $20,1^{\circ}\text{C}$. Максимальна температура повітря в цей час сягала $26,7^{\circ}\text{C}$, а середньодобова $19,3^{\circ}\text{C}$. Це стосується також і відносної вологості: під щільною корою, покритою мохом, відносна вологість досягає 100%. У дуплах відносна вологість вища, ніж оточуючого середовища. Вночі тут тепліше, вдень прохолодніше.

3.2.2.3. Мікроклімат ґрунту

Лісівнику, який створює лісові культури та лісові розсадники, доводиться мати справу з особливістю мікроклімату ріллі. Тут спостерігається велика різниця між денними і нічними температурами. З глибиною ця різниця поступово зменшується. Удень температура сильно зростає в міру наближення до поверхні ґрунту. Тому часто на поверхні теплої землі можна спостерігати рої розпластаних мушок, полюбують нагріту землю ящірки і гадюки. В інтервалі від 1 мм до 1 см над поверхнею ґрунту часто спостерігаємо зниження температури, яке перевищує 6°C .

Незадовго до заходу сонця настає інверсія температур, в міру наближення до землі повітря стає холоднішим. Оскільки ґрунт є добрим провідником тепла, то він сильно нагрівається вдень і так само сильно охолоджується вночі. Якщо теплопровідність (спушений ґрунт) зменшується, то температурна різниця стає меншою.

З глибиною добова різниця температури ґрунту швидко зменшується: на глибині 40 см вона зникає. Річні температурні коливання також зменшуються: на глибині 7,5 м різниця температур влітку і взимку не перевищує $1,5^{\circ}\text{C}$.

Зміна вологості також сильно виражена поблизу поверхні ґрунту. Як правило, повітря буває вологішим удень і сухішим вночі, коли випадає роса.

3.2.2.4. Горизонтальні та вертикальні температурні градієнти Радченка

На кожен частину рослини в різні пори року і доби впливають різні температури внаслідок майже постійної динаміки тепла і світла, що надходить із оточуючого середовища. Амплітуду цих коливань російський вчений С.І.Радченко назвав *температурними градієнтами в часі* — *сезонними і добовими* (рис.3.16). Різниця температур коріння, листя та

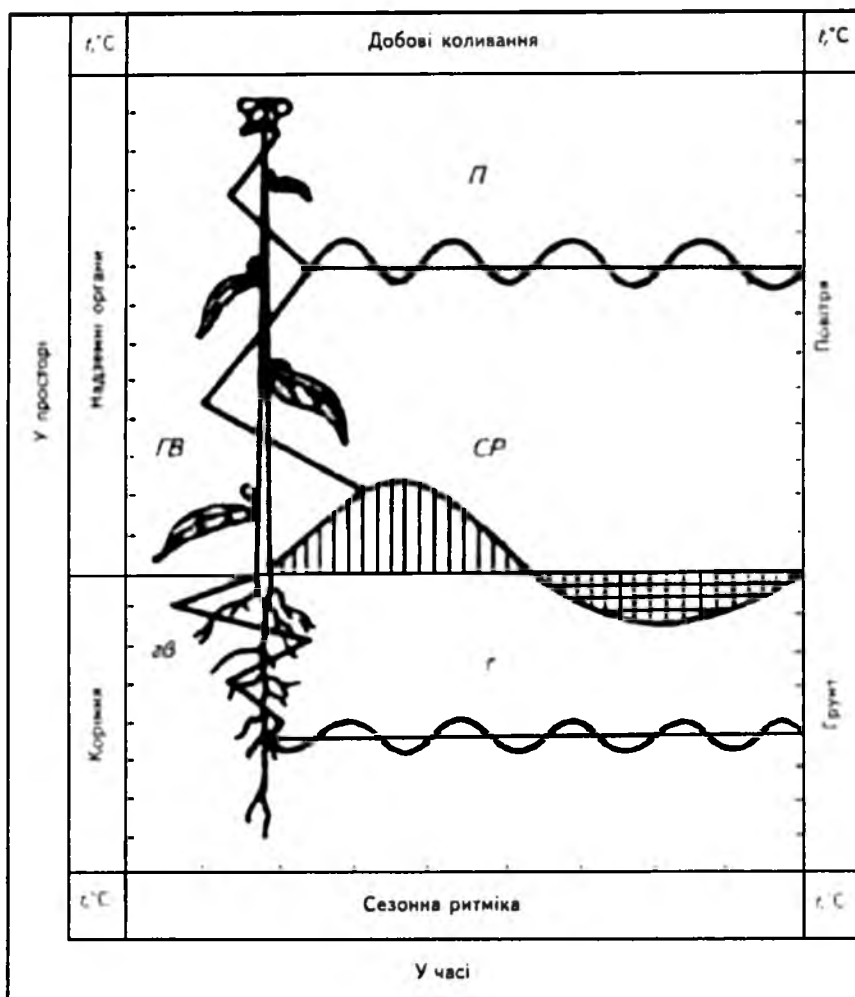


Рис. 3.16. Схема взаємозв'язку градієнтів в часі і просторі.

Добові коливання температури повітря (P) і ґрунту ($Г$): криві над горизонтальними лініями – денна температура; криві під лінією – нічна температура; $СР$ – сезонні та річні коливання температури повітря і ґрунту; $ГВ$ – горизонтально-вертикальна динаміка температури повітря і надземних органів рослини; $зв$ – горизонтально-вертикальна динаміка температури ґрунту і кореневої системи.

інших органів, які розташовані в різних точках дерева, одержали назву *температурних градієнтів – вертикальних і горизонтальних* (рис.3.17). Оскільки температура тіла рослин не завжди відповідає температурі ґрунту або повітря, то вчений виділяє дві основні групи градієнтів – *середовища і рослини*. Останні, в свою чергу, поділяються на *фізичні і біологічні*.

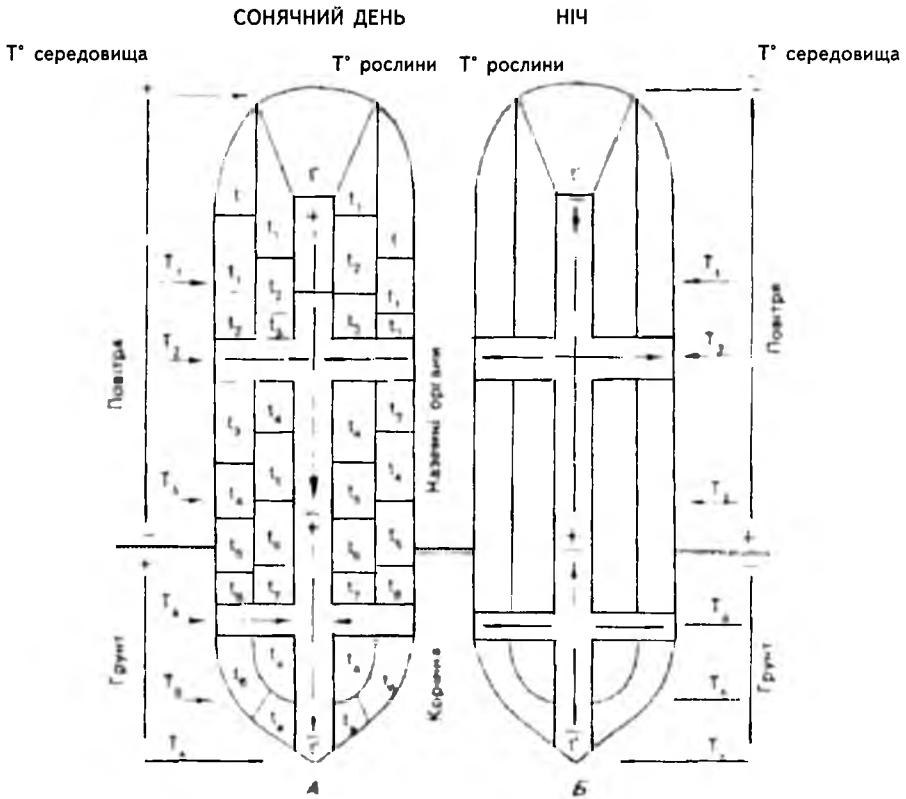


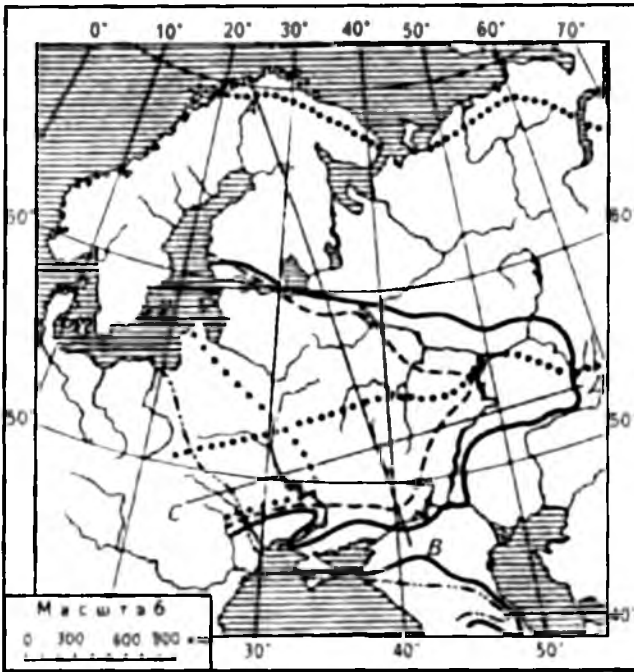
Рис. 3.17. Схема вертикального і горизонтального профілю температурних градієнтів рослини (за С.І. Радченком, 1966):

A — від'ємний, *B* — позитивний градієнт, T_1-T_3 , t_1-t_3 — температура повітря і надземної частини рослини,
 T_4-T_6 , t_4-t_6 — температура ґрунту та коріння.

✓ 3.2.3. ВЗАЄМОДІЯ КЛІМАТУ І РОСЛИННОСТІ

Як зазначено вище, клімат є головним фактором, який визначає характер рослинності — автотрофного блоку екологічних систем. Водночас рослини також певною мірою впливають на клімат. Як клімат, так і рослинність визначають процеси ґрунтоутворення і склад тваринного світу, який населяє дану місцевість. Про це свідчать дані таких наук, як біогеографія чи зоогеографія.

Життєві форми наземних рослин, пристосованих до конкретного кліматичного режиму, часто мають подібну морфологію і характер росту. Наприклад, для тропічного дощового лісу типовими є ліани, епіфіти і види з широкою листовою пластинкою. Вічнозелені хвойні домінують у дуже холодних районах північних широт або високогір'їв, а дрібні



Умовні позначення

— ··· — Бук ++++ Граб ————— Дуб звичайний · · · Ялина — — — Ясен

Рис. 3.18. Кліматичні профілі АВ і СД, ареали деревних порід.

морозостійкі тундрові види займають ще вищі широти і висоти. На рис.3.18 зображені кліматичні профілі ареалів кількох лісоутворюючих порід.

Райони середніх широт з помірною кількістю опадів звичайно вкриті лісами із широколистяних листопадних порід, тоді як жорстколистяні (склерофітні) вічнозелені чагарники або, як їх часто називають, чапарраль, трапляються в районах із зимовими дощами і відчутним дефіцитом вологи протягом весни, літа і осені (Іспанія, Італія, США (Каліфорнія), Австралія).

В областях зі сталим кліматом, як правило, трапляється менше життєвих форм рослин, ніж в районах, де він менш сталий. У цілому клімат і рослинність добре відповідають одне одному, недарма кліматологи деколи використовують характер рослинності як найкращий показник клімату. Наприклад, дощові ліси відомі в тропіках і субтропіках. Листопадні ліси ростуть в умовах помірного і більш сухого клімату. Рослинність саван і прерій характеризує напівпосушливі області, а рослинність пустель — надто сухі.

Безумовно, топографія і ґрунти також відіграють роль у визначенні типів рослинності, тобто рослинних формацій. Такі крупні угруповання характерних типів рослинності і тварин називають *біомами* (рис.3.19).

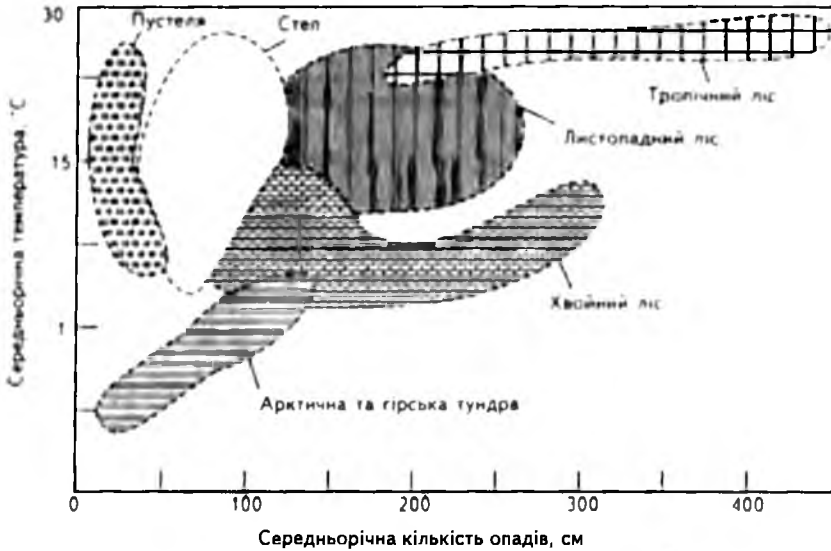


Рис. 3.19 Розміщення шести основних біомів за середньорічними температурами і середньорічною кількістю опадів.

Рослинні організми регулюють мікрокліматоп. Розміщуючись паралельно або перпендикулярно сонячному промінню, організми (або окремі їх частини, наприклад, листки) можуть зменшувати ту загальну кількість сонячної енергії, яка на них в дійсності потрапляє. В полудень листя яскраво освітлених крон дерев часто опускається, тоді як листя затіненого підліску звичайно підставляє сонячному промінню всю свою поверхню.

Основна роль рослинного покриву — пом'якшувати більшу частину добових коливань, наприклад, температури, вологості та вітру. Водночас фотосинтез і дихання рослин впливають також на добові зміни концентрації кисню і вуглекислого газу.

√3.2.3.1. Світло як екологічний фактор

Розглядаючи екологічне значення світла, слід відзначити його основну роль у фотосинтезі зелених рослин, оскільки воно сприяє утворенню органічної речовини — рослинної біомаси, тобто первинної біологічної продукції, від трансформації і використання якої залежить життя на Землі.

Для рослин важливі промені видимої та невидимої частин спектра, особливо *оранжево-червоні* (0,65–0,68 мкм) і *синьо-фіолетові* (0,40–0,50 мкм). Найменше поглинаються *жовто-сині* (0,50–0,60), майже не поглинаються інфрачервоні. Причому “далеке” інфрачервоне проміння (довжина хвилі понад 1,05 мкм) бере участь у теплообміні рослин, а тому проявляє певний позитивний вплив, особливо при дії низьких температур оточуючого середовища (рис.3.20).

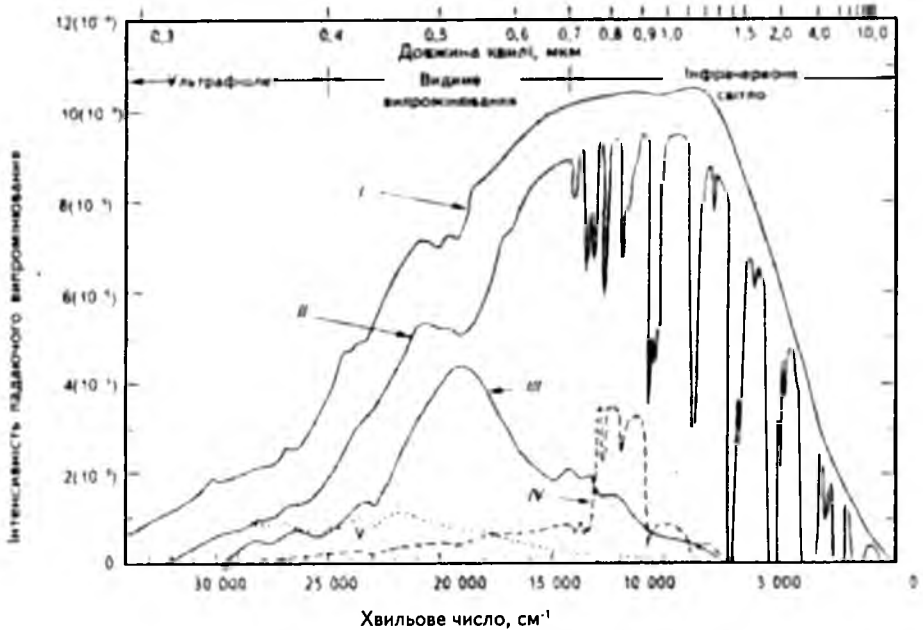


Рис. 3.20. Спектри не зміненого атмосферою сонячного випромінювання (I; $2,00 \times \text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{хв}^{-1}$), сонячного випромінювання на рівні моря в ясний день (II; $1,34 \times \text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{хв}^{-1}$), сонячного світла, яке пройшло крізь суцільну хмарність (III), сонячного світла, яке пройшло крізь намет рослинності (IV), та світла чистого блакитного неба (V).

В умовах високих температур *інфрачервона* радіація негативно впливає на рослини. Справа в тому, що це проміння поглинається головним чином не пігментами листя, а водою, яка міститься в тканинах і плазмі клітини, отже, воно може призвести до перегріву рослин.

Великою активністю відрізняються *ультрафіолетові промені* (0,06–0,30 мкм). Одні з них, які негативно впливають на рослини, не досягають поверхні Землі; їх затримує озоновий шар і різні частинки у верхній частині атмосферного купола Землі. Земної поверхні досягають найдовші з ультрафіолетових променів — з довжиною хвилі 0,38–0,40 мкм, так звані “близькі”. Вони сприяють фотосинтезу рослин, особливо якщо останні одержують ці промені в помірних дозах. У таких випадках вони стимулюють ріст і розмноження клітин, сприяють синтезу високоактивних біологічних сполук, підвищуючи в рослинах вміст вітамінів, антибіотиків, а отже, й стійкість рослинних клітин до захворювань.

Сонячну енергію, яку зелені рослини поглинають і використовують у процесі фотосинтезу, називають *фізіологічно активною радіацією*, або скорочено ФАР, яка обмежена довжиною хвилі 0,38–0,71 мкм, але і в цих межах вона неоднаково поглинається рослинами. Активність ФАР залежить від присутності в рослині кольорових пігментів: хлорофілів, каротиноїдів, фікоціанів та інших, які вибірково працюють у спектрах ФАР.

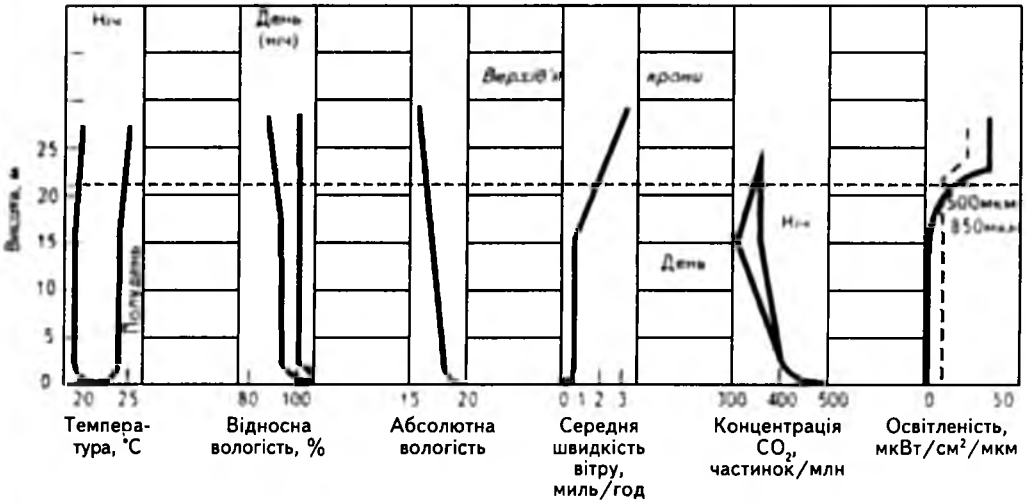


Рис. 3.21. Епюра вертикального розподілу значень основних мікрометеорологічних характеристик внутрішньої атмосфери (аеротопу) екосистеми вологого тропічного лісу в Пуерто-Ріко.

Зелені пігменти (хлорофіли) мають два основних максимуми поглинання — в червоній і синьо-фіолетовій частинах спектра. Каротиноїди ж поглинають окремі промені лише в синьо-фіолетовій частині спектра. Активність ФАР і вплив хвиль окремих частин спектрів залежить від кута падіння променя, прозорості атмосфери, розсіювання тощо.

В житті рослин велике значення має також кількість падаючого світла, тобто *інтенсивність освітлення*. Як відомо, вона залежить передусім від широтності і протягом вегетаційного періоду змінюється. В містах через забруднення атмосфери освітлюваність на 5–15% нижча, ніж в приміських зонах. Рослинний покрив, особливо деревні угруповання, пропускають під намет лише незначну частину світла — 5–10% (рис.3.21).

У рослин у процесі природного відбору виникли численні пристосування, які дають їм змогу жити в різних умовах освітлюваності. За ставленням до світла рослини поділяють на три групи: світлолюбні, тіньюлюбні та тіньювиривалі.

Світлолюбні рослини, або *геліофіти*, можуть нормально розвиватись лише при достатньо яскравому світлі. Прикладом можуть служити лучні трави — райграс високий, тимофіївка лучна; рослини степів — ковила, перекотиполе; пустель — верблюжа колючка, саксаул, кактуси. З лісових рослин — це дерева першого ярусу та трави-ефемери, які розвиваються до розпускання листя дерев і чагарників (анемона, ряст).

Тіньюлюбні рослини, або *сціофіти*, розвиваються в умовах досить слабкої освітлюваності. При яскравому освітленні, особливо в умовах конкуренції з іншими видами, вони жити не можуть. До тіньюлюбних належать рослини, які живуть у нижніх ярусах фітоценозів (кислиця, веснівка дволиста, копитняк, вороняче око).

Тіньовитривалі види, або *факультативні геліофіти*, як правило, рослини помірних зон — лісові та лучні трави: тонконіг лучний, костриця червона, суниці лісові, грястиця збірна, а серед дерев — липа, черемха, горобина, смерека тощо.

Чітка вираженість світлолюбності (чи тіньюлюбності) властива, головним чином, видам, вузькоприсосованим до світла (стенотипам). У широкоприсосованих видів, до яких належать тіньовитривалі рослини, проявляються риси то одних, то інших екологічних форм. Водночас світлолюбні і тіньюлюбні види мають свої характерні риси (класичний приклад кульбаби і сосни). Якщо взяти органи світлолюбних і тіньюлюбних рослин, наприклад, кореневу систему, стебло і листя, то вони будуть значно відрізнятися за структурою, розмірами тощо. По-різному перебігає в них процес фотосинтезу.

Рослини упродовж життя потребують неоднакової кількості світла. Більшість деревних видів у молоді роки є справжніми тіньюлюбями: клен гостролистий, бук, смерека, ялиця.

На рослини впливають не лише інтенсивність і якість світла, але й тривалість освітлення. З цим пов'язані добовий і сезонний ритми розвитку активності рослин, названі *фотоперіодизмом*.

Розрізняють два типи фотоперіодизму: *короткоденний* і *довгоденний*. Відомо, що довжина світлового дня, крім періоду року, визначається географічним положенням місцевості. Короткоденні види ростуть в основному у низьких широтах, а довгоденні — у помірних і високих. У видів з широким ареалом північні особини можуть відрізнятися за типом фотоперіодизму від південних. Таким чином, тип періодизму — це не екологічна, а систематична особливість виду.

У довгоденних рослин і тварин довгі весняні та ранньолітні дні стимулюють ростові процеси і підготовку до розмноження. Скорочені дні другої половини літа й осені гальмують ріст рослин і зумовлюють процеси підготовки до зими. Закономірність сезонного розвитку природи вивчає прикладна галузь екології — *фенологія* (наука про явища).

Світло є важливим фактором, який впливає на процеси розмноження рослин і тварин. У багатьох рослин нестача світла гальмує цвітіння, а отже, і розмноження. Мохи, які ростуть в умовах світлового дефіциту, розвивають лише вегетативні органи. Для багатьох тварин тривалість дня є фактором, що регулює ритм розмноження.

Сприйняття світлових сигналів тваринами відбувається за допомогою органів зору. Подразнення передаються через нервову систему, відомі три шляхи впливу їх на систему розмноження. Перший пов'язаний з ендокринною системою, яка виділенням гормонів ініціює статевий цикл. Другий шлях — це вплив через кормовий фактор. У багатьох тварин світло стимулює потребу в їжі, прискорює перебіг процесів розвитку, які зумовлюють дозрівання статевих органів. І нарешті, третій шлях — це безпосередня дія видимого випромінення. Крім того, його підсилення може впливати на процеси розмноження.

Часто світло виступає як фотоперіодичний стимулятор. Щоб росли-

на могла вступити в черговий цикл росту і розвитку, їй потрібно пережити холод і одержати таким чином фізіологічне підтвердження того, що зима минула. Тоді поряд з температурою й іншими стимулами виступає світло у вигляді *тривалості фотоперіоду*, сигналізуючи про припинення періоду спокою (і відповідно початок вегетації). Наприклад, для проростання насіння берези повислої (*Betula pendula*) такий фотоперіодичний стимул просто необхідний. Правда, якщо насіння берези охолоджувати, то воно проростає і без світлового стимулу.

Фотоперіодизм тісно пов'язаний з відомим механізмом біологічного годинника і служить універсальним засобом регулювання функцій у часі. Біологічний годинник зв'язує між собою ритми факторів середовища і фізіологічні, даючи змогу організмам передбачати добу, сезонну, припливно-відпливну й іншу періодичність. Характерним є те, що хоча вищі рослини і тварини різко відрізняються морфологічною будовою, зв'язки з фотоперіодичністю середовища у них подібні. Справа в тому, що довжина дня живими організмами сприймається чутливими рецепторами, такими, як око у тварин або спеціальний пігмент в листях рослин, а ці рецептори, в свою чергу, активізують один або декілька ланцюгових механізмів, які включають гормони і ферменти, зумовлюючи відповідний фізіологічний або поведінковий ефекти. Правда, сьогодні точно не відомо, який компонент цієї послідовності вимірює час.

✓ 3.2.3.2. Температура як екологічний фактор

Сонячна енергія не лише забезпечує рослини світлом, але й створює такі температурні умови, які необхідні для їх життєдіяльності. Як світловий, так і температурний режими змінюються на Землі протягом року, доби. Вони залежать від широти місцевості, висоти над рівнем моря, а також місцевих факторів — характеру вітрів, близькості теплих чи холодних течій, льодовиків, кольору ґрунтів тощо. Причому нагрівання Землі відбувається тим швидше, чим прозоріша атмосфера в момент освітлення і чим вище стоїть сонце над горизонтом.

Залежно від температури на Землі, починаючи від екватора, виділяють декілька кліматичних зон:

1. *Тропічна*. Мінімальна середня температура понад $+16^{\circ}\text{C}$. Місячні і річні коливання дуже малі. Вегетаційний період триває цілорічно.

2. *Субтропічна*. Вегетаційний період триває цілорічно, але протягом 1–4 місяців спостерігається зниження температури. Теплові коливання значніші, ніж у тропічній зоні.

3. *Помірно тепла*. Максимальна середня температура вища 0°C , але нижча $+16^{\circ}\text{C}$. Помітний перепад зимових температур. Проте перерви у вегетації через нестачу тепла немає, але теплолюбних рослин у флорі дуже мало.

4. *Помірно холодна*. Середня річна температура вища 0°C . Чітко виділяються сезони року. Найтепліший місяць — липень, його середня температура становить понад $+10^{\circ}\text{C}$. Вегетаційний період триває 7–8

місяців і переривається через нестачу тепла наприкінці осені. Однак деревна рослинність може тут існувати, витримуючи досить низькі температури.

5. *Холодна полярна*. Середньорічна температура території Крайньої Півночі (окрім Кольського п-ва, який омивається Гольфстрімом) нижче 0°C . Середня липнева температура менше 10°C . Вегетаційний період триває 3,5–4 місяці, а саме літо — 2–3 місяці. Протягом усього вегетаційного періоду спостерігаються нічні заморозки.

Перехід від одної зони до іншої здійснюється поступово, і на кожний градус широти середня температура зменшується приблизно на $0,5^{\circ}$. Зниження середньої річної температури спостерігається і з підвищенням над рівнем моря. Найтепліші нижні пояси, найхолодніші — найвищі.

Фізіологи давно встановили, що багато процесів, які відбуваються в рослинах, залежать від трьох температурних величин: мінімальної, оптимальної та максимальної. При мінімальній температурі процес лише починається, при оптимальній він перебігає найінтенсивніше, при максимальній припиняється.

Від температури значною мірою залежить хід фотосинтезу та транспірації (рис.3.22, 3.23). У більшості рослин найінтенсивніше фотосинтез протікає при температурі понад $+20-25^{\circ}\text{C}$. Встановлено, що при температурі понад $+30-35^{\circ}\text{C}$ процес фотосинтезу сповільнюється, а при температурі $+40-45^{\circ}\text{C}$ припиняється. Проходження температурних порогів під наметом лісу залежить від висоти над землею поверхнею (рис.3.24).

Хід температури впливає на процес нагромадження органічної речовини. Багато в чому він подібний до процесу фотосинтезу, але на ньо-

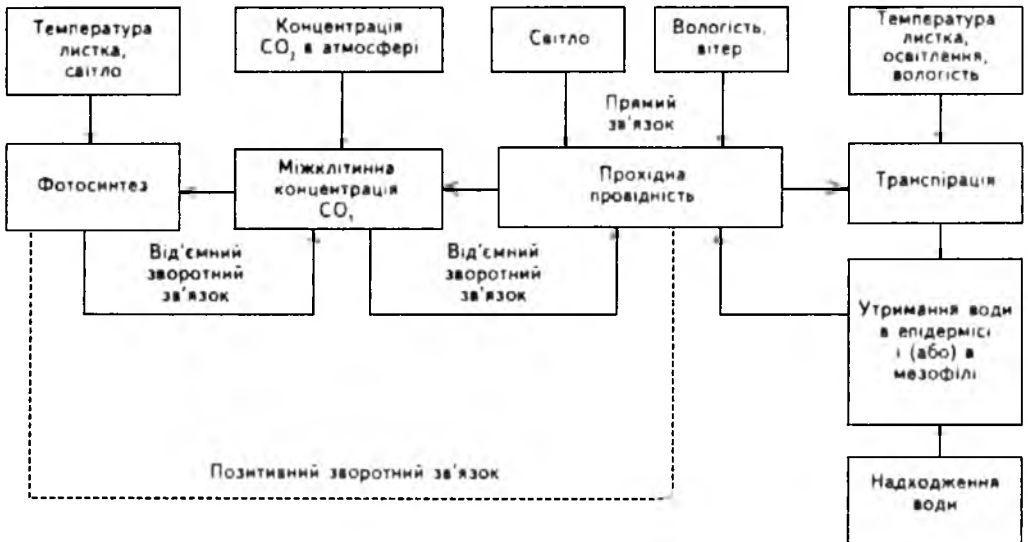


Рис. 3.22. Схема регуляції роботи продигового апарату.

го впливає інтенсивність процесу дихання, яка при підвищенні температури швидко зростає, а при зниженні — падає. З підвищенням температури на кожні 10°C швидкість хімічних реакцій при диханні майже подвоюється. Якщо рослина не має спеціальних пристосувань для захисту від дії високих температур, то при нагріванні до +50°C у багатьох з них крива дихання різко падає вниз і рослини гинуть. Наприклад, пошкодження листя картоплі спостерігається вже при температурі +40°C. Однак в умовах, де високі температури є звичайним явищем і тривають довший час, більшість рослин пристосувались переносити жаркий період у стані анабіозу.

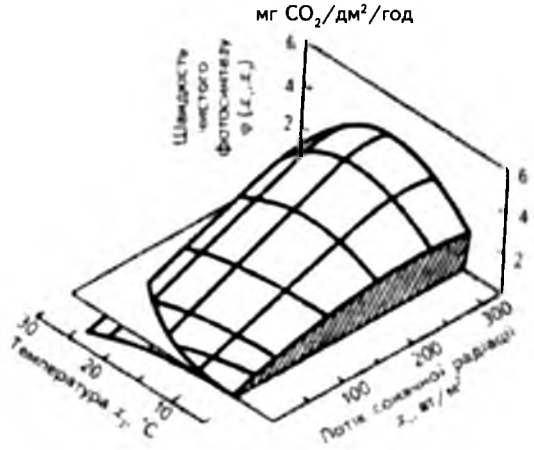


Рис. 3.23. Функція відгуку $\phi(x_1, x_2)$ швидкості чистого фотосинтезу вереску *Calluna vulgaris* на інтенсивність сонячної радіації x_1 і температуру повітря x_2 .

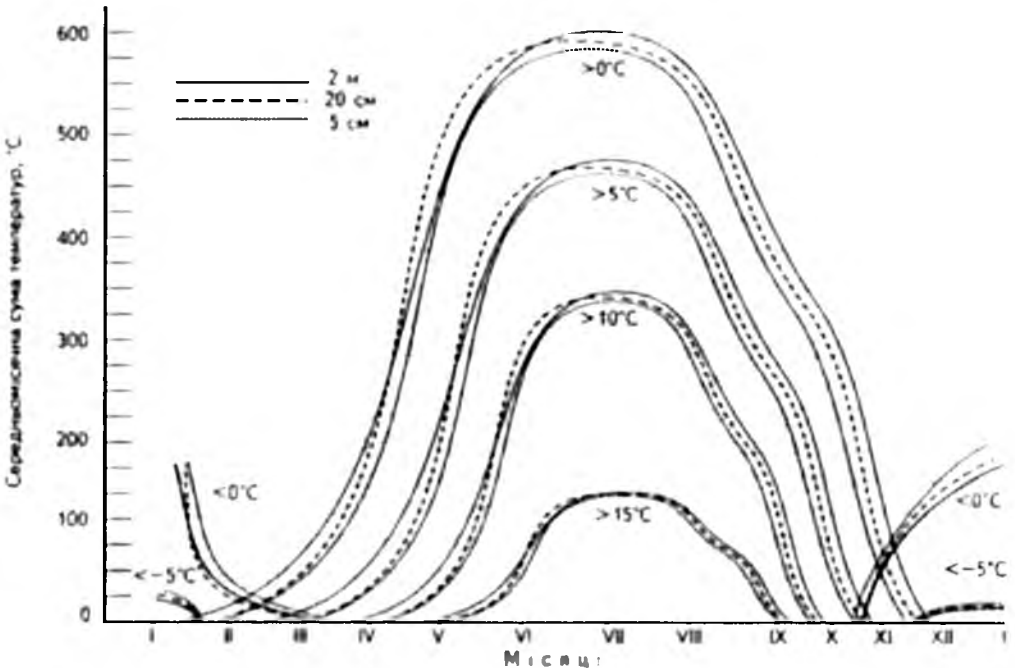


Рис. 3.24. Середньомісячна сума температур, що переважали термічні межі в Іспанії біля Кракова у 1966–1970 роках на різній висоті над ґрунтом.

Температура впливає на кореневе харчування рослин. Цей процес можливий лише тоді, коли температура ґрунту буде на декілька градусів нижча температури повітря. Якщо температура ґрунту і повітря однакова ($+22^{\circ}\text{C}$), то стан рослин різко погіршується і вони не дають квітів (льон, гречка). При подальшому підвищенні температури ґрунту до $+34^{\circ}\text{C}$ починався відпад верхкових бруньок, стебел, а згодом гинула вся рослина. Негативно впливають на рослину і такі умови, коли температура ґрунту є низькою, а повітря — високою. Це призводить до послаблення всмоктування поживних речовин.

Стосовно температури як екологічного фактора розрізняють дві групи рослин: *теплолюбні* (термофіли) і *холодолюбні* (психрофіли). Теплолюбними називають рослини, які добре розвиваються в умовах високих температур, холодолюбними — рослини, які можуть рости в умовах досить низьких температур.

Справжніми термофілами є рослини-вихідці з тропічних районів. Вони зовсім не переносять низьких температур і гинуть уже при 0°C . Під час настання холодів термофіли починають хворіти і гинуть навіть без фізичного заморожування. Причиною є порушення обміну речовин, яке веде до “простуди” організму.

Багато термофільних видів можуть переносити дуже високі температури (верблюда колючка $+70^{\circ}\text{C}$, синьо-зелені водорості $+75^{\circ}\text{C}$). Однак у більшості рослин уже при температурі $+40^{\circ}\text{C}$ спостерігаються ознаки пригнічення, а при $45\text{--}50^{\circ}\text{C}$ багато з них гине. Загибель рослин при високих температурах багато в чому пояснюється дією аміаку, що нагромаджується в тканинах у процесі розпаду білків й амінокислот, а також дією інших речовин типу токсинів, які отруюють цитоплазму. При температурі від $+50^{\circ}\text{C}$ і вище до цієї отруюючої дії приєднується згорання цитоплазми, що прискорює процес відмирання.

У жаростійких рослин розвинута здатність нагромаджувати органічні кислоти, які зв'язують аміак, роблячи його нешкідливим для рослин. Крім жаростійких клітин і тканин ці види в процесі еволюції здобули такі захисні властивості, як скорочення поверхні рослин, розвиток волосків, поява ефірних залоз, виділення солей, кристали яких заломлюють сонячне проміння, а також поширений *анабіоз* — *тимчасове припинення або уповільнення життєвих процесів*.

Однак фактор високих температур діє не один, він опосередковано змінює весь комплекс умов місцезростання, особливо вологість середовища як *атмосферну*, так і *ґрунтову*. Ось тоді для рослин створюються суворі умови зневоднення організму, які часто призводять до їх всихання.

Часто рослини страждають від низьких температур. Як свідчить статистика, щорічно народне господарство втрачає частину врожаю польових, плодових і субтропічних культур через пошкодження їх у зимовий період. Люди з давніх-давен займалися захистом рослин від вимерзання: снігозатримання, окурення садів під час цвітіння, покриття сходів гіллям, пристінна посадка субтропічних рослин (клемагіси).

Відносно погодних умов рослини поділяють на *морозостійкі* та

неморозостійкі. За ступенем адаптації до умов крайнього дефіциту тепла можна виділити три групи рослин:

1. *Нехолодостійкі* — сильно пошкоджуються або гинуть при температурах, вищих за точку замерзання води. Загибель пов'язана з інактивацією ферментів, порушенням обміну нуклеїнових кислот і білків, руйнуванням мембран і припиненням дії асиміляторів. Це рослини дощових тропічних лісів, водорості теплих морів.

2. *Неморозостійкі* — переносять низькі температури, але гинуть, як тільки у тканинах починає утворюватись лід. При настанні холодного періоду року в них підвищується концентрація осмотично активних речовин у клітинному соці і цитоплазмі, що знижує точку замерзання до -5° — -7°C . Вода у клітинах може охолоджуватися нижче точки замерзання без остаточного утворення льоду. Переохолоджений стан нестійкий і триває до кількох годин, що дає змогу рослинам переносити приморозки. Це стосується вічнозелених субтропічних видів. У період вегетації всі листяні рослини неморозостійкі.

3. *Морозостійкі, або льодостійкі*, — ростуть у регіонах з сезонним кліматом і холодними зимами. Під час сильних морозів наземні органи дерев і чагарників промерзають, але зберігають життєвість. Ці рослини, готуючись до морозів, поступово проходять попереднє загартовування після того, як закінчаться ростові процеси. *Загартовування* — це нагромадження у клітинах цукрів (до 20–30%), похідних вуглеводів, деяких амінокислот та інших захисних речовин, які зв'язують воду. Після закінчення зимового спокою загартовування втрачається. Весняні приморозки, які настають раптово, можуть пошкодити ростові пагони і особливо квіти навіть у морозостійких рослин.

За ступенем адаптації до високих температур виділяють такі групи організмів:

1) *нежаростійкі* — пошкоджуються вже при температурі $30-40^{\circ}\text{C}$ (водні квіткові, наземні мезофіти);

2) *жаровитривалі еукаріоти* — рослини сухих місцезростань з сильною інсоляцією (степи, пустелі, савани, сухі субтропіки і т.п.) переносять півгодинне нагрівання до $50-60^{\circ}\text{C}$;

3) *жаростійкі прокаріоти* — термофільні бактерії і деякі види синьо-зелених водоростей, які можуть жити в гарячих джерелах при температурі $85-90^{\circ}\text{C}$.

Відома ще одна група рослин, які витримують температуру пожеж, що сягає сотень градусів. Їх називають *пірофітами* (рослини саван з грубою корою і товстошкірим насінням).

Температурні адаптації тварин мають свої особливості, які можна згрупувати в три види:

1) *хімічна терморегуляція* — активне збільшення теплопродукції у відповідь на зниження температури;

2) *фізична терморегуляція* — зміна рівня тепловіддачі, завдяки особливостям волосяного чи пір'яного покриву, розподілу жирових запасів, деталям будови кров'яної системи, можливості випаровування тощо;

3) *поведінка організмів* — переміщуючись у просторі або змінюючи свою поведінку, тварини можуть активно уникати критичних температур.

Вивчаючи взаємозв'язки між організмами та температурою оточуючого середовища, усі організми поділяють на теплокровні та холоднокровні. Однак ці терміни є суб'єктивними і неточними. Тому часто віддають перевагу класифікації організмів на *гомойотермні* і *пойкілотермні*. Гомойотермні організми при зміні температури оточуючого середовища підтримують приблизно постійну температуру тіла, тоді як у пойкилотермних організмів вона змінюється. Проте і ця класифікація має один суттєвий недолік: навіть у таких класичних гомойотермних тварин, як птахи і ссавці, під час зимової сплячки чи оціпеніння температура тіла знижується. Водночас у деяких пойкилотермних видів (наприклад, в антарктичних риб) вона коливається в межах якихось часток градуса, оскільки температура їхнього оточуючого середовища є практично постійною.

Вдалим вважається поділ організмів на *ендотермні* та *екзотермні*. Ендотермні організми регулюють температуру тіла за рахунок внутрішньої терморегуляції, а екзотермні розраховують на зовнішні джерела. Такий поділ, власне кажучи, відповідає різниці між птахами і ссавцями (ендотермами), з одного боку, та іншими тваринами, рослинами, грибами і простішими (екзотермами) — з іншого. Однак і цей поділ не є абсолютним. Багато плазунів, риб і комах (наприклад, бджоли, метелики і бабки) можуть деякий час регулювати температуру тіла, використовуючи для цього вироблене всередині організму тепло. В деяких рослин (наприклад, тюльпанове дерево) метаболічне тепло підтримує відносно постійну температуру всередині квітів. Однак деякі птахи і ссавці при незвичайно низьких температурах ослаблюють або ж зупиняють ендотермічну регуляцію температури тіла.

Розглянемо, як відбувається теплообмін у екзотермних і ендотермних організмів. Відомо, що всі організми одержують тепло із оточуючого середовища і віддають його також в оточуюче середовище. Крім того, вони виробляють його самі, хоча б в якості побічного продукту обміну речовин. Типові шляхи теплообміну між екзотермними організмами і оточуючим середовищем зображені на рис. 1.4.

Практично всі екзотерми мають механізм регулювання, який забезпечує зміни температури тіла після зміни температури середовища. Слід зауважити, що регуляторні можливості багатьох екзотермів (особливо рослин) надзвичайно обмежені. Екзотерми повністю залежать від зовнішніх джерел тепла: тварина може переміститися в тепліше місце лише в тому випадку, якщо таке місце знайдеться, а зігрітися на сонці лише тоді, коли воно світить. Регулювання температури вимагає значної затрати енергії, яка йде і на утворення відбиваючої кутикули (у рослин), і на переміщення у відповідне місце (у тварин). До того ж, тварина, підставляючи своє тіло теплу, ризикує потрапити на очі хижаку. Лише ефективність терморегуляції звичайно відображає компроміс між затратами і вигодами.

Швидкість утворення тепла ендотермними організмами контролюється термостатичною системою головного мозку. Температура їхнього тіла підтримується на постійному рівні (35–40°C), і тому вони, як правило, віддають тепло оточуючому середовищу. Витрати тепла сповільнюються завдяки теплоізоляції у вигляді хутра, пір'я чи підшкірного жиру і т.п. Якщо ж швидкість тепловіддачі необхідно підвищити, то і цього можна досягти шляхом регуляції підшкірного кровообігу, а також за допомогою ряду інших фізіологічних пристосувань, які є і в екзотермів, наприклад, за допомогою інтенсивного дихання або просто вибору зручного місця.

Було б помилковим стверджувати, що екзотерми “примітивні”, а ендотерми “прогресивні”. Як для ендотермів, так і для екзотермів характерні наявність температурного оптимуму (тобто такої температури оточуючого середовища, при якій енергозатрати мінімальні), а також верхньої та нижньої температур, за межами яких здатність організму до регулювання температури тіла виявляється недостатньою. При цьому в міру віддалення в обидва боки оптимального значення температура середовища стає все менш сприятливою для тривалого існування організмів, оскільки в обмін на переваги, які має гоміотермний організм, при таких температурах доводиться витрачати все більше і більше енергії.

До екологічних факторів належить термоізолююча властивість снігового покриву, який відіграє величезну захисну роль в існуванні багатьох звірів, котрі мають обмежену здатність до терморегуляції (миші, полівки, землерийки), у зимовий період. Однак під снігом ховаються і крупні звірі — ведмідь, лосі, олені. Сніг є місцем відпочинку і притулку для багатьох звірів і птахів: лисиць, зайців, вовків, косуль; рябчиків, білих курипок, глухарів, тетеревів.

Водночас сніжні зими часто ускладнюють існування зимуючих птахів і звірів, коли вони гинуть через нестачу корму, який важко добути з-під снігу.

3.2.3.3. Повітря як екологічний фактор

Повітря як екологічний фактор має для рослин особливе значення, оскільки є не лише середовищем, у якому відбуваються життєві процеси, але і одним із джерел споживання. Майже 50% сухої маси рослин становить вуглець, засвоєний ними з повітря.

Чисте і сухе повітря являє собою суміш газів: основні з них — азот (78,08%), кисень (20,95%), аргон (0,93%) та вуглекислий газ (0,03%). Решта газів представлена незначними частками.

Повітря майже ніколи не буває сухим, в ньому завжди присутня водяна пара, частка якої в повітрі сягає 4%, а деколи — лише 0,01% загального об'єму. Крім того, у ньому часто присутні фізичні домішки природного і антропогенного походження: пилок і спори рослин, пил, сажа тощо. Тому повітряне середовище вважається двофазним (повітря + твердий субстрат). У перезволоженому повітрі “народжуються” кислі дощі (рис.3.25).

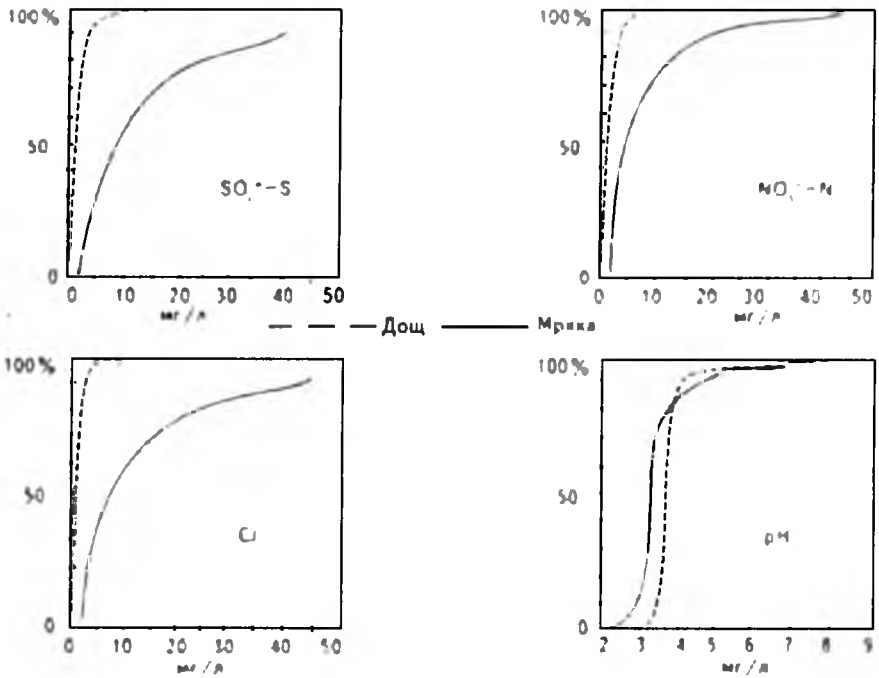


Рис. 3.25. Частота розподілу аніонів і значень рН під час дощу та мряки.

Атмосферні гази діють на рослини неоднаково. Наприклад, у глинистих ущільнених ґрунтах нестача кисню веде до руйнування фізіологічного процесу і навіть до морфогенезу. Брак азоту у повітрі може призвести до зниження продуктивності азото-бактерій — бульбашкових бактерій, для яких він є продуктом споживання. Однак кисень і азот не відіграють такої ролі, як вуглекислий газ. Навіть незначні коливання його вмісту є дуже важливими для фотосинтезу. Деяке збалансування вуглекислого газу в повітрі зумовлює підвищення ефективності фотосинтезу, але вже при його вмісті понад 26,5% асиміляційний процес послаблюється або ж зовсім припиняється. До речі, під час інтенсивної вегетації (червень, липень) вміст вуглекислого газу в повітрі лісу менший, ніж восени. Вночі його кількість є більша, ніж у сонячний день. Повітряне середовище створює сприятливі умови для розвитку ґрунту, який визначає можливість відносно замкнутого кругообігу речовин в екосистемах навіть малого масштабу.

Екологічно важливі в житті рослини є різні домішки, які містяться в повітрі. Однак деякі з них згубно впливають на рослини. Наприклад, сірчистий газ, попадаючи в клітини рослин, порушує ферментативну діяльність, зумовлює зсідання колоїдів, порушує обмін речовин. Особливо чутливі до сірчистого газу гриби, лишайники, хвойні рослини, менш чутливі — покритонасінні. Шкідливий вплив на рослини проявляється при його концентрації в межах 0,0001%, а при 0,001–0,01% спостерігається їх сильне пошкодження.

Негативно впливають на рослини вихлопні гази автомобілів, в яких міститься досить багато окислу вуглецю та сірчистого газу. Рослини реагують на забруднення повітря газами передчасним пожовтінням і поступовим опаданням хвої та листя.

Важливу роль у житті рослин відіграє вітер. Вітер — це переміщення мас повітря вздовж поверхні Землі, під час якого вирівнюється концентрація окремих його частин, посилюється газообмін в атмосфері і ґрунті. Вітер посилює випаровування і приносить вологу.

Вплив вітру на рослинні організми може бути прямим і опосередкованим. До прямого слід віднести обламування гілок і сучків, викривлення стебел, зривання листя і плодів тощо.

Водночас вітер відіграє значну роль у фізіологічній діяльності організмів: прискорює транспірацію, а разом з нею посилює поглинання поживних речовин із ґрунту. Вітер підносить з нижчих приземних шарів до крон дерев вуглекислий газ, посилюючи асиміляційні процеси.

У холодних зонах з бідною фауною комах вітер відіграє домінуючу роль у запиленні рослин. Цим пояснюється поширеність *анемофільних* видів рослин в Ісландії, Гренландії, на Новій Землі і Шпіцбергені, де їх кількість коливається в межах 30—38%.

Сильні протяжні вітри, особливо в горах та на узбережжях морів і океанів, впливають на форму і положення дерев. Оригінальний “сплячий” сосняк (з сосни кримської) трапляється в знаменитому Алупкінському парку (Південний берег Криму), де стовбури дерев під впливом морських вітрів нахилилися низько до землі. Часто на узбережжі морів трапляються дерева з прапороподібною короною.

Вітер відіграє також важливу роль в *анемохорії* — поширенні організмів. Спори мохів переносяться вітрами на віддаль понад 2000 км. Деякі бабки можуть за допомогою вітру подолати відстань близько 900 км. Павуки, підвішені на нитках “бабиного літа”, трапляються на віддалі 400 км від ближньої суші. Поширене переміщення рослин вітром у вигляді перекотиполя степовими і сніговими просторами. В Альпах цей тип переміщення трапляється в 61 виду мохів.

Вітер, якщо його швидкість є незначною, переносить запахи, які вловлюють тварини. Відоме дослідження В.М.Беклемішева про поширення малярійного комара. Виявляється, що вдень він “відсипається” у вологих старицях річок, а ввечері, коли волога стікається долинами і ярами з віддалених місць, комахи одержують нюхову інформацію про розташування людей чи худоби, кров’ю яких вони живляться. Цей трофічний канал є одночасно каналом перенесення малярії.

Значно впливає на організми атмосферний тиск. Якщо вплив цього явища на рослини не встановлений, то тварини сильно реагують на зміни тиску. Однак багато ссавців, птахів і комах добре переносять високий чи низький стабільний тиск. Наприклад, представник зайцеподібних — пищука (*Ochotona wollastoni*) трапляється в Гімалаях на висоті 6125 м. Під час міграції журавлі піднімаються на висоту 2500 м, голуби — 2400 м, граки — 2400 м. Водночас відомі факти, коли переміщення тварин на

великі висоти призводило до безпліддя (коней, свиней, курей, баранів). Це явище спонукало іспанських конкістадорів у 1535 р. перенести столицю Перу, яка була заснована на висоті 3500 м н.р.м., до Ліми — на узбережжя Тихого океану.

Пониження тиску перед грозою сприяє активності комах, котрі скупчуються у великій кількості на квітах. Це примушує ластівок літати низько над землею в пошуках здобичі.

Зупинимося на питанні гідростатичного тиску, зростання якого спостерігається при пірнанні наземних тварин і приводить до зростання пружності газів, розчинених у крові. Особливо небезпечно для тварин різке винирування, внаслідок якого тиск падає і може виникнути явище емболії — виділення міхурців повітря, які блокують кровonosні судини, спричинюючи швидку загибель.

3.3. ФАКТОРИ ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА

3.3.1. ФІЗИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ ВОДИ

Вода, в якій розпочалося життя на Землі, — це важливий екологічний фактор, що визначається її фізичними властивостями, зокрема, прозорістю, щільністю, теплопровідністю і теплоємністю, а також текучістю. Остання зумовлює циркуляцію в озерах і ставках.

Водне середовище однофазне — в ньому різко переважає рідка фаза. Одночасно природна вода, яка утворює гідросферу, являє собою складну полідисперсну систему, що складається з водних розчинів і зависі частинок неорганічних і органічних речовин, а також із живих органічних тіл, котрі втримуються в системі за рахунок різності співвідношень маси, постійного перемішування і переміщення водних мас або активної протидії силі тяжіння з боку живих організмів.

В поняття гідросфери включають і дно водоймища (тверда фаза), і приводний шар повітря (газоподібна фаза). Велике значення мають площини контактів цих фаз: дно-вода, вода-повітря. Це складні біогоризонти, насичені живими організмами. 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 і зваженими частинками. Поширення радіації у воді підпорядковується загальному закону послаблення радіації:

$$Q_z = Q_0 \cdot e^{-kz}$$

де Q_0 — інтенсивність променя, який досягнув поверхні води, Q_z — інтенсивність на глибині z , L_z — віддаль від поверхні до глибини, k —

коефіцієнт затухання, який відбиває процентне відношення пропущеного водою світла до початкового ($k = k_w + k_d + k_s$), де k_w — коефіцієнт затухання, який пов'язаний із розсіюванням світла молекулами води і залежить від довжини променів ($k_w = 0,000156 \text{ ***}$), k_d — із розчиненими фарбниками, k_s — зі зваженими у воді частинками.

Зрозуміло, що зі зростанням у воді зважених частинок і дрібних організмів планктону зростає коефіцієнт затухання і, відповідно, погіршується прозорість води, а отже, зменшується інтенсивність фотосинтезу водяних рослин.

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 водоймищах), а також за рахунок глибинних течій у морських водах. Прогрівання шарів води як у внутрішніх водоймах, так і в морях має сезонний характер.

Важливими фізичними властивостями 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 (медузи, лангусти, молюски). Цьому також сприяє розмір організмів: невеликі тіла зоопланктону мають теж здатність "ширяться" у водній товщі.

Для організмів, зокрема членистоногих, які живуть на поверхні води, має значення поверхневий натяг рідини (для чистої води становить 76 дін/см при 0°C і 73 дін/см при 20°C). Коли сила поверхневого натягу більша маси тварини, остання буде утримуватись завдяки поверхневому натягу. У комах, "ковзаючих по поверхні", тіло несуть передні і задні лапки, а середні кінцівки служать веслами.

До прісних вод, з одного боку, належать стоячі води, або стрічкові фації, з другого — проточні, або лотичні, фації. Рух води приводить до вирівнювання температури у всій її товщі, а також до збагачення киснем.

Текучі води в процесі адаптації формували тіло риб, яке, наприклад у форелі, в поперечному розрізі є округле, тоді як у риб стоячих вод (ставків, озер) воно плоске (короп, карась, окунь). Своєрідним для тварин швидкотекучих вод є етологічне пристосування — реотропізм: тварини приймають певне положення відносно течії і намагаються подолати її.

Вода, яка містить речовини у завислому стані, стає каламутною. З екологічної точки зору такий стан води через погане проникнення в її товщу сонячного проміння веде до зниження продуктивності автотроф-

ної рослинності. Як правило, в такій воді менше кисню і багато організмів перебувають у пригніченому стані. Причина каламутності — змив дощовими чи талими водами дрібних частинок ґрунту, особливо гумусу.

3.3.2. ХІМІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ ВОДИ

У воді в розчиненому стані присутні гази і 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.

Залежно від кількісного вмісту і розподілу у воді стоячих водойм кисню, а також характеру і чисельності у них організмів, що населяють їх, водойми поділяють на три групи:

1) *оліготрофні* (небагаті на корм) — глибоководні озера з низькою температурою в нижніх шарах водної товщі, багатої на кисень. У цій воді добре розвиваються лососеві, форель (озера — Пісочне на Поліссі, Синевир у Карпатах). Тут повільніше розкладається органічний відпад і вода в них голу́ба і прозора;

2) *еутрофні* (багаті на корм) — неглибокі, придонні води мають більшу температуру, ніж оліготрофні. Тут добре розвиваються різноманітні організми, а також добре перебігають процеси їх відпаду і розпаду. Вода в таких водоймах зелена. Риби тут задовольняються невеликою кількістю кисню. Прикладом може служити озеро Глинна Наварія поблизу Львова;

3) *дистрофні* (бідні на корм). В їхніх водах нагромадилась велика кількість гумінових кислот, що робить їх кислими і коричнюватими (Янівське озеро біля Львова).

Відомі групи риб, які відрізняються за своєю потребою у кисні: перша — висока потреба ($7\text{--}11 \text{ см}^3/\text{л}$) — форель; друга — середня ($5\text{--}7 \text{ см}^3/\text{л}$) — звичайний піскар або коблики; третя — невимогливі ($4 \text{ см}^3/\text{л}$) — плотва, йорж; четверта — можуть жити при вмісті кисню близько $0,5 \text{ см}^3/\text{л}$ — короп, лин.

У прісній і особливо морській воді значно більша кількість вуглекислого газу. Наприклад, у морській воді його міститься від $40\text{--}50 \text{ см}^3/\text{л}$ (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 (в Чорному морі їх 80,7%), а в Аральському і Каспійському морях, крім хлоридів (близько 60%), присутні сульфати (30%).

Важливою складовою прісних вод є кальцій, який часто відіграє роль обмежуючого фактора. Розрізняють води "м'які" (кальцію $9 \text{ мг}/\text{л}$) і "жорсткі" (понад $25 \text{ мг}/\text{л}$). Від концентрації кальцію у воді залежить

розмноження молюсків і ракоподібних, які завдяки такому складу води формують свої панцирі. В морській воді кальцій присутній у достатній кількості (1,52–1,82% загального вмісту солей).

Надзвичайно різноманітний склад морської води: 13 металоїдів і майже 40 металів. Середня солоність морської води 33-37‰, а в Червоному морі – 41‰. Значно нижча солоність закритих морів, в які впадають прісноводні річки (Чорне море – 29‰, Балтійське – 12‰). З рівнем солоності морів пов'язані розміщення видового складу морських тварин і рослин.

(Розрізняють води слабо солонуваті (0,5–5,0 г/л солей), солонуваті (5–16 г/л), солоні (16–40 г/л), пересолені (понад 40 г/л)). Прикладом стеногалінних видів є радіолярії, медузи, їстівні мідії, корали. Стійкість до солоності змінюється з температурою. Наприклад, краби при високій температурі води переходять у дещо холодніші води малосолоних водоймищ. У солонуватих водах чисельність водної фауни дуже велика, але її видовий склад, як правило, збіднений. (Р. Даждо наводить приклад з озером Ваккаре (солоність тут змінюється у межах 2–7‰), яке населяють, з одного боку, прісноводні риби (короп, лин, щука, судак), а з іншого – морські, наприклад, кефаль, яка належить до видів, що населяють води достатньо солоні.

Особливе значення у водних екосистемах мають фосфати і нітрати, які необхідні для синтезу живої речовини. Вони нагромаджуються в основному в глибинних зонах, де утворюються внаслідок розкладу бактеріями рослин і тварин, що загинули.

Важливо знати рН води, оскільки кислотність відіграє суттєву роль у поширенні рослинних і тваринних організмів (рис.3.26, 3.27). Наприклад, рогоз добре росте в лужних умовах (8,4–9,0 рН). Кислі води торф'яників сприяють розвитку сфагнових мохів. Риби найкраще сприй-

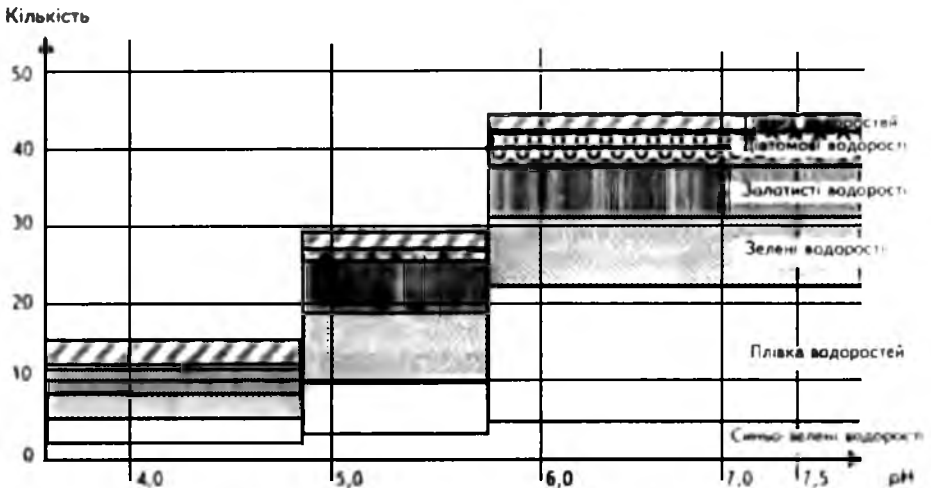


Рис 3.26 Наслідки підкислення планктону моря.

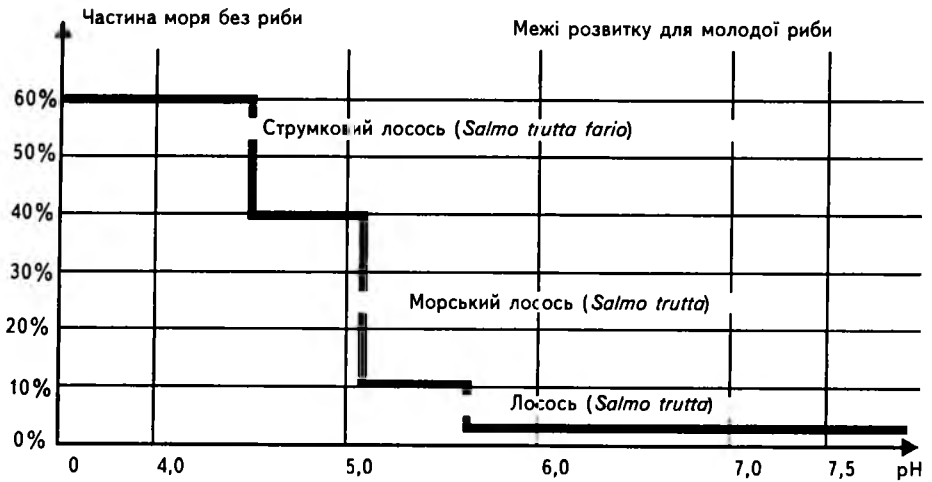


Рис. 3.27. Вплив підкислення моря на рибу.

мають кислотність у межах 5–9 рН. При рН нижче 5 можна очікувати масової загибелі риби, хоч окремі з них витримують кислотність до 3,7. Там, де рН вище 10, вода згубно впливає на всі види риби.

Максимально продуктивні води з рН у межах 6,5–8,5, рН в межах 4,0–4,5 є згубним для більшості риби, тоді як щука при цій кислотності добре розмножується.

Встановлено, що найбільша чутливість до дефіциту кисню збігається з чутливістю до органічного забруднення. Це явище пов'язане з процесом евтрофікації — збагачення водою органічними поживними речовинами під впливом антропогенних факторів (спускання стічних вод тощо). Домішка органічних речовин сприяє швидкому росту аеробної бактеріальної флори, яка інтенсивно поглинає кисень. Щодо стійкості до органічних забруднень і дефіциту кисню розрізняють такі індикаторні групи організмів:

1) *полісанпроби* — організми, які витримують сильний ступінь дефіциту кисню (личинка комара *Chaoborus*, мухи-бджоловидки *Fristalis tenax*);

2) *мезосанпроби* — організми, що витримують лише середній ступінь забруднення (інфузорія парамеція, карась, короп, лин);

3) *олігосанпроби* — організми, які витримують лише слабкий ступінь забруднення, вимогливі до кисню (форель, багато видів личинок мошок).

3.3.3. ВОДА ЯК ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР

Якщо для водних організмів вода є середовищем їх 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 фак-

торів, бо багато організмів (особливо рослини) одночасно використовують вологу з атмосфери і 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%; жаба пуголовок — 93%, доросла — 77–80%).

Втрата тілом тварин і рослин вологи (дегідратація) призводить до падіння життєдіяльності, а згодом — і до загибелі. Витривалість до зневоднення тканин залежить від екології виду, його пристосованості до тих чи інших умов місцезростання. В зв'язку з цим усі наземні організми поділяють на три групи: 1) *гігрофільні* (вологолюбні); 2) *мезогігрофільні* (помірно вологлюбні); 3) *ксерофільні* (сухолюбні).

Рослини і тварини повинні постійно підтримувати баланс між споживанням води організмом і випаровуванням, з одного боку, і наявністю вологи в оточуючому середовищі і її фактичним надходженням до організму — з іншого. Ця екологічна рівновага залежить від адаптивності виду і характеру місцезростання. Водні організми, як правило, забезпечені водою, тоді як наземні часто відчують її нестачу. Тому наземні організми виробили такі адаптивні механізми, які мають добру пластичність щодо вологозабезпечення, значно ширшу, ніж стосовно температури.

Витрати води на продукування продукції є значними: в помірній зоні, наприклад, на продукування 1 г фітомаси (у повітряно-сухому вигляді) витрачається 250–400 г води. Багато води рослини використовують для забезпечення нормального водообміну, оскільки одночасно з притоком води відбувається її витрата, причому у різних екологічних груп по-своєму. Наприклад, *гігрофіти* (лісові піднаметові рослини, болотяні та водяні рослини) мають спеціальні пристосування, які дають їм змогу забезпечуватися вологою чи звільнитися від зайвої. Вони мають продиhi не лише на нижній, але й на верхній частині листової пластинки, яка має досить слабкий зовнішній покрив. Натомість *ксерофіти* пристосувалися до сухих місцезростань: мають соковиті м'ясисті тіла з щільною покрівною тканиною (кактуси, агави, заяча капуста, молодило).

Рослини одержують основну масу води з ґрунту. Кількість вологи в ґрунті, її доступність визначають перебіг багатьох фізіологічних процесів рослин, ритм їх розвитку впливає на їх вигляд. Тому при вивченні екологічної ролі води важливо враховувати не просто її кількість, доступну для рослин, але і співвідношення між її надходженнями і витратою. Прибуткова частина балансу вологи у рослин представлена, головним чином, водою, поглиненою з ґрунту з участю коріння і, частково, через поверхню надземних органів (листя, стебла). Витрата вологи здійснюється через транспірацію, і, якщо надходження води не перевищує її витрат, то рослина може скоро засохнути. Це часто буває

при суховіях або ж у сухі спекотні дні. Наслідок — зів'яле листя, вилягли стебла. Нічна більш інтенсивна робота коріння може допомогти клітинам відновити тургор, і рослини відновлять свій попередній стан. Якщо ж цього не станеться, рослини загинуть.

Посуха може бути атмосферною і ґрунтовою. Спекотні вітри висушують і рослину, і ґрунт. Під час ґрунтової посухи у ґрунті різко зменшується вміст води, доступної для рослини, яка може настати або внаслідок сильної атмосферної засухи, або ж через тривалу відсутність дощу.

Водний дефіцит, який настає під час посухи, порушує всі біохімічні і фізіологічні процеси у рослин. Перша ознака — послаблення тургору і пов'язана з ним в'ялість тканин, внаслідок чого порушуються процеси фотосинтезу і нагромадження органічної речовини. Припинення транспірації через продиhi і перехід до кутикулярної транспірації призводять до пересушення листової пластинки, некрозів і відмирання, що часто спостерігається у вуличних дерев великих міст.

Як відомо, всмоктувальна сила клітин коріння являє собою різницю між осмотичним тиском і тургорним. Як правило, осмотичний тиск клітин коріння вищий за осмотичний тиск ґрунтового розчину, а тому коріння всмоктує воду. Особливо високий він у рослин, що ростуть на засоленних ґрунтах. У тундрі він вищий, ніж у теплих районах лісостепу, тобто залежить від природно-кліматичних умов. У суху погоду він вищий, ніж у дощову. Чим ширша амплітуда коливання величини всмоктувальної сили, тим краще рослина витримує зміни коливання вологості ґрунту.

Гідростабільні види (дерева, тіньовитривалі рослини, багато злаків тощо) характеризуються досконалою регуляцією продишової радіації. *Гідролабільні* види здатні витримувати різкі зміни температур. У першому випадку випаровування води досягає свого максимуму до встановлення максимуму денної температури. У другому — спостерігається одновершинний добовий хід транспірації із максимумом опівдні. Вночі в обох випадках транспірація мінімальна.

3.4. ЕДАФІЧНІ ФАКТОРИ

3.4.1. ОСОБЛИВІСТЬ ЕДАФІЧНОГО ФАКТОРА

Едафічні (від грецьк. *едафос* — ґрунт, земля) фактори — це ґрунтові умови, що впливають на життя і поширення живих організмів. Як відомо, живі організми існують не лише в ґрунті, а й у місцях, де його ще немає: скелі, дюни, терикони, кар'єри. Тому під едафічним фактором уявляється значно ширше коло умов, ніж ґрунт.

ґрунт як субстрат існування рослин та об'єкт землеробства цікавив ще античних дослідників. У творах Арістотеля і Теофраста ґрунти поділені на чудові, добрі, родючі, прийнятні, виснажені, бідні і безплідні.

Наприкінці XVIII ст. і в першій половині XIX ст. у Західній Європі виникло дві концепції про ґрунт: агрогеологічна й агрокультурхімічна.

Прихильники першого напряму розглядали ґрунт як крихку гірську породу, яка утворюється зі щільних гірських порід під впливом вивітрювання. Рослинам відводилась пасивна роль перехоплювачів елементів живлення, які вивільнилися під час вивітрювання. Агрокультурхімічний напрям пов'язаний з працями А.Теєра, Ю.Лібіха та ін., які розглядали ґрунт лише як джерело живлення. Теєром була висловлена гіпотеза, що рослини живляться органічними речовинами (так звана гумусова теорія). Лібіх розглядав ґрунт не як природне утворення, а лише як масу поза процесом її виникнення і розвитку.

Лише у 1883 р. В.В. Докучаєв вперше довів, що *ґрунт — самостійне природне тіло, і його формування є складним процесом взаємодії п'яти природних факторів ґрунтоутворення: клімату, рельєфу, рослинного і тваринного світу, ґрунтоутворюючих порід і віку*. Він показав, що ґрунт безперервно змінюється в часі і просторі. Вчення про ґрунт В.В. Докучаєва одержало завершення в біосферній теорії В.І. Вернадського, який припустив, що навіть гранітні скелі мають біологічне походження.

Отже, становлення ґрунту відбувається завдяки взаємодії організмів, материнської породи, сонячного випромінювання і опадів. *В екології ґрунтом називають ту частину земної кори, яка зайнята рослинами*. В цьому розумінні до ґрунту належить одночасно і скеля, вкрита лишайником, і намул водозбірників.

Едафічний фактор, на відміну від інших, має своєрідний характер. По-перше, він не лише впливає на організми, але одночасно служить середовищем існування для багатьох видів мікробів, рослин і тварин, тобто належить до факторів, які формують середовище. По-друге, ґрунт є продуктом динамічної взаємодії між гірською породою, кліматом і органічним світом, а сьогодні також і з людським суспільством. Таким чином, ґрунтові організми разом з абіотичними факторами створюють своє середовище проживання. І нарешті, по-третє, едафічний фактор межує з абіотичними і біотичними факторами.

Едафічний фактор мінливий у просторі. Це явище добре ілюструє географічна зональність ґрунтів, відкрита В.В. Докучаєвим. Однак навіть в умовах однієї зони трапляється мозаїчне розмаїття ґрунтів, тобто так званих едафотопів.

3.4.2. СТРУКТУРА І ТЕКСТУРА ҐРУНТУ

Структура і текстура ґрунту, не применшуючи значення фізико-механічного і фізико-хімічного факторів, є, без сумніву, наслідком діяльності живих організмів, тобто біологічного фактора. Рослинність механічним способом ущільнює ґрунт і розділяє його на грудочки і, найголовніше, бере участь у створенні гумусу. Особливо структурує ґрунт багаторічна трав'яна рослинність зі сильнорозгалуженою кореневою системою, яка, перегниваючи, утворює велику кількість зв'язаного з кальцієм гумусу, і там, де створюються сприятливі умови для розвитку трав'яної рослинності, формуються добре структуровані землі (лучні, лучно-чорноземні, чорноземи та ін.).

Слід звернути увагу ще на один важливий фактор структуризації ґрунту — діяльність дощового хробака, яку помітив ще Ч. Дарвін (1882). Частинки ґрунту, проходячи через кишковий тракт дощових хробаків, ущільнюються і викидаються у вигляді невеликих грудочок — капролітів, які відрізняються високою водостійкістю. Структуроутворенню сприяють також колоїдні продукти життєдіяльності і автолізу мікроорганізмів, які є доброю цементуючою речовиною в ґрунті.

Всі фактори структуроутворення діють спільно. Наприклад, коріння рослин виступає як біологічний фактор (джерело гумусу) і як фізико-механічний (ущільнення і спусування). Промерзання і відтавання, змінюючи тиск, виступає як фізико-механічний фактор, а коагулюючі колоїди певною мірою впливають і на дію фізико-хімічних факторів. Сукупна дія факторів структуроутворення нерозривно пов'язана з природними умовами ґрунтоутворення.

Ґрунт має трифазну структуру, оскільки складається із твердих частинок, води і повітря. З екологічної точки зору в ґрунті розрізняють мінеральну й органічну частини, водний розчин, ґрунтове повітря і ґрунтовий світ мікробів, рослин і тварин. Органічна частина ґрунту формується за рахунок продуктів гуміфікації і неповного розкладу рослинних і тваринних решток. Від характеру ґрунту і наявності в ньому органічної речовини значною мірою залежить його родючість, багатство рослинного покриву і продуктивність.

Гранулометричний склад ґрунтів характеризується розмаїттям компонентів і поділяється таким чином: 1) *крупнозернисті піски* (0,2–2 мм); 2) *мілкозернисті піски* (0,2–20 мк); 3) *суглинки* (2–20 мк); 4) *мінеральні колоїди* (в основному глина) — менше 2 мк. Компоненти крупніші 2 мм являють собою гравій. Структура ґрунту визначається її агрегованістю і поділяється на *дрібнозернисту* і *грудкувату*. Ґрунти з грудкуватою структурою, на відміну від дрібнозернистої, добре доступні для води і добре постачаються повітрям. Від складу і структури ґрунту залежить розміщення і життєдіяльність живих організмів. Наприклад, черв'яки більше поширені в суглинистих і супіщаних ґрунтах, ніж в пісках чи гравії.

Циркуляція повітря певною мірою залежить від пористості ґрунту. Щільна, слабо пориста земля утруднює вертикальне пересування комах, чутливих до температури і вологості. Нестача кисню в щільних ґрунтах стає обмежуючим фактором. Наприклад, на глибині 15 см вчені виявили 1,1% вуглекислого газу, а на глибині 70 см — 9,4%. Тому комахи і черв'яки, які не витримують високої концентрації вуглекислого газу, живуть у верхніх шарах ґрунту або в підстилці, а ті, які переносять вищі концентрації, розташовуються в нижніх шарах ґрунту (наприклад, терміти). В добре аерованих ґрунтах виявлено вдвоє більшу чисельність, ніж у анаеробних, і в 35 разів більшу біомасу ґрунтових організмів.

Залежно від вмісту найдрібніших частинок (<0,01 мм) ґрунти за механічним складом поділяють (на прикладі підзолистих, за Скуф'їним, 1986) на *пухкі піщані* (0–5%), *зв'язані піщані* (5–10%), *супіщані* (10–20%), *суглинисті легкі* (20–30%), *суглинисті середні* (30–40%),

суглинисті тяжкі (40–50%), глинисті легкі (50–65%), глинисті середні (65–80%), глинисті тяжкі (>80%). На цю класифікацію впливає генетичний тип ґрунтів, зокрема вміст у них гумусу. Наприклад, при наявності в ґрунті 45% дрібних частинок підзолисті ґрунти розглядають як тяжкі суглинисті, чорноземи — як суглинисті середні, а солонці — як суглинисті легкі. Як бачимо з цього прикладу, гумус впливає на агрегатність частинок (їх скріплення однієї з одною) і пухкість ґрунту.

3.4.3. ГУМІФІКАЦІЯ ҐРУНТУ

Ґрунт, як ніяке інше середовище, густо заселений різними тваринами і мікроорганізмами, залишаючись при цьому основним життєвим субстратом для рослин. Ґрунтова фауна, або *едафон*, включає представників багатьох найвищих за рангом таксонів. У ґрунтах Оренбурзьких степів, наприклад, виявлено присутність 8 класів, 20 рядів, 99 родин і 339 видів тварин. Вважається, що близько 90% видів комах на тих чи інших стадіях свого онтогенезу пов'язані з ґрунтом. В тих же Оренбурзьких степах на 1 м² до глибини 25–30 см трапляється понад 180 екз. різних хробаків, до 3200 екз. жуків і їх личинок. В Європі, особливо в сприятливих для життя умовах, на 1 м² шару ґрунту і підстилки налічується до 1,5 біліона найпростіших, до 20 млн нематод.

Ґрунт став місцем проживання не лише безхребетних. У земляних сховищах багато хребетних навіть виводять нове потомство. Серед них і земноводні, і птахи, і ссавці. На окремих лісових ділянках порожнини нір крота становлять до 15% площі. Кроти, утворюючи в ґрунті численні ходи, спускають ґрунт, покращують його фізичні і водні властивості. В земляних нірках гніздяться в'юрки, берегові ластівки, рибалочки, сиворакші.

Різноманітний і багатий органічний світ ґрунту відіграє важливу роль в його трансформації. Прискорюючи розклад і загальний кругообіг речовин, ґрунтові сапрофаги, тобто тварини, які живляться мертвими органічними речовинами, що розкладаються, збагачують ґрунт органічними сполуками, покращують його фізичні властивості: структуру, водопроникність, аерацію, а отже, умови мінерального і водного живлення, росту і кореневого дихання рослин.

Уся органічна маса, піддана в ґрунті біологічному розкладу і окисленню — *гуміфікації*, перетворюється звичайно в єдину, досить стабільну хімічну субстанцію ґрунтового субстрату — *гумінову речовину*. Продукти розпаду використовуються, зокрема, в процесі синтезу специфічних органічних речовин ґрунту — *фульвових* і *гумінових* кислот. При цьому фульвокислоти утворюються в сильноокислому середовищі (хвойні ліси), в якому найактивнішими є гриби, тоді як гумінові кислоти характерні для ґрунтів зі слаболужною реакцією, в яких переважають тваринні деструктори (діброви, бучини).

У міських умовах гуміфікація ґрунтів може відбуватися у трьох напрямках. По-перше, це пов'язано із наявністю в ґрунті значної кількості СаСО₃, який контролює синтез гумінових кислот, котрі, реагуючи з

катионами вапна, утворюють вапняні гуміни (так звана алкалізація ґрунтів). Вони створюють у гумусі фракцію, стійку проти дії мікрофлори, внаслідок чого і накопичується гумус (співвідношення гумінових кислот до фульвових перевищує 1,0).

По-друге, процес гуміфікації може бути загальмований у стадії фульвокислот значною кількістю катіонів важких металів, здатних обмежити процес синтезу гумінових кислот, утворення комплексу важкорозчинних сполук, що знижує життєвість міських ґрунтів.

По-третє, порушенню процесу гуміфікації сприяє також забруднення ґрунтів бітумами, які є причиною агрегування мінеральних частин до розмірів вище середніх та зумовленого цим пересичення ґрунтів і зниження життєдіяльності мікроорганізмів.

Інша ситуація складається у великих містах. Несприятливі міські умови, предусім забруднення, ущільнення і пересихання ґрунтів, є головною причиною гальмування процесу розкладу мертвого органічного відпаду, який відбувається головним чином під впливом ферментативної діяльності організмів. Зменшення органічної маси мікроорганізмів знижує і обсяг гуміфікації. За участю мікробних організмів синтезуються зовсім нові, відмінні від вихідних, органічні гумусові кислоти та їх солі, які часто містять азот. Однак у міських антропогенних ґрунтах ці процеси протікають інакше, ніж у природних. Якщо, наприклад, у Винниківському лісопарку чи парку ім. Ів.Франка м. Львова кількість фульвових кислот у верхніх горизонтах ґрунту більша, ніж гумінових, то в штучних ґрунтах вуличних посадок навпаки — переважають гумінові кислоти (табл.3.3).

Таблиця 3.3

**Співвідношення гумінових і фульвових кислот
у лісових і міських ґрунтах (м. Львів)**

Об'єкт	Глибина розрізу профілю, см	Кислоти			Гуміни, %
		фульвові	гумінові	СГ/СФ	
Винниківський ліс	0-20	24,3	13,2	0,5	42,7
	20-40	35,1	17,2	0,5	44,5
	30-40	27,5	24,9	0,7	35,8
Парк ім.Ів.Франка	0-20	25,2	18,3	0,7	40,3
	20-40	34,3	17,5	0,5	40,3
	30-40	36,9	18,2	0,5	40,2
Вул. Листопадового чину	0-20	2,6	6,8	2,6	76,2
	20-40	6,1	13,2	2,15	72,5
	30-40	6,3	12,5	2,0	34,3
Вул. Дорошенка	0-20	1,6	15,9	9,9	59,3
	20-40	2,4	14,8	6,1	57,3
	30-40	1,9	23,2	12,2	52,6

Відомо, що від співвідношення і вмісту гумінових і фульвових кислот в ґрунті залежить загальна активність гумусових кислот стосовно мінеральної частини. При співвідношенні гумінових і фульвових кислот до 0,2 гумусонакопичення майже відсутнє, руйнування мінеральної частини ґрунту, особливо материнської породи, є максимальним; при 0,2–0,5 гумусонакопичення слабе, а вплив гумусових кислот на мінеральну частину значний; при 0,5–0,7 спостерігається середня швидкість гумусонакопичення, а вплив органічних кислот на мінеральну частину ґрунту слабкий; при співвідношенні понад 1,0 відбувається інтенсивне гумусонакопичення, а мінеральна частина залишається майже незмінною.

В насипних ґрунтах, особливо у вуличних посадках, співвідношення гумінових кислот до фульвових (СГ/СФ) є понад 2 (вул. Листопадового чину: 2,0–2,6; вул. Дорошенка: 3,0–10,0 у Львові), що фактично веде до припинення мінералізаційних процесів, а отже, до збіднення і припинення біологічного кругообігу (на вул. Дорошенка відмерли практично усі молоді дерева). Це явище часто називають ефектом діжкової культури. Адаже для того, щоб поліпшити мінеральне постачання, скажімо, фікуса чи гортензії, вибирають з діжки добре гумусований ґрунт і насипають новий, в якому співвідношення СГ/СФ є близьким до 0,7, тобто більше фульвових кислот. Цю ж процедуру квітниківарі систематично проводять стосовно горщикових квітів.

⌊ Розклад органічних компонентів з утворенням гумусу, кругообіг речовин — все це наслідок біохімічних ферментативних процесів, які

Таблиця 3.4

**Вміст CO₂ (чисельник) і O₂ (знаменник) у ґрунтовому повітрі,
% об'єму, червень**

Глибина, см	Дерново- підзолистий ґрунт, ліс	Дерново- підзолистий ґрунт, яра пшениця	Дерново- підзолистий ілеєвни, лука	Чорноземно- лучний, заплава
0–10	0,4	0,5	2,5	1,9
	20,5	20,4	17,7	19,3
11–20	0,5	0,7	2,7	2,5
	20,6	20,3	17,1	18,5
21–30	0,6	1,1	2,2	3,2
	20,2	19,9	17,5	17,8
31–40	2,5	1,2	1,4	6,6
	18,3	19,9	19,2	13,8
41–50	3,1	1,3	1,4	6,8
	17,5	18,7	18,8	13,4
51–60	3,5	1,4	1,4	5,2
	17,5	19,5	19,0	15,5

здійснює населення ґрунту. Цю велетенську за масштабами роботу виконують організми, біомаса яких становить усього 2–4 т/га. Біохімічні перетворення мертвих органічних решток супроводжуються виділенням газоподібних продуктів, серед яких найбільше значення має вуглекислий газ (табл.3.4). Встановлено, що 40–70% цього газу, який використовується в процесі фотосинтезу, забезпечується “диханням ґрунту”.

Таблиця 3.5

Кількість мікроорганізмів у ґрунтах

Ґрунти	Кількість мікроорганізмів	
	на 1 г ґрунту	на 1 мг азоту ґрунту
Підзолисті щільні	300–600	Близько 70
Дерново-підзолисті:		
щільні	600–1000	>> 200
окультурені	1000–2000	>> 250
Чорноземи:		
щільні	2000–2500	>> 600
окультурені	2500–3000	>> 750
Сіроземи:		
щільні	1200–1600	>> 2000
окультурені	1800–3000	>> 2400

Склад і активність організмів, які здійснюють гуміфікацію, залежать від характеру субстрату, типу рослинності і т.п. Загальна маса безхребетних в ґрунті може сягати 50 ц/га. Під покривом травостану, який пом'якшує погодні коливання, їх кількість в 2,5 раза більша, ніж у ріллі. Чисельність інших деструкторів є також значною (табл.3.5).

3.4.4. ҐРУНТОВА ВОДА І ВОДНИЙ РЕЖИМ РОСЛИН

Життєві процеси в ґрунті залежать від його вологості, однак не вся волога доступна рослинам та іншим мешканцям ґрунтів. Виділяють чотири форми стану ґрунтової води: 1) гігроскопічну; 2) капілярну неадсорбовану; 3) капілярну адсорбовану і 4) капілярну гравітаційну (рис.3.28).

Гігроскопічна вода зароджується у водяних парах, які огортають частинки ґрунту тонкою плівкою. Ця вода недоступна для рослин і тварин. Не використовується організмами і капілярна неадсорбована вода, яка заповнює пори з діаметром менше 0,2 мк і міцно там утримується. Як перша, так друга вода є значною мірою плівкою і разом вони утворюють так звану *мертву* воду.

Активно поглинається рослинами капілярна адсорбована вода, яка знаходиться в шпарилах діаметром 0,2–0,8 мк. Її ще називають *підвішеною*. Вона також підтримує активність бактерій і найпростіших мікроорганізмів. Ця вода нагромаджується в період між дощами і підтримує вологість ґрунтового повітря.

Гравітаційна вода частково нагромаджується в крупних порах ґрунту.

Вода стікає в нижчі яруси під силою тяжіння: в добре дренованих піщаних ґрунтах швидко, в щільних глинистих — повільно. Якщо вона й затримується на якийсь час, то лише в порах, а не в капілярах. Ця вода доступна рослинам, якщо вони встигають її використати, особливо це стосується добре дренованих піщаних ґрунтів.

До понять, які характеризують доступність ґрунтової води для рослин, належать такі: *капілярний потенціал*, *утримувальна здатність* (утримувальна здатність в полі), *точка тимчасового в'янення* і *точка стійкого в'янення* (дорівнює 4,2 капілярних потенціалів).

Вся волога, яка утримується силами більшими, ніж всмоктувальна сила корневих волосків, недоступна рослинам. До речі, всмоктувальна сила коріння багатьох сільськогосподарських культур становить близько 15 атм. (повітря в шинах легкового автомобіля накачують приблизно до 2 атм.). Якщо вся доступна волога використана, рослини в'януть. Отже, вологість ґрунту, при якій проявляється стійке в'янення рослин, називають *вологістю в'янення*. Цей лімітуючий екологічний фактор повністю пов'язаний із водним режимом ґрунту, який являє собою усю сукупність явищ надходження вологи в ґрунт, її переміщення, утримання в ґрунтових горизонтах і витрачання з ґрунту. Кількісно виражається через водний баланс, який характеризує надходження вологи до ґрунту і витрачання з нього.

Важливу роль відіграє здатність рослин економити воду шляхом зміни *ефективності транспірації*, яка виражається в грамах сухої органічної продукції на 1 кг затраченої при цьому води. Для багатьох сільськогосподарських культур цей показник становить 2 г, для сухолюбних (просо, сорго) — 4 г.

В умовах дефіциту ґрунтової води загострюється міжвидова і внутривидова конкуренція рослин за вологу, що є часто причиною загибелі дерев і підросту в лісових насадженнях, особливо в степовій зоні. До речі, надмірна вологість може бути також шкідливою для рослинних угруповань, оскільки призводить до їх вимокання і водночас до створення негативного екоклімату для багатьох ґрунтових тварин.

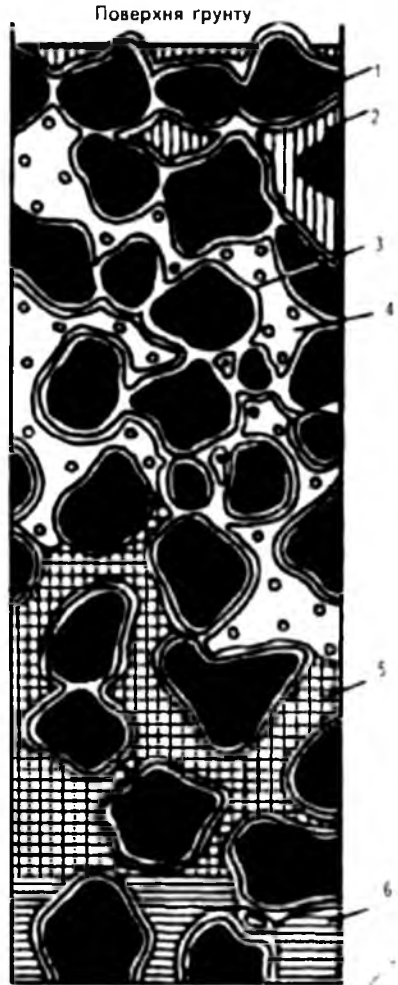


Рис. 3.28. Характер води в ґрунті:

- 1 — частинки ґрунту; 2 — гравітаційна вода; 3 — гігроскопічна вода; 4 — ґрунтове повітря з парами води, 5 — капілярна вода; 6 — ґрунтова вода.

Існує чимало класифікацій залежності рослин, зокрема деревних, від ґрунтової вологи. Відома шкала вологолюбності дерев російського лісівника М.К.Турського, який поставив їх в ряд, починаючи з найвимогливіших: вільха чорна, ясен, клен, бук, граб, в'яз, липа, осика, смерека, ялиця, модрина, береза, сосна.

Детальну диференціацію в своїй шкалі вологолюбності деревних і чагарникових порід зробив український лісівник-еколог П.С.Погребняк, який згрупував рослини за ступенем зростання вологолюбності так:

Ультраксерофіти (крайні сухолюбів) — ростуть в посушливих районах: саксаул, ялівець, фісташка, дуб пухнастий, дуб корковий, грабинник.

Ксерофіти (сухолюбів) — пристосовані до значних втрат вологи, ростуть в умовах недостатнього зволоження: сосна кримська, сосна звичайна, сосна Банкса, айлант, лох, обліпіха, скуппія, абрикос, в'яз дрібнолистий, верба-шелюга.

Мезоксерофіти — перехідна група від сухолюбів до порід середньої вимогливості до вологи: дуб звичайний, дуб сидячецвітний, берека, груша звичайна, чорноклен, клен польовий, клен гостролистий, берест, гледичія, черешня, яблуня.

Мезофіти — середні за вимогливістю до зволоження і посухостійкості: липа, граб, ясен, горіх, модрина, бук, каштан істівний, каштан кінський, береза повисла, осика, сосна кедрова, сосна Веймутова, ялиця, дугласія, ільм, бархат амурський, ліщина, бузина.

Мезогідрофіти — породи, які потребують достатнього зволоження: в'яз, черемха, осокір, верба козяча, верба срібляста, верба ламка, береза пухнаста, крушина ламка, птерокарія, вільха сіра, айва.

Гідрофіти (вологолюбів) — дуже чутливі до посухи, ростуть лише в умовах надмірного зволоження, витримуючи нестачу кисню в ґрунті: болотний екотип ясена, верба сіра, верба вухаста, верба лапландська, кипарис болотний, береза чагарникова, вільха чорна.

3.4.5. ҐРУНТОВЕ ПОВІТРЯ І ПОВІТРЯНИЙ РЕЖИМ ҐРУНТІВ

Ґрунтове повітря, незважаючи на його постійний зв'язок з атмосферним, має свої особливості. Постійним є лише відносний вміст азоту, але це не стосується кисню і вуглекислого газу, оскільки їх кількісний стан неоднаковий. З глибиною кількість кисню зменшується (деколи до нуля), вміст вуглекислого газу, навпаки, зростає (від 0,03% біля поверхні до 20% в глибині достатньо багатих на гумус ґрунтів). Приблизною межею переходу від аеробних до анаеробних умов життя в ґрунті приймається 5%-й вміст кисню в ґрунтовому повітрі дерново-підзолистих ґрунтів і 2,5%-й в повітрі чорноземів (див. табл.3.5). На цій межі відбувається зміна ґрунтової флори з аеробної на анаеробну, що зумовлює збільшення захисних форм заліза, сповільнення розкладу органічних речовин та ін. Якщо кисень дифундує від поверхні в глибину, то вуглекислий газ — з глибини до поверхні. Виділення CO_2 з поверхні ґрунту є мірою його актив-

ності: вона нижча в сосновому лісі (близько $3.1 \text{ г CO}_2/\text{м}^2$) і вища в листяних лісах (17–19 г). Виділення CO_2 з ґрунту в приземний шар атмосфери прийнято називати диханням ґрунту. CO_2 , який надходить з ґрунту, споживається рослинами в процесі фотосинтезу.

Ґрунтове повітря відрізняється динамічністю, особливо динамічними, як бачимо з попередніх прикладів, є O_2 і CO_2 . Їх вміст в ґрунті, а також швидкість газообміну між ґрунтом і атмосферою сильно коливаються залежно від інтенсивності споживання кисню рослинами і продукування вуглекислого газу ґрунтовими мікроорганізмами. В ґрунтовому повітрі може міститись CO_2 в десятки і сотні разів більше, ніж в атмосферному повітрі, а концентрація кисню може знижуватись з 20,9 до 15 – 10% і нижче.

В ґрунтовому повітрі в невеликих кількостях постійно присутні леткі органічні сполуки (етилен, метан та ін.), концентрація яких збільшується з погіршенням аерації. Відомо, що підвищення концентрації етилену в повітрі понад 0,01% є токсичним для коріння. В ґрунтовому повітрі заболочених і болотних ґрунтів у помітних кількостях трапляється аміак, водень, метан.

Важливим показником умов місцезростання рослин є газообмін або аерація, які здійснюються через пори ґрунту, що з'єднані між собою і атмосферою. До факторів газообміну належать: дифузія (переміщення газів відповідно до їх парцелярного тиску), надходження вологи до ґрунту з опадами або при зрошуванні, зміна температури ґрунту і атмосферного тиску, вплив вітру, зміни рівня ґрунтових вод.

Усі ці фактори стосуються *повітряного режиму ґрунтів* — сукупності усіх явищ надходження повітря до ґрунту, переміщення його в профілі ґрунту, зміни складу і фізичного стану при взаємодії з твердою, рідкою і живою фазами ґрунту, а також газообміну ґрунтового повітря з атмосферним. Повітряний режим, який є чутливим до добової, сезонної, річної і багаторічної мінливостей, найсприятливіший у структурних ґрунтах, які характеризуються пухким складом, здатним швидко проводити і перерозподіляти воду і повітря. Повітряний режим регулюють за допомогою агротехнічних і меліоративних заходів.

3.4.6. ТЕПЛОВИЙ РЕЖИМ ҐРУНТУ

Тепловий режим ґрунту, який являє собою сукупність явищ надходження, переносу, акумуляції і віддачі тепла, належить до важливих екологічних факторів. Разом з водним режимом він визначає динаміку ґрунтоутворювальних процесів, інтенсивності хімічних, фізико-хімічних, біохімічних і біологічних процесів.

Температура ґрунту залежить від температури повітря та від характеру самого ґрунту. Головним джерелом тепла є сонячна енергія. Незначна кількість тепла надходить до ґрунту із глибинних шарів Землі, а також утворюється внаслідок розкладу органічних речовин (перегною, рослинних решток, побутових міських відходів).

Завдяки власній теплопровідності температурний режим ґрунту характеризується значною стабільністю. До теплових властивостей ґрунту належать: теплопоглинальна здатність, теплоємність і теплопровідність.

Теплопоглинальна здатність ґрунту характеризує його можливості поглинати і відбивати сонячну енергію. Цей показник називають *альбедо*, тобто кількість короткохвильової сонячної радіації, відбитої поверхнею ґрунту, що виражається у відсотках загальної сонячної радіації, яка досягає поверхні Землі. Наприклад, альbedo чорнозему становить 8–14%, сірозему — 10–25, глини — 16–23, піску — 34–40, пшениці — 10–25, трави зеленої — 26, трави висухлої — 19, бадилля картоплі — 19%. Отже, темні, багаті на гумус чорноземи поглинають більше сонячної радіації, ніж сіроземи.

Важливою особливістю ґрунтів є їх *теплоємність* (тобто здатність поглинати тепло), яка характеризується кількістю тепла в калоріях, необхідних для нагрівання одиниці маси 1 г, або об'єму 1 см³ на 1°С. Розрізняють масову (або питому) і об'ємну теплоємність ґрунтів. Наприклад, для піску кварцового вагова теплоємність становить 0,16, а об'ємна — 0,517, для глини — відповідно 0,233 і 0,577, для торфу — 0,477 і 0,611, для води — 1,00 і 1,00.

Оскільки вода має більшу теплоємність, ніж компоненти ґрунту, то для підвищення температури вологого ґрунту потрібно більше сонячної енергії, ніж для сухого. Тому сухі піщані і супіщані ґрунти швидше нагріваються і швидше охолоджуються. Глинисті ґрунти, які відрізняються більшою теплоємністю, у вологому стані навесні повільніше нагріваються, а восени довше тримають тепло.

ґрунти здатні проводити тепло, тобто характеризуються теплопровідністю, яка вимірюється кількістю тепла в калоріях, що проходить в 1 с через 1 см² шару ґрунту завтовшки 1 см. У ґрунтах тепло проходить через різні структури — мінеральну і органічну фазу, повітря і воду, однак кожна з цих структур відрізняється своєю теплопровідністю. Наприклад, для кварцу вона становить 0,0024, для торфу — 0,00027, для води — 0,00136, а для повітря всього 0,00006. У середньому теплопровідність мінеральної частини в 100 разів більша, ніж повітря, а води — в 28 разів. Тому чим вологіший ґрунт, тим більша його теплопровідність, а чим він пухкіший, тим тепліший.

Як бачимо, основним показником теплового режиму є температура ґрунту, яка визначається надходженням сонячної енергії і тепловими властивостями самого ґрунту. Крім клімату і властивостей ґрунту вона залежить від рельєфу (долина і плакор, південний чи північний схил), рослинного і снігового покриву, механічного складу і забарвлення. Для температури ґрунту характерна добова і річна періодичність. Максимальна температура поверхні ґрунту спостерігається близько 13 год, мінімальна — перед сходом сонця. Вдень поверхня ґрунту нагрівається, а її температура з глибиною зменшується; вночі спостерігаємо зворотний процес: різке охолодження, яке з глибиною зменшується. В річному ході температури вирізняються два періоди: літній (нагрівальний) з потоком теп-

Таблиця 3.6

Температурні вертикальні градієнти середовища (ТВГС) насаджень різних еколого-фітоценотичних поясів м. Львова
(13-14 год, заміри на висоті 1,5 м і на глибині ґрунту 5 см)

Еколого-фітоцено-тичний пояс	Об'єкт	Місяці (1982 р.)														
		пові-ря, °С	V ґрунт	ТВГС	пові-ря, °С	VI ґрунт	ТВГС	пові-ря, °С	VII ґрунт	ТВГС	пові-ря, °С	VIII ґрунт	ТВГС	пові-ря, °С	IX ґрунт	ТВГС
I	Вишніківський ліс	19,5	12,5	-7,0	20,8	14,5	-6,3	21,5	16,1	-5,4	21,0	16,2	-4,8	19,2	14,9	-4,3
II	Личаківський парк	19,5	12,7	-6,8	21,3	15,1	-5,8	21,8	16,5	-5,3	21,2	16,3	-4,9	19,5	15,5	-4,0
III	Сквер біля кінотеатру ім. Миколайчука	20,9	17,4	-3,5	22,4	19,2	-3,2	22,5	19,5	-3,0	22,2	18,4	-3,8	19,9	16,3	-3,6
IV	Вулична посадка (Личаківська, біля ринку)	22,1	19,3	-2,8	25,8	28,2	+2,4	24,9	29,3	+4,3	23,5	28,7	+5,2	22,1	25,8	+3,7

ла від верхніх шарів до нижніх і зимовий (охладжуючий) з потоком тепла від нижніх до верхніх шарів.

Влітку температура ґрунту нижча, ніж повітря, зимою — вища. Денні коливання температури повітря проявляються на глибині 1 м, але вони там незначні. В Середній Європі добові коливання на глибині 15 см навіть в найспекотніший місяць літа не перевищують 6°C, а на глибині 30 см — 2°C.

Стабільний температурний режим надзвичайно важливий для мешканців ґрунту, тому що сильні його коливання, як правило, для них є несприятливими. Температурні особливості різних горизонтів ґрунту примушують ґрунтових тварин переміщатись з одного горизонту в інший, створюючи для них небезпечні умови. Наприклад, личинки мармурового хруща зиму проводять на глибині близько 50 см, а навесні, в міру підвищення температури, піднімаються все вище і вище і в кінці квітня концентруються на глибині 10 см. Тут личинки проводять літо, чим користуються лисиці, їжаки, борсуки, які полюють на них, поїдаючи їх у величезній кількості.

Давнє уявлення, що мікроклімат — це лише властивості приземного шару повітря, а зона існування коріння є галуззю ґрунтознавства, не сприяло зародженню у біологів думки про можливість різної пристосованості надземних і підземних органів рослин до температури. Близьче усіх до цієї комплексної проблеми підійшов С.І.Радченко, який розробив еколого-фізіологічні основи вчення про температурні (горизонтальні і вертикальні) градієнти середовища і рослини.

Вивчення температурних градієнтів насаджень м.Львова у чотирьох еколого-фітоценотичних поясах міста (приміський ліс — I ЕФП, парк — II ЕФП, сквер — III ЕФП, вуличні насадження — IV ЕФП) свідчить, що їх зміна протягом встановленого періоду відбувалася відповідно до зміни температури повітря (табл.3.6).

Однак якщо в умовах приміського лісу (I ЕФП) зміни відбуваються плавно в межах від'ємного знака (температура ґрунту нижча температури повітря), то останній у вуличних насадженнях на початку літа різко піднімається, переходячи в позитивний (температура ґрунту вища за температуру повітря), а все літо і до початку осені не опускається до від'ємного знака. Слід зазначити, що на глибині 20 см і понад I–III ЕФП від'ємний градієнт більший на 0,4–1,1°C, а в IV ЕФП та під кронами вуличних насаджень на цій глибині він стає від'ємним (2,5–3°C), що, згідно з твердженням С.І.Радченка, недостатньо для нормального перебігу фізіологічних процесів. Перегрів верхніх шарів ґрунту скверів і вуличних насаджень (III і IV ЕФП) веде до *ксерофілізації* і *алкалізації* ґрунтового середовища. Виявляється він у ході метаболічних процесів, веде до скорочення на 20–30 днів вегетації деревних і чагарникових порід і передчасного опадання листя.

3.4.7. ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ХІМІЗМУ ҐРУНТІВ

За хімічним складом ґрунт суттєво відрізняється від своєї материнської породи. Він складається з мінеральних, органічних і органомінеральних речовин. Головною особливістю хімічного складу ґрунту є присутність у ньому специфічної групи органічних речовин — гумусових. Визначальним для генезису ґрунтів і їх родючості є ґрунтовий розчин, який бере участь у процесах перетворення (руйнування і синтез) мінеральних і органічних речовин, переміщення вертикальними профілями різноманітних продуктів ґрунтоутворення, а головне — у живленні рослин. Тому дуже важливо знати його склад та властивості (реакцію, буферність, осмотичний тиск) і динаміку.

Ґрунтовий розчин перебуває в постійному і тісному взаємозв'язку з твердою і газовою фазами ґрунту та корінням рослин, а тому склад і концентрація його — це наслідки біологічних, фізико-хімічних і фізичних процесів, які покладені в основу цієї взаємодії.

Введення в 1929 р. російським вченим К.К.Гедройцем (1872–1932) поняття *ґрунтового-вбирного комплексу* (ГВК) дало початок розвитку ґрунтознавства і особливо його екологізації. ГВК — це сукупність найдрібніших частинок ґрунту менше 0,0001 мм, які складаються із нерозчинних у воді алюмокремнієвих солей і деяких органічних кислот, здатних вбирати із розчинів катіони одних солей (наприклад, NH_4^+) і віддавати взаємін іони інших (Ca^+ і Mg^+). Розрізняють ґрунти насичені і не насичені основами. До складу ввібраних катіонів, крім кальцію, магнію, натрію, калію, входять і катіони водню. З них надзвичайно потрібним для рослин є кальцій, який творить міцну мікроструктуру ґрунту, сприятливу для розвитку рослин. Рухомість сполук, з яких мобілізуються необхідні для рослин речовини, забезпечується натрієм і калієм.

Із аніонів, присутніх в ґрунтовому розчині, найважливіше значення для рослин мають NO_3^- , SO_4^{2-} , фосфат-іони. Вміст нітратів визначається умовами нітрифікації в ґрунті (збагачення органічною речовиною, гідротермічний режим і умови аерації). В ґрунтових розчинах незасолених ґрунтів SO_4^{2-} небагато (звичайно не більше декількох міліграмів на 1 л). Ще менше фосфат-іонів (1–2 мг/л), що пояснюється енергійним їх поглинанням рослинами, мінеральними сполуками ґрунту і слабою розчинністю ґрунтових фосфатів. У ґрунтових розчинах засолених ґрунтів міститься багато Cl^- , SO_4^{2-} та Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ . Реакція ґрунтового розчину характеризує актуальну (активну) кислотність або лужність ґрунтів і значно впливає на хімічні, фізико-хімічні та біологічні процеси, які відбуваються в ґрунті, а також на розвиток рослин.

Якщо кисле середовище сприяє відведенню з ґрунту глинистих мінералів (окисів заліза і алюмінію), то лужна реакція ґрунту полегшує вбирання двоокису кремнію (SiO_2). Вимивання окислів кремнію, яке називають *латирезацією*, поширене в тропіках. В умовах кислої реакції (в основному зона хвойних лісів), де кількість опадів у всі пори року

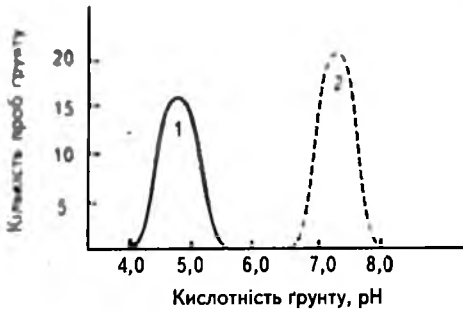


Рис. 3.29. Розподіл двох видів осоки в зв'язку з кислотністю ґрунту:
1 – *Carex curvula*; 2 – *C. firma*.



Рис. 3.30. Ріст двох видів злаків залежно від кислотності ґрунту:
1 – щучник; 2 – ячмінь.

перевищує випаровування, частини ґрунтової глини руйнуються й іони розчинених солей, які в них знаходяться, вимиваються з ґрунту. Цей процес, відомий під назвою *отідолення*, знижує іонообмінну здатність, а отже і родючість, внаслідок зменшення в ґрунті кількості глини.

В посушливих областях, де витрати вологи за рахунок випаровування перевищують кількість опадів, не вся вода просочується крізь ґрунт. У цих умовах розчинений у воді кальцій, який знаходиться у верхніх шарах ґрунтового профілю, в процесі випаровування з ґрунту нерідко знову відкладається в тих же шарах або ж опускається вниз, до нижньої межі проникнення води. Цей процес називають *кальцинацією*. В посушливих районах він призводить до утворення товстої кори, яку називають *каліче*. Кальцинація часто є наслідком зрошення земель, для чого використовують дуже мінералізовані річкові ґрунти. Внаслідок випаровування швидко нагромаджується кальцій, невдовзі ґрунт стає надто лужним і непридатним для сільського господарства. Важливу екологічну роль відіграє реакція ґрунту (рис.3.29, 3.30), яка вимірюється концентрацією водневих іонів (pH).

П.С. Погребняк (1968) склав шкалу відношення деревних порід до загальної родючості, кислотності і засоленості ґрунтів:

оліготрофи (маловимогливі до родючості ґрунту): ялівець, сосна гірська, сосна звичайна, береза повисла, акація біла, сосна чорна;

мезотрофні (середньовибагливі): береза пухнаста, осика, сосна Веймутова, горобина, берека, верба козяча, дуб північний, дуб скельний, дуб звичайний, вільха чорна, каштан їстівний;

мегатрофні (вибагливі): клен гостролистий, клен-явір, граб, бук, ялиця, осокір, клен польовий, бархат амурський, верба біла, верба ламка, ільм, ясен, горіх грецький;

ацидофіли (надають перевагу кислим ґрунтам): смерека, сосна звичайна, сосна кедрова, ялиця, модрина, береза, осика, горобина, каштан їстівний, граб, азалія, рододендрон;

кальцієфіли (надають перевагу лужним ґрунтам): берест, акація біла, сосна кримська, бирючина, айлант, скумпія;

нітрофіли (азотолюби): берест, більшість тополь і деревовидних верб, черемха, бузина, бруслина європейська;

азотобактери (азотозбирачі, на коріннях яких селяться аеробні бактерії, які здатні фіксувати молекулярний азот повітря і перетворювати його в доступний для рослин стан — азотні сполуки): акація біла, акація жовта, вільха чорна, сіра і зелена, софора, акація піщана, лох, обліпіха, аморфа, леспедеція, дрібні бобові чагарники — піхурник, дреза, рокитник (зіновать), дрік;

галофіти (солестійкі): чорний саксаул, тамарикс, лох, обліпіха, шовковиця, сосна приморська, клен татарський, берест дрібнолистий, айлант, гледичія, софора, акація біла, берест, груша, дуб звичайний ранній;

алкаліфіли (відносно стійкі до лужної реакції ґрунтів — солонцюватості): тамарикс, акація біла, груша, берест, звичайний ранній дуб.

Характерно, що всі вічнозелені породи наших широт, за винятком сосни приморської, чутливі до підвищеної концентрації солі в ґрунті. Складні адаптації пройшли рослини солончаків, внутрішній осмотичний тиск яких інколи перевищує 100 атм, що дає їм змогу висмоктувати вологу з високоосмотичних ґрунтів, які вміщують велику кількість натрієвої солі, соди та гіпсу (курай, кипариси, алое, типчак). Виділяють також фауну комах — галофітів, приурочену до солончаків і морського узбережжя.

Важливим екологічним фактором є *родючість ґрунтів* — здатність їх задовольняти потреби рослин в елементах живлення, воді, забезпечувати їх кореневі системи достатньою кількістю повітря, тепла і сприятливим фізико-хімічним середовищем для нормального росту і розвитку. Родючість ґрунту — наслідок процесів природного ґрунтоутворювального процесу, а також окультурення.

3.4.8. РОЛЬ РОСЛИННОГО ПОКРИВУ У ҐРУНТОУТВОРЮВАЛЬНОМУ ПРОЦЕСІ

Первинне вивітрювання корінної породи і вторинна зміна ґрунтового профілю внаслідок опідзолення, латеризації і кальцинації впливають передусім на неорганічний склад ґрунту. Водночас важливі властивості ґрунту, такі, як вміст у ньому перегною і доступність азоту і фосфору, визначаються, головним чином, рослинним покривом, його фітомеліоративною дією.

В основу загальної теорії фітомеліорації, яку розробив український вчений Ю.П. Бяллович, покладене біогеоценотичне поняття природної перетворювальної функції рослинності. Зазначимо, що перетворювальна функція нероздільно пов'язана з іншою — продукційною природною функцією рослинності, тобто створенням первинної органічної продукції, якою розпочинається кормовий ланцюг. Перетворення, зумовлені фітоценозом, визначаються передусім морфологічними і фізіологічними особливостями його видів — едифікаторів, тобто будівельників (рис.3.31).

№ т	A	B	C	D	Гігросила b
0	Піддана дощелка Цинні привітняковні		Перлина	Дрібні осерки	Ксерофіли (дуже сухі)
1	Слобода Муршца		Осова волосниста		Мезо-ксерофіли (сухі)
2	Брусниця		Зірочка		Мезофіли (свіжі)
3		Медунка вузьколистка	Маренка залісна	Яглиця	Мезо-гігрофіли (вологі)
4	Зелені мохи Чорниця		Жіноча палороть Таволга	Медунка звичайна	Гігрофіли (сирі)
5	Моліна Чорниця		Болотяна палороть	Болотяна палороть	Ультрагігрофіли (болота)
№ т	Бори	Прості субори	Складні субори	Діброви	Трофотопи



Рис. 3.31. Едафічна сітка (класифікаційна схема) ґрунтових місце-ростань

Особливо помітний ґрунтоутворювальний процес у місцях, де недавно відбулося оголення материнської породи. Р. Ріклефс (1979) наводить приклад вивчення одним з перших американських екологів Генрі Коулзом у 1899 р. рослинності дюн льодовикового походження. На одній з перших стадій піски заселяє піщаний очерет (рід *Ammophila*), який за допомогою розгалужених кореневищ вбирає поживні речовини в підпіжжі дюни. Рослини, які розростаються, стабілізують дюну і за їх рахунок на її поверхні починає накопичуватися органічний детрит (нежива частково мінералізована органічна речовина). Постійно збільшуючи вміст перегною в піску, рослинність дюн сприяє утворенню справжнього ґрунту. Перших 100 років у рослинному угрупованні дюн переважають трав'яні рослини і чагарники. Потім тут з'являється сосна, яку через 150–200 років швидко заміщує дуб бархатний.

Ось як описує фактори ґрунтоутворення П.С. Погребняк (1968), підкреслюючи при цьому роль ризосфери. Подібно як у наземному середовищі (атмосфері) дерева створюють значну поверхню асимілюючих органів, розвивають крону з галуззям і листям, які вбирають вуглекислий газ і сонячну енергію, в ґрунті (ризосфері) вони створюють широко-розвинені підземні органи — кореневі системи (рис.3.32), серед важливих функцій яких такі:

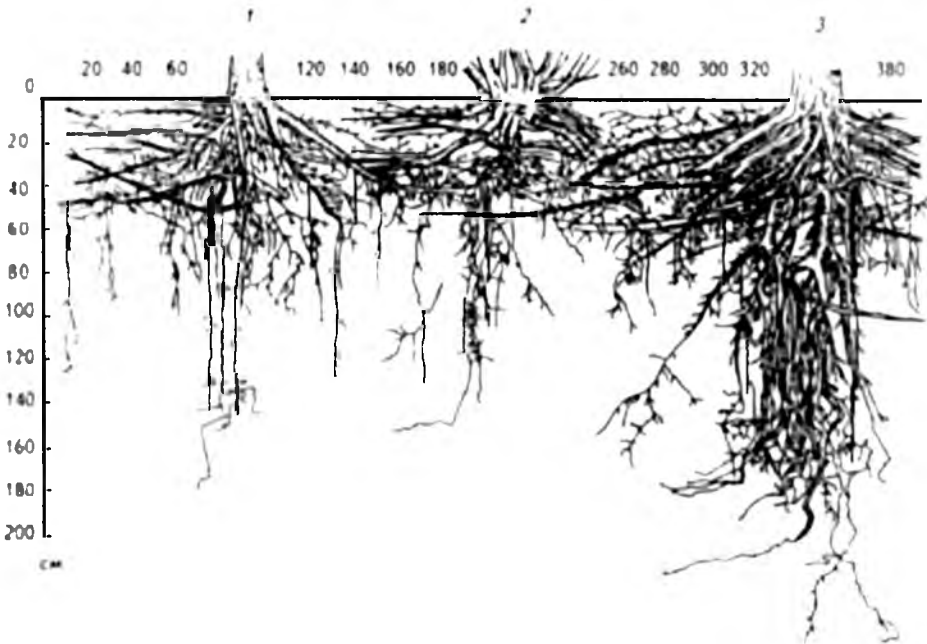


Рис. 3.32. Розміщення кореневої системи:

1 — клена татарського; 2 — ясена; 3 — дуба в ґрунтовому профілі одного із листяних лісів лісостепової зони.

1. За допомогою коріння рослини, особливо такі крупні, як дерева, закріплюються в ґрунті, що забезпечує їх механічну стійкість, без якої вони були б повалені першим же вітровим натиском.

2. Тісно пов'язані з ґрунтом, дерева розвивають у ньому велике і мале коріння. Дрібне коріння, головним чином всмоктуючі і ростові закінчення, забирає вологу з ґрунту з розчиненими в ній поживними речовинами.

3. В корінні відбуваються важливі процеси хемосинтезу, в ньому закладаються запаси поживних речовин. Вони — джерело кореневого тиску, який сприяє подачі води в стовбур і крону.

4. За допомогою екзоосмосу (зовнішнього ґрунтового) коріння виділяє у ґрунт велику кількість вуглеводів, органічних кислот, азотомістких органічних речовин, які відіграють важливу роль поживного і енергетичного середовища для ґрунтових мікробів. У зоні корневих виділень утворюється “мікробна ризосфера”, де нагромаджується до 90–95% ґрунтових мікробів. Кореневі виділення і мертві рештки трав'яних рослин і мікробів, у тому числі дрібні корінчики деревних рослин, утворюють одне з важливих джерел мінерального живлення рослин і ґрунтового гумусу.

5. Коріння активно збагачує ґрунт елементами живлення, забираючи їх з глибоких горизонтів і материнських порід. Ці елементи надходять із коріння в листя, з яким падають на землю, збагачуючи її азотом, загальними елементами живлення і органічною речовиною. Під впливом рослинності кругообіг речовин прискорюється і розширюється.

3.5. БІОТИЧНІ ФАКТОРИ

3.5.1. БІОТИЧНІ ФАКТОРИ Й ЯВИЩЕ КОАКЦІЙ

Біотичні фактори — це фактори, які відбивають явище коакцій (Клементс, Шелфорд, 1939), тобто взаємодію між різними організмами, що населяють відповідне середовище. Р. Даждо розрізняє два типи коакцій: а) *гомотипові* реакції, тобто взаємодія між організмами одного виду (особини бука взаємодіють між собою) і б) *гетеротипові* реакції, де взаємодіють особини різних видів (бук і граб в грабово-буковому лісі).

Вважають, що взаємодія між організмами існує лише тоді, коли особини в той чи інший спосіб впливають одне на одного. Як правило, ця взаємодія пов'язана з тим, що один організм споживає ресурс, який міг би використати інший організм. Отже, одна жива істота залишає іншу без частини ресурсу, що призводить до сповільнення росту останньої, зменшення її потомства і зростання шансу загинути. Залишати одне одного без потенційного ресурсу можуть особини як одного, так і різних видів. Така “несправедливість” зумовлена боротьбою за існування, яку надзвичайно яскраво зобразив у своїй поемі “Храм природи” Еразм Дарвін — дід Ч. Дарвіна (за Федоровим, Гільмановим, 1980):

...Тут хижий вовк, заради вовченят
 Тримає у страху серця невинних стад;
 Орел, шугаючи із-піднебес стрілою,
 Погрожує голубці смертю злою;
 Голубка ж, мов вівця, з благоговінням
 З'їда ростки і скльовує насіння.
 Сові, полюючи у темні ночі,
 Плюють на солов'я талант співочий.
 Тому ж не жаль нічного світляка,
 Його й вогненне сяйво не ляка;
 Світляк, осяявши гайок безмовний,
 З'їдає тишком-нишком квіт ще сонний.

В воді, в повітрі, на землі — могила,
 Все суще кров собою геть покрила.
 Довкола стріли смерті Голод розметав
 Й різницею весь світ великий став.

У “Походженні видів” Ч. Дарвін навів чимало прикладів цієї “несправедливості”, що й дало змогу вченому створити теорію природного добору. Ці приклади розкривають суть стосунків між “експлуатуючими” і “експлуатованими” видами. Після Ч. Дарвіна вивчення стосунків типу “жертва-експлуататор” розвивалося у трьох напрямках: 1) повнішого описання сукупності кормових зв'язків між популяціями в біоценозі, що творять трофічні мережі; 2) одержання якісних оцінок безпосередньої участі “експлуатуючих” і “експлуатованих” видів у трансформації первинної біологічної продукції, створеної автотрофними організмами; 3) з'ясування “регуляторної” ролі “експлуататорського” виду.

3.5.2. ГОМОТИПОВІ РЕАКЦІЇ

До гомотипових реакцій належать реакції типу: а) групового ефекту; б) масового ефекту; в) внутривидової конкуренції.

Груповий ефект. Цей тип коакцій означає зміни, пов'язані з об'єднанням тварин одного виду по дві чи більше особин. Існування групового ефекту поширене серед комах і хребетних. Одним з його важливих наслідків є значне прискорення росту угруповання.

Як зазначає Р. Дажо, груповий ефект проявляється в багатьох видів, які можуть нормально розмножуватись і виживати лише в умовах існування в межах крупної популяції. Автор наводить приклад популяції бакланів, які є головними виробниками гуано (пташиного посліду) в Перу. Цей вид може існувати, якщо в його колоніях налічується не менше 10000 особин і на 1 м² площі припадає 3 гнізда. Даний принцип мінімального розміру популяції пояснює, чому неможливо врятувати види, які стали надзвичайно рідкісними і заносяться до Червоної книги. Така доля, наприклад, у білого журавля з Північної Америки, якого налічується, незважаючи на різні охоронні заходи, всього 30–40 особин. Стадо північних оленів повинно мати не менше 300–400 голів, а африканських слонів хоча б 25 особин. Групове співжиття полегшує звірам

пошук їжі та боротьбу з ворогами. Наприклад, вовки сильні своєю зграєю. Койоти зграєю можуть суперничати навіть з левами.

Екологи в останні роки стали більше приділяти уваги вивченню групових стосунків, які дають змогу з'ясувати, наприклад, проблему швидкості росту популяції.

Масовий ефект. Це поняття складних коакційних зв'язків означає ефект, зумовлений перенаселенням середовища. Його добре ілюструє приклад розмноження популяції борошняного хрущака. Одна самка цього виду відкладає максимальну кількість яєць, вище якої (оптимум) плодовитість її зменшується. Отже, до оптимуму ми маємо справу з груповим ефектом, вище нього — масовий ефект. Це пояснюється тим, що внаслідок перенаселення нагромаджується велика кількість екскрементів, які є токсичними і зменшують плодовитість самки хрущака.

Внутривидова конкуренція. Територіальна конкуренція часто виявляється в територіальній поведінці, коли тварини захищають місце свого проживання і певну прилеглу територію. Наприклад, самець пильно стежить, щоб на територію, яка є місцем впливу сім'ї, що чекає пташенят, не залітали інші птахи свого ж виду, оскільки ця територія — місце збору їжі (комах і їх личинок чи насіння рослин).

Конкуренція між особинами виду загострюється в міру ущільнення популяції. В рослин це призводить навіть до змін морфологічного характеру: потоншення стебла в трав'янистих і стовбура в деревних рос-

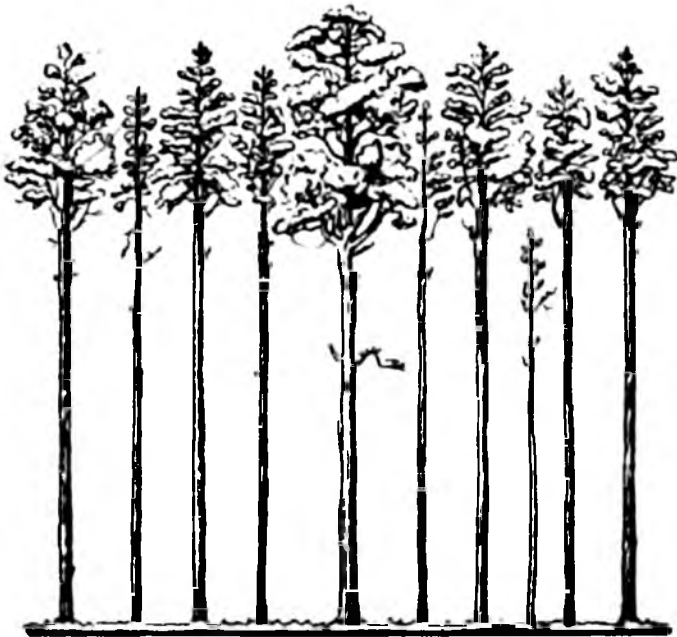


Рис. 3.33. Класифікація Крафта (за класами росту) дерев одновікового соснового насадження.

лин. В останніх змінюється габітус крони, бокові гілки очищаються, формується незначна за об'ємом крона. Це є наслідком внутривидової конкуренції, яка стосується головним чином боротьби за світло і воду. Вплив пригнічення одних рослин іншими добре ілюструє відома класифікація Крафта, в основу якої покладено характер крони (рис.3.33).

3.5.3. ГЕТЕРОТИПОВІ РЕАКЦІЇ

3.5.3.1. Типи гетеротипових реакцій

Вплив особин одного виду на особини іншого виду може бути нульовим, сприятливим або ж несприятливим ("0", "+", "-"). Вивчення цих біотичних стосунків дало можливість виділити декілька характерних комбінацій: нейтралізм, конкуренція, мутуалізм, співпраця, коменсалізм, аменсалізм, паразитизм і хижацтво (рис.3.34).

Нейтралізм — це нульовий варіант стосунків, коли обидва види незалежні і не впливають один на одного (у лісі білка і лось).

Конкуренція — це негативний вплив одного виду на інший. Обидва

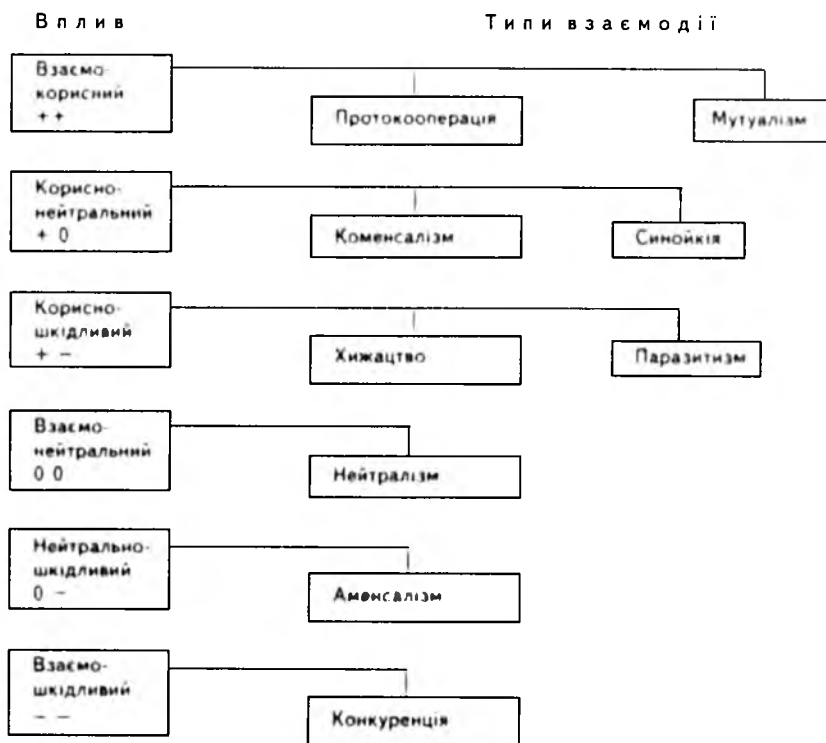


Рис. 3.34. Типи гетеротипових реакцій.

види називають конкуруючими (за живлення, місця відкладання яєць, укриття). “Конкуренція” в широкому розумінні — це взаємодія, яка зводиться до того, що один організм споживає ресурс, який міг би бути доступним для іншого організму.

Мутуалізм — це можливість життя кожного з видів лише в присутності іншого. Вони живуть в симбіозі (наприклад, рослини азотобактери: одне дерево вільхи завдяки бактеріям-симбіонтам фіксує 0,25–0,5 кг азоту на рік).

Співпраця — це утворення двома видами угруповання. Однак цей термін стосується свідомої дії, тому краще використовувати термін “протокооперація”, або “первинна кооперація”. Грабово-букова асоціація — зразок протокооперації: граб, поліпшуючи якість ґрунту, є своєрідним “підгоном” бука. В тваринному світі зразок протокооперації — це спільне життя кричків і чапель, що дає їм можливість краще захищатись від хижаків.

Коменсалізм — взаємозв'язок, при якому один вид угруповання — коменсал — одержує користь від співжиття з іншим видом, а останній її не має. Коакція між організмами-коменсалами характеризується терпимістю. Однією з форм коменсалізму є *форезія*: організм більших розмірів носить менший (кліщі на тілі жуків-гноювиків). Коменсалами називають тих тварин, які поселяються в помешканнях інших видів, а ті, в свою чергу, миряться з їх присутністю. Наприклад, в норі альпійського бабака виявлено 110 видів жуків.

Аменсалізм — тип коакцій, коли один вид, який називають аменсалом, відчуває на собі пригнічення росту і розмноження, а інший, який називають інгібітором, таких незручностей не відчуває. Це явище, яке полягає в гальмуванні росту одного виду (аменсала) продуктами виділення іншого, відоме лише у рослин і називається *алелопатією* (від грецьк. *аллелон* — взаємно, *патос* — страждати). Це, по суті, відповідає поняттю прямої конкуренції, антагонізму чи антибіозу. Завдяки виділенню корінням токсичних речовин, нечуй-вітер, наприклад, витісняє інші однорічні рослини і утворює зарості на досить великих площах.

Аменсалізм поширений у водних рослин. “Почервоніння” морської води є наслідком виділення водоростями речовини, яка зумовлює загибель всієї фауни на значній території.

Хижацтво і паразитизм. Різниця між хижаком і паразитом полягає в тому, що перший живе вільно і живиться іншими тваринними організмами або рослинним кормом, а другий не веде вільного життя. Хоча б на одній стадії свого розвитку паразит пов'язаний з поверхнею (ектопаразит) або з внутрішніми органами (ендопаразит) іншого організму, який є його господарем. У реальних природних умовах різниця між хижаком і паразитом не завжди чітко виражена, оскільки існують перехідні форми, які важко віднести до однієї чи іншої категорії. Наприклад, серед комах є характерні паразитоїдні види, які спочатку поводять себе як паразити, що щадять до певного часу життєво важливі органи господаря, а під кінець свого розвитку з'їдають його. Хижак і

паразит можуть існувати за рахунок одного або декількох видів, а тому серед них розрізняють такі види:

1. *Поліфаги* — види, які споживають велику кількість найрізноманітніших інших видів. До цієї групи належить багато хижих ссавців і комах. Комахи-фітофаги живляться різними рослинами, для деяких з них цей раціон сягає 200 (гусениця стеблового метелика).

2. *Олігофаги* — види, які живуть за рахунок окремих часто близьких видів. Типовим олігофагом є колорадський жук, який селиться лише на пасльонових. Солітер паразитує в людині, свині, різних гризунах.

3. *Монофаги* — види, які живуть за рахунок лише одного господаря. Монофагія характерна для більшості паразитуючих комах (яблунева плодожерка, грушевий цвітоїд). Американський шуліка-слизнеїд живиться лише певними видами слимака.

3.5.3.2. Принцип конкурентного витіснення Гаузе

Конкуренція між двома видами тим сильніша, чим вони ближчі між собою. Два види із абсолютно однаковими потребами не можуть існувати разом: один з них через деякий час обов'язково буде витіснений. Це положення було перетворено в закон, відомий під назвою *принципу Гаузе*, або *принципу конкурентного витіснення*.

Міжвидова конкуренція — це активний пошук представниками двох або декількох видів одних і тих самих кормових ресурсів середовища місцезростання рослин або проживання тварин. Є ще й інше визначення: *конкуренція* — це явище, яке спостерігається при використанні різними особинами одного й того ж джерела енергії.

Розрізняють *активну* конкуренцію (інтерференцію), при якій один з видів своєю поведінкою не дає доступу іншому до корму або облюбованого місця (приклад боротьби за територію між левими і койотами, мічення меж території вовками), і *пасивну* (експлуатацію), коли поведінка не заважає доступу конкуруючого виду до необхідних ресурсів. Другий тип більше поширений, ніж перший: в савані на 1 км² бачимо десятки травоядних видів, які конкурують між собою, але поведуть себе толерантно один до одного. Цей тип конкуренції поширений серед більшості рослинних видів.

3.5.3.3. Екологічна ніша

Проте деколи два види, які мають однакові кормові потреби, живуть на одній території і не конкурують один з одним. Р. Дажо наводить приклад такого співжиття двох видів англійських бакланів — арістотелівського і карбо, які живуть на одних і тих самих скелях, однак, як виявляється, виловлюють різний корм. Наприклад, баклан карбо пірнає глибоко і виловлює глибоководних камбалових риб і креветок, а баклан арістотелівський полює в поверхневих водах на оселедцевих риб і піскарів (кобликів).

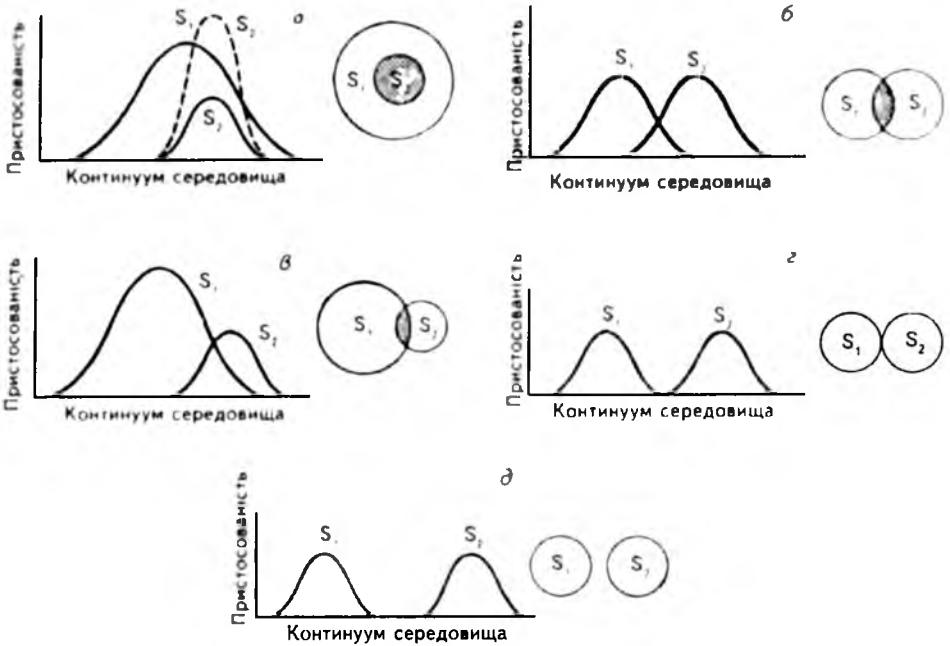


Рис. 3.35. Випадки можливих взаємних ніш, проілюстровані за допомогою поняття щільності пристосованості (зліва) та моделей теорії множин (справа):

а — ніша всередині ніші. Ніші виду 2 (S_2) розташовані всередині ніші 1 (S_1). Можливі два наслідки конкуренції: 1) якщо вид 2 має перевагу (переривчаста лінія), то він буде співіснувати при неповному використанні спільних ресурсів з видом 1; 2) якщо переваги має вид 1 (суцільні лінії), то він буде використовувати весь градієнт ресурсів, а вид 2 буде витіснений;

б — перекривання ніш однакової ширини. Конкуренція однакова в обох напрямках;

в — перекривання ніш неоднакової ширини. Конкуренція неоднакова у двох напрямках, оскільки частина простору ніш, яка входить до області перекривання, у виду 2 більша, ніж у виду 1;

г — прилягання ніш. Пряма конкуренція неможлива, але подібне може бути наслідком її уникання;

д — повний розділ ніш. Конкуренція неможлива і її важко навіть передбачити

Чому ж тут не спостерігається кормова конкуренція? А тому, що кожний із видів в процесі еволюції пристосувався до своєї екологічної ніші.

Екологічна ніша — фізичний простір з властивими йому екологічними умовами, що визначають існування будь-якого організму, місце виду в природі, що включає не лише становище його в просторі, а й функціональну роль у біоценозі та ставлення до абіотичних факторів середовища існування. Екологічна ніша характеризує ступінь біологічної спеціалізації даного виду.

Місцезростання, — говорить Ю. Одум, — це адреса мешкання виду, а екологічна ніша — це система занять в тій системі видів, до якої він належить. Іншими словами, знання екологічної ніші дає можливість відповісти на питання, як, де і чим живиться вид, чиєю здобиччю є сам, яким чином і де він відпочиває і розмножується, які для нього необхідні умови середовища (температура, вологість і т.д.)

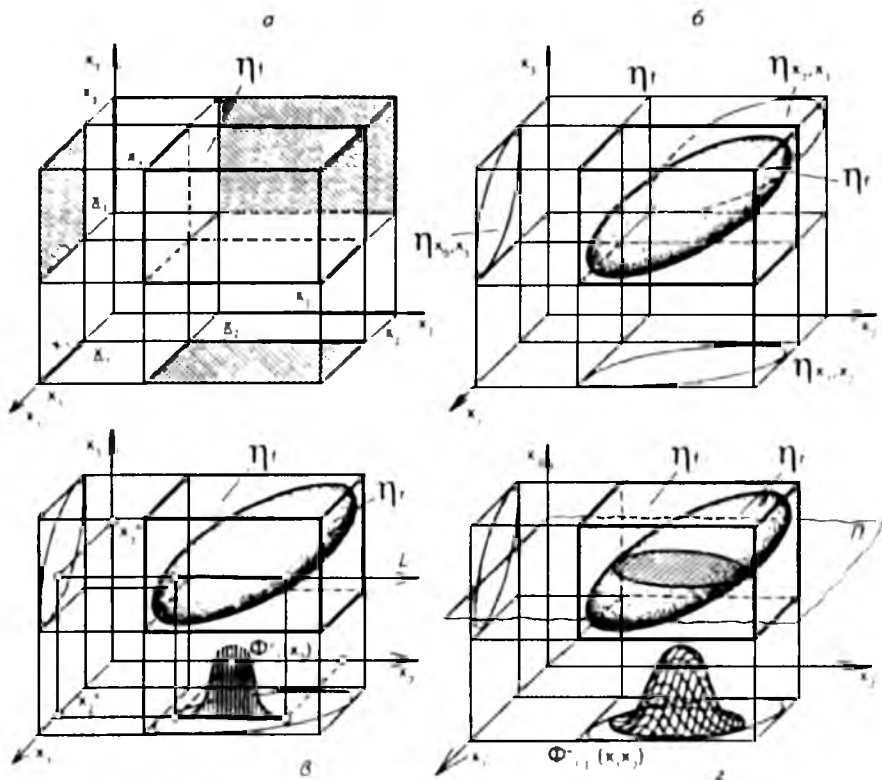


Рис. 3.36. Взаємне розташування фундаментальної η_1 та реалізованої η_2 ніш у тривимірному просторі екологічних факторів $E_3 = \{(x_1, x_2, x_3)\}$.

Р. Даждо виділяє чотири випадки, які вирізняють стосунки двох видів одного біотопу:

- а) дві екологічні ніші — N_1 і N_2 — зовсім окремі;
- б) обидві ніші частково заходять одна в одну і мають спільну частину $N_1 - N_2$;
- в) обидві ніші дотичні одна до одної;
- г) ніша N_2 повністю входить в нішу N_1 .

За станом розміщення екологічних ніш види поділяють на *алопатричні* і *симпатричні*. Перший тип об'єднує види, які мають різні ареали і їх екологічні ніші розміщені порізно (випадок а) або частково заходять одна на одну (випадок б). Конкуренція в цьому випадку виключається географічною ізоляцією.

Другий тип розміщення видів відрізняється від першого сумісним їх проживанням на значній території і частковим (винадак б) або повним включенням (випадок г) одна в одну.

Виділяють ще й третій тип розміщення екологічних ніш, який називається

вають суміжною алопатрією: обидва ареали і екологічні ніші стикаються. На рис.3.35 зображено декілька різних випадків розташування ніш

Вирізняють *потенційну* (фундаментальну) і *реальну* (реалізовану) екологічні ніші. Потенційна ніша являє собою всю сукупність необхідних для виду умов місцезростання без будь-якого тиску з боку другого виду і відповідає максимально можливій експансії з боку першого. Реальна екологічна ніша — це частина існуючої потенційної ніші, яка фактично зайнята видом в біотопі. На рис.3.36 зображене взаємне розташування фундаментальної (потенційної) і реалізованої (реальної) ніші.

3.5.3.4. Конкуренція і розвиток

З часів роздумів Ч.Дарвіна над проблемами міжвидової конкуренції нагромадилося чимало матеріалів, які дають змогу згрупувати ці проблеми в чотири основних блоки, зокрема за впливом конкуренції: а) на географічне поширення організмів; б) на розміщення видів у різних біотопах однієї і тієї ж місцевості; в) на морфологію і продуктивність рослин; г) на еволюцію видів і біоценозів.

Вплив конкуренції на географічне поширення організмів найкраще простежується на інтродуцентах, які часто в нових умовах сильніші і плодovitіші, що дає їм змогу витіснити аборигенні види. Так трапилось, наприклад, з австралійськими сумчастими, які не витримали конкуренції з кролями і вівцями, завезеними з Північної Америки і Європи. Це ж трапилось в Англії з місцевою білкою, яку витіснила інтродукована американська родичка.

Вплив конкуренції на *розміщення видів* у різних біотопах можна простежити на прикладі трьох видів строкатих дятлів: великого, середнього і малого, які є вираженими алопатриками (проживаючи в одному лісі, мають свій власний ареал, наприклад різні частини дерева). Великий строкатий дятел шукає корм на стовбурах, середній — на великих гілках, а малий — на дрібніших гілках крони. Пацюк, наприклад, витіснив свого близького родича пацюка чорного на горище, а сам влаштувався в підпіллі і каналізаційній мережі.

Міжвидова конкуренція на *морфологію* і *продуктивність* рослин впливає аналогічно внутривидовій: змінюється морфологія рослин, зменшується плодovitість і чисельність. Одночасно спостерігається поступове витіснення домінуючим видом іншого виду або ж зниження його життєвості. Конкуренція відбувається через світло і ґрунтові поживні речовини. В свіжих суборах домінантним видом є сосна, яка витісняє дуб, перехоплюючи своїми кронами значну частину світла. Проживаючи в нижньому ярусі дубового субору, дуб змінив свою морфологію: ріст, розташування і форму крони.

Конкуренція відіграє велику роль в *еволюції видів* і *біоценозів*. Описаний вище приклад конкурентного співжиття дуба з сосною і особливості їх росту — це наслідок еволюції згаданих видів і в цілому біоценозу. Для букового лісу характерний такий еволюційний ряд: 1) по-

ява берези (наприклад, після пожежі); 2) під наметом молодого березового підросту з'являється сосна, яка приблизно через двадцять-тридцять років починає пригнічувати і витіснити березу; 3) під ажурним наметом сосни з'являється самосів дуба, який досить швидко виходить у перший ярус; 4) нарешті, місце згаданих порід займе тіньовитривалий бук, відновлюючись у своєму ареалі.

У Північній Америці "піонерними" видами є світлолюбні тополі, яких згодом замінюють "клімаксові" види, наприклад клен цукристий.

3.5.3.5. Взаємовплив рослин

Взаємовпливи рослин, вищих і нижчих, належать до групи фітогенних, які поділяють на прямодіючі та опосередковані (табл. 3.7).

Прямодіючі фактори — це вплив паразитів на рослини. Наприклад, польова берізка висмоктує воду з культурних рослин, затримуючи їх ріст. Затримує ріст своїм механічним впливом мишачий горошок. Дія трутовиків (осикового, березового) часто летальна для господаря. Шкідливим для рослин є також обшморгування гілками сусідніх дерев (особливо берези).

Т а б л и ц я 3.7

**Взаємовідносини між рослинами
(за В.М. Сукачовим та М.В. Дилісом)**

Прямі (контактні)	Побічні	
	трансбіотичні	трансбіотичні
М е х а н і ч н і		
Обшморгування гілками сусідніх крон, обвивання осьових органів, деформація стовбурів базових рослин деревними і трав'янистими ліанами, взаємний тиск, переплетіння маси коріння у ґрунтовому субстраті, використання однією рослиною іншої в якості субстрату і місця прикріплення (спіфітні рослини)	Взаємовплив вищих рослин через взаємодію мікробного населення їх ризосфер; поїдання або вибіркове пошкодження тваринами певних фітоценозів, що змінює співвідношення між видами	Зміна факторів мікроклімату (послаблення сонячної радіації всередині рослинного покриву, зміна сезонного ритму освітлення); надґрунтовий шар мертвих рослинних залишків (листопад, трав'янисте опадання степових рослин). Продукти розкладу рослинних залишків, хімічна взаємодія між рослинами. Алелопатія: хімічний вплив між рослинами за допомогою екзометаболітів високої фізіологічної активності; конкуренція; взаємний або однібічний вплив, який виникає на основі використання енергетичних і харчових ресурсів місцезростання — мінеральних елементів, ґрунтової вологи тощо
Ф і з і о л о г і ч н і		
Симбіоз: взаємовигідне співжиття водоростей і грибів, вищих рослин і азотофіксуючих бактерій; паразитизм, гетеротрофне живлення однієї рослини за рахунок рослини-господаря тощо		

Сьогодні вчені успішно досліджують явище алелопатії — інгібіторної (пригнічуючої) здатності одного виду щодо рослини іншого виду. До алелопатичних речовин належать коліни — токсичні виділення рослин, які ще називають *антибіотиками*. Серед колінів існує окрема група речовин, яку називають *фітонцидами*. Це, звичайно, легкі речовини різної хімічної природи, які допомагають рослинам бути стійкими проти деяких захворювань. Наприклад, черемха своїми легкими речовинами відганяє мух і є токсичною до цілого ряду мікроорганізмів. Особливо фітонцидні властивості проявляють ялівець, сосна, тополя, евкаліпт.

Отже, *алелопатія* — взаємний хімічний вплив сумісно існуючих організмів шляхом виділення в навколишнє середовище продуктів життєдіяльності (фітонциди, коліни, ефірні олії). Алелопатія — один з основних каналів зв'язку і авторегуляції біоценозів. Явище алелопатії враховують під час вирощування сільськогосподарських і лісових культур (сівозміни).

У природі часто спостерігають позитивний взаємовплив рослин. Передусім це стосується такого явища, як *мікориза*, яке виявлене більше ніж у 2000 рослин. Мікориза — форма тривалого співжиття (симбіозу) грибів з вищими рослинами. Розрізняють мікоризу *ендотрофну* (міцелій гриба поширюється в тканинах кореня або всієї рослини (орхідні, верескові) та *ектотрофну* (міцелій обплітає кореневі відгалуження коренів, утворюючи на них так звані мікоризні чохлаки; спостерігається у багатьох дерев і чагарників).

Поширеність соснових проростків на бідних ґрунтах пояснюють тісним зв'язком між коренями сосни і грибами й утворенням мікоризи, при якій міцелій гриба тягнеться із клітини коріння сосни в ґрунт. Гриби підвищують кислотність ґрунту, сприяючи тим самим доступності фосфору, а також розкладають органічні рештки, внаслідок чого вивільнюються поживні речовини, які може використати сосна. В свою чергу сосна віддає грибам свій цукор, необхідний для підтримки їхнього метаболізму.

Зв'язки між рослинами і азотофіксуючими бактеріями в кореневих бульбочках характерні передусім для бобових. Як і у випадках з мікоризою, тут також один із видів надає іншому якийсь матеріал або "послуги", одержуючи від свого партнера щось узамін.

Азотофіксуючі бактерії постачають рослинам органічний азот, одержуючи від них цукор. Мікоризні гриби, як описано вище, в обмін на цукор постачають деревам мінеральні речовини, які вони добувають з ґрунту.

Асоціацію гриба із зеленими рослинами творять лишайники. Зелені рослини (в даному випадку водорості) постачають грибу цукор, який вони утворюють у процесі фотосинтезу, а від гриба одержують мінеральні речовини, які той дістає буквально з голого каменю. Це дає можливість лишайникам заселяти місцезростання, які не придатні ні для яких інших форм життя.

3.5.3.6. Вплив тварин на рослини

Можна навести чимало прикладів позитивної та негативної взаємодії тварин і рослин. Явище *зоогамії* — це позитивний приклад участі тваринного світу в процесі розмноження рослин (перехресне запилення) і поширення на земній поверхні (як на суші, так і у воді). Відомо, що для проростання насіння чорниці і брусниці мусить пройти через кишковий тракт тварин, а насіння буяхів проростає лише у випадку, коли воно падає в ґрунт з екскрементами птахів.

Велику роль у поширенні рослин відіграють мурашки. У таких рослин, як чистотіл, копитень, фіалка, вероніка, ряст, на насінні є спеціальні солодкуваті вирости (слайсосоми), які приваблюють мурашок.

Водночас тварини завдають багато шкоди рослинам, передусім поїдаючи їх насіння (білки, мишовидні гризуни), поїдаючи чи обгризаючи вегетативні органи рослин (глухарі обципують хвою, бруньки сосни і смереки, бобри поїдають деревину осики, лосі і олені обдирають молоді кору та верхівки дерев і кущів). Багато шкоди завдають лісам і паркам інвазії комах, які поїдають бруньки, листя, бутони, плоди, корені тощо.

Чимало шкоди завдають землерії та кроти, суслики, сліпаки, поїдаючи підземні органи рослин. Водночас кроти роблять і корисну справу, знищуючи кореневих шкідників.

Як правило, рослиноїдні організми головним чином підвищують чутливість рослин до факторів смертності, а не безпосередньо вбивають рослину. Однак повторна дефоліація (позбавлення листя) може призвести до загибелі рослин. Наприклад, одноразове знищення листя дуба гусеницями *Lymantria dispar* призводить лише до 5%-ї загибелі (близька до природної), але триразова сильна дефоліація зумовлює збільшення смертності до 80%.

Рослинами, найстійкішими до виїдання, виявляються трави. Більшість видів трав має меристему, розташовану майже на рівні землі серед листових піхв. Тому ця головна точка росту (і відростки нового листя) звичайно буває захищена від виїдання. Нове листя трави відростає або за рахунок запасних вуглеводів, або ж за рахунок асимілянта цілого листка.

Однією з найпоширеніших реакцій рослин на пошкодження рослиноїдними тваринами є затримка цвітіння. В межах сезону ця затримка може призвести до зменшення шансів контактів з запилювачами або ж піддати квіти впливу ранніх заморозків. Зрозуміло, що дефоліація негативно впливає на плодючість рослин, однак безпосереднє винищення квітів, плодів і насіння впливає на рослину сильніше, ніж поїдання листя.

Важливо, підкреслюють відомі англійські вчені М.Бігон, Дж.Харпер і К.Таунсенд, зрозуміти, що багато випадків поїдання репродуктивних тканин у дійсності є мутуалістичною взаємодією, оскільки є вигідним як для рослиноїдної тварини, так і для рослини.

Тварини, які живляться пилюком і нектаром, мимоволі переносять при цьому пилюк з однієї рослини на іншу. Водночас комахи, які живляться плодами, аж ніяк не сприяють поширенню насіння і, крім того, можуть навіть пошкодити плоди.

3.5.4. ФАКТОРИ ЖИВЛЕННЯ

Живлення (споживання, корм) — важливий екологічний фактор, від якості і кількості якого залежить плодючість, тривалість життя, розвиток і смертність організмів. Від різноманітності кормів часто залежать численні морфологічні, фізіологічні й екологічні адаптації.

3.5.4.1. Корм і шляхи формування ланцюгів живлення

Зелені рослини (*автотрофи*) асимілюють неорганічні ресурси і творять “упаковки” органічних молекул (білків, вуглеводів та ін.). Ці органічні речовини стають поживою для *гетеротрофів* — організмів, які потребують високоенергетичних органічних ресурсів і беруть участь у ланцюзі перетворень, за перебігом яких кожний попередній споживач ресурсу сам, у свою чергу, перетворюється в ресурс для наступного споживача.

Якщо розглядати організми як кормовий ресурс, то можна виділити три шляхи формування ланцюгів живлення:

Перший — *деструкція*, внаслідок якої тіла або частинки тіл організмів відмирають і разом з рештками життєдіяльності і секреторними продуктами стають кормовим ресурсом для “деструкторів” (бактерій, грибів і тварин-детритофагів). *Деструктори* — це групи живих організмів, які не в змозі використовувати інші організми, поки вони живі. *Детрит* — це органічний мул і напівзруйновані рештки організмів, які перебувають у верхніх шарах ґрунту, а також у водному середовищі.

Другий — *паразитизм*, коли організм використовує в якості кормового ресурсу інший організм ще при житті. Приклад паразитів — тля, яка висмоктує сік із флоєми листя дерев, і гриби — облігатні паразити рослин (наприклад, іржасті гриби, які вбивають клітини організму-господаря).

Третій — *органофагія*, або *хижацтво*. При цьому кормовий організм (або його частина) поїдається (кролик, якого з’їла лисиця; жолудь, що з’їла білка, тощо).

Автотрофи, для яких зовнішнім джерелом енергії є сонячне світло, називають *фотоавтотрофами (фотосинтетиками)*. Автотрофи, які одержали енергію шляхом синтезу органічних речовин з вуглекислого газу, а також через окислення різних неорганічних речовин (NH_4^+ , S^2 , Mn^{2+}), називають *хемоавтотрофами (хемосинтетиками)*. Хемосинтез здійснюється мікроорганізмами у процесі їхньої життєдіяльності і відіграє в природі важливу роль, оскільки завдяки йому відбуваються такі важливі процеси, як нітрифікація, новоутворення органічних речо-

вини, відповідне запасання енергії в біологічних системах, окислення сірководню в морях тощо.

Гетеротрофи, на відміну від автотрофів, неспроможні використовувати енергію абіотичних джерел для синтезу складних органічних сполук. Для побудови і підтримки своєї біомаси вони одержують енергію й органічні речовини з кормом, який являє собою живу або мертву масу автотрофів та інших гетеротрофів. Гетеротрофами є всі тварини, гриби, переважна більшість бактерій, деякі водорості і безхлорофільні вищі рослини.

Якщо класифікувати автотрофи за об'єктами живлення досить складно, оскільки всі вони "живляться" світлом або хімічно зв'язаною енергією, вуглекислим газом, водою і мінеральними солями, то класифікація гетеротрофів могла мати такий вигляд (за Федоровим і Гільмановим):

- 1) рослиноїдні (фітофаги);
- 2) м'ясоїдні (зоофаги);
- 3) мертвоїдні (детритофаги).

Крім того, в природі реалізуються і можливі комбінації цих основних типів живлення:

- 4) м'ясоїдно-рослиноїдні;
- 5) мертвоїдно-рослиноїдні;
- 6) мертвоїдно-м'ясоїдні;
- 7) всеїдні (еврифаги або поліфаги).

Виділення трьох основних категорій (фітофаги, зоофаги і детритофаги) сприяє систематизації різноманітних типів взаємодії між ресурсом і його споживачем (*консументом*) і, що особливо важливо, підкреслює роль споживача у вирішенні питання про життя або смерть кормового організму.

Спеціалізація консументів проявляється не лише у тому, що вони віддають перевагу рослинному, тваринному чи детритному корму, але й окремим частинам тіла своїх жертв. Це явище характерне для рослиноїдних тварин. Наприклад, окремі птахи вживають насіння певних видів рослин. Пасовищні тварини поїдають листя трав, не чіпаючи кореневищ. Деякі круглі хробаки (нематоди), а також личинки окремих жуків (спеціалізовані ризофаги) поїдають коріння, не завдаючи шкоди листям. Є й консументи-монофаги, які спеціалізуються на поїданні одного або близькородинних видів: кіноварна міль, наприклад, живиться тільки листям, бутончиками і молодими пагонами рослин роду *Senecio*.

Типовим "універсалом", чи поліфагом, є лисиця, яка хоч і живиться переважно гризунами, включає у свій раціон залежно від сезону року плазунів, птахів, комах, ягоди, фрукти, горіхи, жолуді, баштанні, виноград. Типовим поліфагом є сорока, в шлунку якої виявлено 494 комахи, в тому числі жуків — 302, метеликів — 39, прямокрилих — 16, двокрилих — 14, бабок — 10. Крім того, було 112 павукоподібних, 35 ракоподібних, чотири молюски, три хребетні. Слід зазначити, що понад 80% здобичі мали довжину 0,6–1,5 см.

Крім характеру кормового об'єкта і ширини трофічного спектра, виділяють ще одну важливу рису живлення — *спосіб поглинання*. Наприклад, якщо спосіб життя рослини і мікроорганізмів в основному нерухомий і вони пасивно поглинають корм усією поверхнею або її спеціалізованими структурами (дифузноосмотичний спосіб живлення, осмотрофія), то більшості тварин властиве активне пересування і поглинання корму, що формує їх *етологію* (поведінку) споживання: випасання, переслідування, вичікування, збирання у зграї тощо.

У тварин розрізняють *невибіркове* і *вибіркове* споживання їжі. Невибіркове споживання властиве багатьом безхребетним тваринам, китам і деяким риbam. Вибіркове споживання є основним способом живлення для частини безхребетних і більшості хребетних тварин.

Чим вужчий спектр вживаних організмом кормових ресурсів, тим тіснішим має бути просторовий зв'язок цього організму із його ресурсами або ж тим більші мають бути витрати часу і енергії на пошук необхідних ресурсів серед багатьох інших. Спеціалізація закріплюється особливими структурами організму, передусім ротовими частинами (рис.3.37).

Наявність і доступність багатьох кормових ресурсів залежить від пори року. Розглянемо приклад малинника як кормового ресурсу, наведений М.Бігоном, Дж.Харпером і К.Таунсендом (рис.3.38). Зимою малинник являє собою купу сухих пагонів, але навесні вони вкриваються молодими, багатими на білок бруньками і свіжим листям. А потім цвітіння і багатий нектар — ресурс, яким можна користуватися лише під час цвітіння. Згодом з'являються плоди, які стають новим джерелом корму для багатьох видів. Усі ці сезонні утворення використовують як рослиноїдні еврифаги, так і спеціалісти — монофаги, в яких увесь період життя обмежується відповідним сезоном і які проводять решту року в сплячці або діапаузі, не потребуючи їжі. Птахи, які поїдають плоди малини, вживають їх лише як сезонний додаток до свого раціону, який протягом року постійно змінюється; деякі птахи злітаються на малину як кочові літні гості. Повна протилежність птахам — жук малинник (*Vyturus tomentosus*), який відкладає яйця в квітку, а розвиток личинки завершується в зрілій ягоді. Лялечка жука впадає в діапаузу і перебуває в ній аж до наступного цвітіння малини (через 10 місяців). Як бачимо, один і той самий ресурс (рослина малини) може використовуватися найрізноманітнішими консументами. Водночас цей приклад свідчить про те, що консументи, які на перший погляд не пов'язані між собою, взаємодіють через спільний ресурс, утворюючи *консорції*.

3.5.4.2. Якість корму

Як же впливає якість корму на чисельність, тривалість життя, швидкість росту і плодючість живих організмів? Наприклад, травневий хрущ, який є поліфагом, добре росте і розвивається, харчуючись кульбабою, деревієм, тоді як грястиця не може забезпечити виживання його личинок. Харчо-



Медоносна бджола
Apis mellifera
(ряд перетинчастокрилих)
Всмоктує нектар через хоботок



Комар *Culex*
(ряд двокрилих)
Ротовий апарат



Chiasognathus grantii
(ряд твердокрилих)
У самців виростають величезні мандибули: їх довжина переважає довжину тіла



Гедзь *Tabanus atratus*
Кровосос. Мандибули та максилли сплюснені



Manduca quinquemaculata
(ряд лускокрилих)
Метелик, який сідає на квіти.
Хоботок звичайно скручений у спіраль, а розпрямляється та витягується тільки тоді, коли метелик ссе нектар



Китоголов *Balaeniceps rex*
Харчується рибою; використовує свій величезний гачкуватий дзьоб для витягування із мулу протоптерусів



Американський чорний водоріз
Rhynchaps nigra
Ножеподібна нижня щелепа у польоті розсікає воду; при зіткненні з рибою дзьоб негайно закривається



Звичайний фламінго
Phoenicapterus ruber
У дзьобі є пристосування, які дають змогу фламінго живитися крихітними водоростями



Іпатка
Fratricula corniculata
При виловлюванні риби декілька вже виловлених риб тримає у дзьобі



Сокіл *Falko*
Дзьоб із зубцем на кінці, пристосований до висукування пір'я та нанесення рубаних ран

Рис. 3. 37. Пристосування тварин до якості харчових ресурсів, що споживаються ними, простежується за різноманітною будовою їхніх ротових частин. У зображених на рисунку комах і птахів подібні пристосування виражені дуже чітко (за Daly et al., 1978; Richards, Davies, 1977; Spodgrass, 1944, а також за Британською енциклопедією).

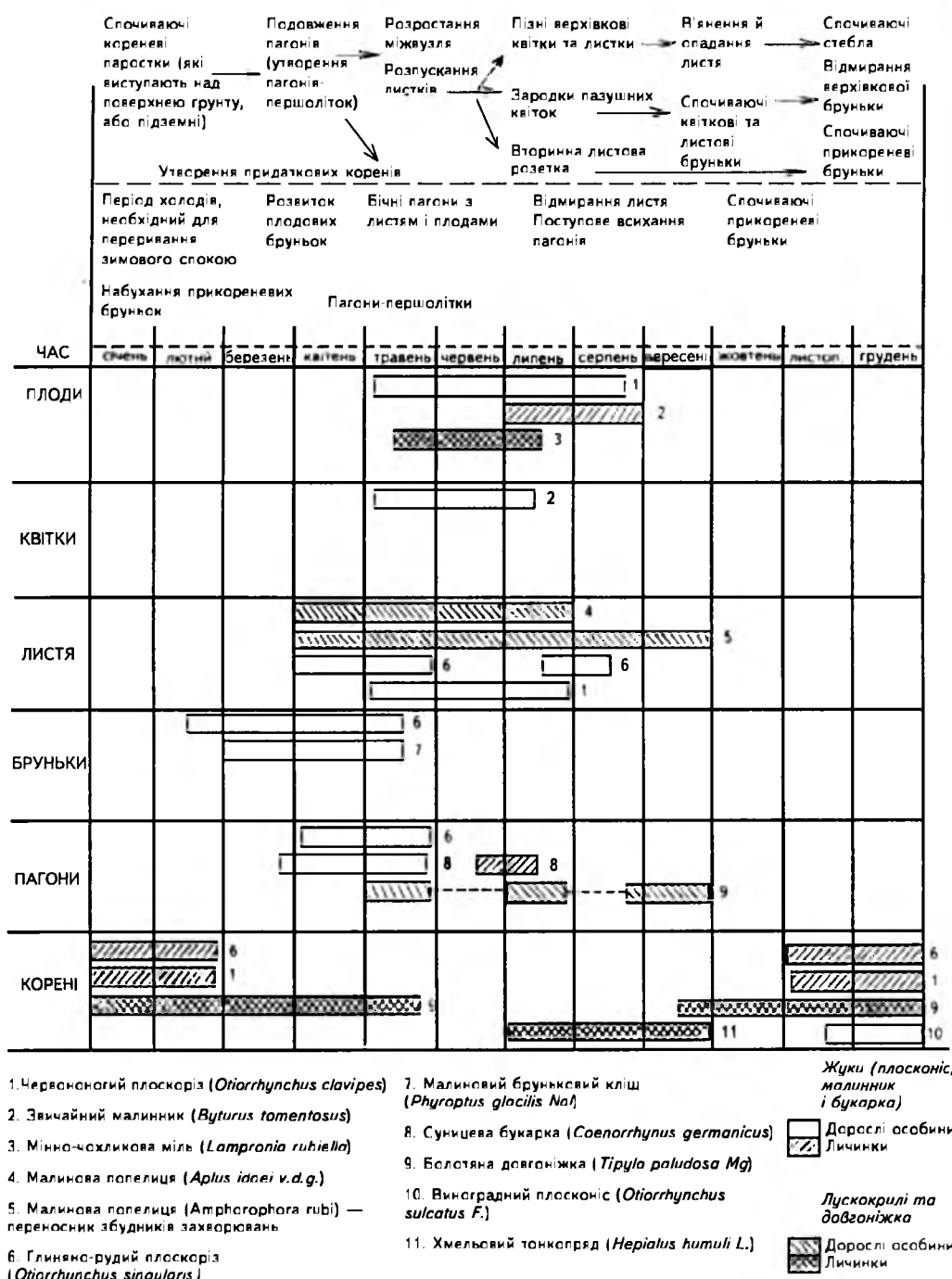


Рис. 3.38. Життєві цикли та терміни перебігу послідовних фаз розвитку рослини звичайної малини (*Rubus idaeus*) та деяких тварин, які використовують її як харчовий ресурс.

ний раціон шотландської куріпки до початку яйцекладки мусить складатися з молодих пагонів вересу, багатих на кальцій, фосфор і азот. Ці елементи, а також їх нестача, є обмежуючим фактором, який перешкоджає народжуваності куріпки. Самки колорадського жука, які замість молодого листа поїдають старе, через 11 днів припиняють відкладання яєць.

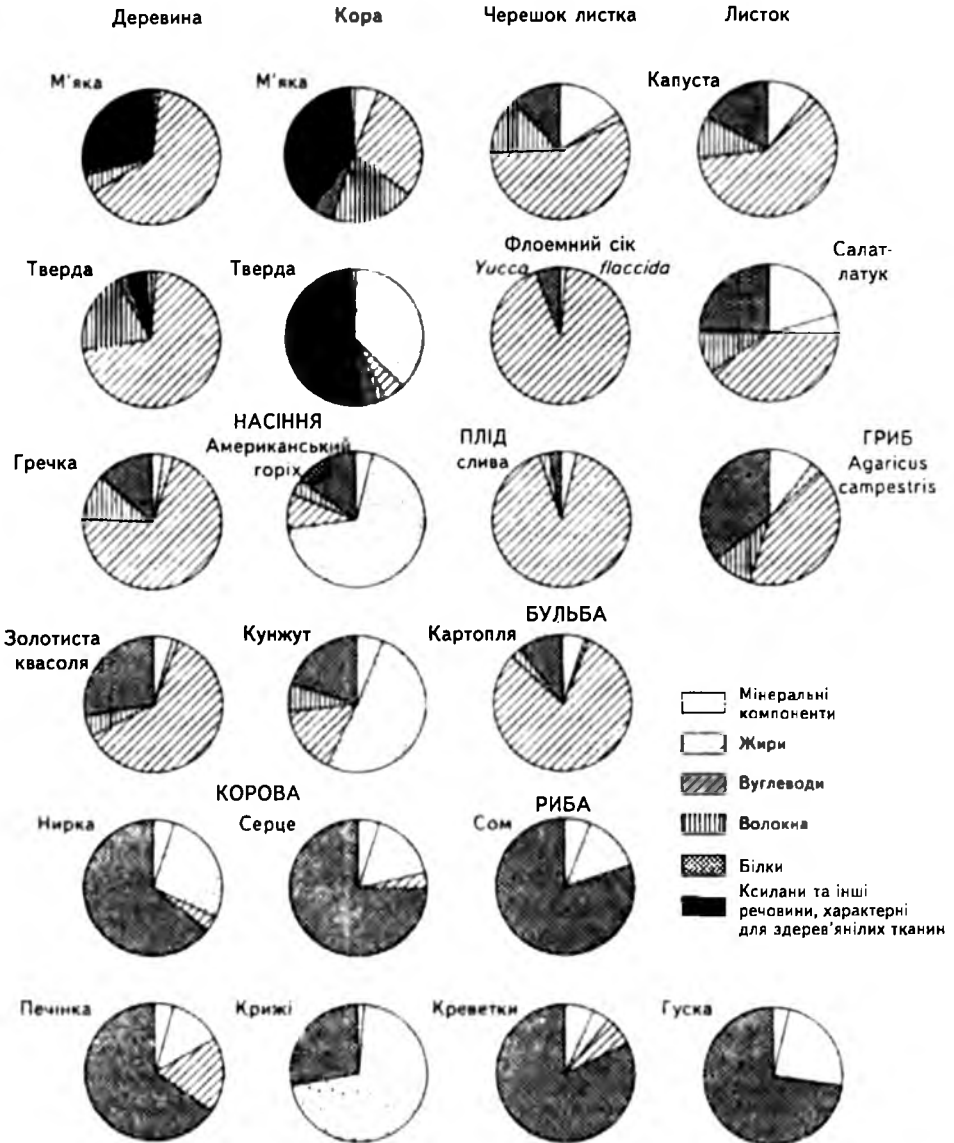


Рис. 3.39. Склад різних частин рослин і тіл тварин, яких використовують інші організми як харчові ресурси.

Для нормального росту і розвитку рослина має одержати з оточуючого середовища сонячну енергію, а у випадку хемосинтезу — хімічно зв'язану енергію, а також певний набір мінеральних елементів. Нестача якогось зі згаданих компонентів негативно впливає на метаболізм (обмін речовин), призводить до припинення життєдіяльності рослини і врешті-решт до втрати здатності розмножуватися і навіть загибелі.

Рослинний і тваринний корми мають характерну відмінність, оскільки тіла рослини і тварини різняться між собою (рис.3.39). Рослинна клітина оточена стінками, які складаються з целюлози, лігніну та інших "матеріалів", що робить рослинний корм дуже волокнистим. Клітинні стінки, як відомо, характеризуються високим вмістом зв'язаного вуглецю та показником відношення вмісту вуглецю до вмісту інших біологічних елементів, зокрема азоту (C:N коливається в межах 20:1 до 40:1; у рослиноїдних тварин це відношення становить 8:1 або 10:1). Тканини тварин, на відміну від тканин рослинних, не містять ні структурних вуглеводів, ні волокнистих матеріалів, проте багаті на жири і особливо на білки.

Для підтримання життєдіяльності, росту, розвитку і розмноження тварин необхідний певний калорійний режим зі збалансованим якісним складом, тобто визначені кількість білків, жирів, вуглеводів, а також мінеральних солей, вітамінів і мікроелементів. Вимоги до корму змінюються залежно від стану організму, пори року і погодних умов. Враховуючи, що тварини надають перевагу тому чи іншому корму, його поділяють на *улюблений, заміний і випадковий*, а за іншою класифікацією — на *незамінний і взаємозамінний*.

3.5.4.3. Кількість корму

Класичний приклад екологічного аспекту впливу кількості корму на виживання тварин — це перельоти птахів. Вони дають змогу птахам дочекатися моменту, коли екосистема батьківщини знову стане сприятливою для їх розмноження. Перелітні види використовують сезонні кормові залишки. Від кількості корму (врожаю) часто залежить народжуваність у популяціях птахів і звірів.

Однак деякі вчені вважають, що кількість доступного корму не є фактором, який впливає на щільність популяції. Вони звертають увагу на те, що при масовому розмноженні комах чисельність комахоїдних птахів не збільшується. Як свідчать дані спостереження, тварини не завжди використовують усю наявну в їх розпорядженні їжу (це, зокрема, стосується трав'яїдних). Відсоток використання їжі більший у зерноїдних і менший у м'ясоїдних тварин. Отже, корм частіше відіграє роль обмежуючого фактора, який залежить від щільності (більше у хижаків і зерноїдних, менше — у трав'яїдних).

Збільшення кількості корму зумовлює прискорення розмноження, росту, швидше настання статевої зрілості і періоду розмноження, підвищення плодючості. Наприклад, у риб це веде до збільшення кількості

жигтездатної ікри, яку відкладають самки, зменшення мінливості розмірів риби одного віку і збільшення вмісту жирів в організмі.

Ресурси місцезростань упродовж багатьох років вивчали спеціалісти, які займалися питаннями як рослинного, так і тваринного світу. Перші розвинули розділ науки, яка одержала назву *екофізіології* і вивчає фізіологічні механізми, з участю яких кожна окрема рослина добуває необхідні ресурси — світло, воду і біогенні речовини. Другі зібрали багатий матеріал про ресурси, розглядаючи їх як об'єкт конкуренції між організмами і як “сировину” взаємодій типу “хижак–жертва”. Однак ця різниця у підходах з часом зітреється, і екологія виступить як цілісна наука.

3.5.5. ГОМЕОСТАТИЧНІ РЕАКЦІЇ ОРГАНІЗМІВ

3.5.5.1. Поняття про гомеостатичні реакції

Абіотичні та біотичні фактори, до речі як і антропогенні, можуть бути не лише “лімітуючими”, шкідливими, але й регулюючими, які впливають позитивно. Адаптовані організми реагують на ці фактори таким чином, що угруповання організмів немовби зм'якшують їх шкідливий вплив і досягають максимальної ефективності та найбільшої стійкості в даних умовах гомеостазу.

Гомеостаз — це стан внутрішньої динамічної рівноваги природної системи, який підтримується регулярним відновленням основних її структур і енергетично-речовинного складу, а також постійною функціональною саморегуляцією у всіх її ланках. Першим стикається з акцією середовища конкретний організм, відповідаючи на неї своєю реакцією. Отже, первинні гомеостатичні реакції відбуваються вже на нижчому щаблі — в моноцені. *Адаптація у рослин* — це комплексна реакція, спрямована на створення гомеостазу.

Приводячи свою структуру і функції відповідно до нових умов, організми можуть зберігати максимальну активність у межах ширшого і навіть іншого діапазону умов. Широко відома здатність хамелеона протягом кількох секунд змінити забарвлення шкіри, пристосувавши його до кольору ґрунту чи скелі, на якій він знаходиться. Відповідною захисною реакцією організму є сонячний загар, який людина одержує на пляжі. Тремтіння, що пронизує шкіру при переохолодженні, — це не що інше, як використання м'язової реакції перетворення механічної енергії на теплову. Тривалішого часу вимагає морфологічна перебудова, наприклад збільшення густини шерсті перед настанням зими.

Реакції, які торкаються структури і функцій організму, мають зворотний характер: в протилежному випадку вони не могли б відслідковувати змін середовища, які спрямовані як в той, так і в інший бік.

3.5.5.2. Реакція організму і негативний зворотний зв'язок

Розрізняють декілька напрямів і особливостей гомеостатичних реакцій, які ми розглянемо. Реакції дають змогу зберегти внутрішню узгодженість організму і підтримати його функції на оптимальному рівні. В більшості випадків вони нагадують дію термостата: коли в приміщенні температура підвищується, він виключається, а коли знижується, знову включається. Так поведуть себе організми гомойотермних, тобто теплокровних, тварин (птахи, ссавці): в холодну пору року споживають більше енергії, а зрості теплові витрати компенсують, прискорюючи обмінні процеси, що призводить до підвищення теплопродукції. Оптимальний рівень регуляції залежить від точного співвідношення затрат і вигод даного процесу в конкретних екологічних умовах.

Наведені вище приклади свідчать, що ці реакції базуються на принципі *негативного зворотного зв'язку*. Це означає, що якщо під впливом зовнішніх дій система відхиляється від свого нормального чи бажаного стану, вступають у дію внутрішні механізми реакції, які повертають систему в нормальне становище (рис.3.40).

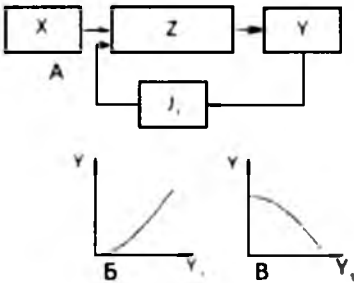


Рис. 3.40. Схематичне зображення системи зі зворотним зв'язком і різними видами перетворення енергії сигналу (за М.А. Голубцем):

А — блок-схема системи; X — вхідний сигнал; Z — керуючий прилад; Y — вихідний сигнал; J_1 — перетворення вхідного сигналу в приладі зворотного зв'язку; Б — залежність вихідного сигналу від його перетворення в приладі позитивного зворотного зв'язку; В — залежність вихідного сигналу від його перетворення в приладі негативного зворотного зв'язку.

Терморегуляція, яка згадувалася вище, часто забезпечується не лише фізіологічними механізмами, але також і поведінковою реакцією. Американський еколог Е. Піанка наводить приклад такої реакції ящірки. Вранці, коли температура низька, вона вибирає собі місце з теплішим, ніж її оточення, мікрокліматом (западину на відкритому місці або зігрітий сонцем стовбур дерева), намагаючись розташуватись так, щоби сонячне проміння падало на неї майже під прямим кутом для максимального збільшення кількості одержуваного нею тепла. В міру підвищення температури протягом дня ящірка починає шукати прохолодніше місце. Деякі види при підвищенні температури ховаються в норах, а інші видираються якнайвище, де прохолодніше, і розташовуються головою до сонячного проміння, зменшуючи таким чином загальну кількість одержуваного тепла. Подібна поведінка дає змогу ящірці чи іншому виду зберегти активність протягом тривалішого періоду, ніж це було б можливо, якби температура їхнього тіла пасивно відбивала температуру оточуючого середовища. Види, які володіють подібними поведінковими адаптаціями, є сильнішими конкурентами і можуть ефективніше рятуватися від хижаків.

3.5.5.3. Швидкість реакції

Швидкість зміни середовища значною мірою визначає характер реакції, яка може бути миттєвою (як м'язове тремтіння), сезонною (відростання чи заміна шерсті) чи пов'язаною з умовами місцезростання. Наземні рослини стрілиці (*Sagittaria L.*) мають, на відміну від водних своїх родичів, сильно розвинуту кореневу систему, оскільки вимушені діставати поживні речовини з ґрунту. Коники і сарана швидко пристосовуються до зміни забарвлення рослинності, пов'язаної із сезоном, погодними умовами (посуха, дощі) або пожежами. Протягом року вони змінюють зелений колір на коричневий, потім на чорний і знову на зелений. Висока інтенсивність освітлення, яка створюється внаслідок збіднення рослинного покриву в період посухи, стимулює виникнення коричневих або чорних пігментів залежно від довжини світла, яке відбивається від землі. Низька інтенсивність освітлення в поєднанні з високою вологістю (умови, характерні для сезону дощів) стимулюють формування зелених пігментів. Прямокрилі, до яких належать коник і сарана, протягом свого росту періодично линяють, а тому можуть декілька разів змінювати своє забарвлення. Такий "камуфляж" зумовлений пере-дусім інтересами безпеки організму.

3.5.5.4. Регулятори і конформісти

Реакція на середовище може відбуватися двома різними шляхами. Одні організми змінюють фізіологію і структуру, щоб наблизити свої потреби активної життєдіяльності до умов оточуючого середовища, інші підтримують своє внутрішнє середовище на більш-менш постійному оптимальному рівні. Людина, яка підтримує свою температуру приблизно на рівні 37°C, здійснює це шляхом створення комфортного мікроклімату (кондиціонер, вентилятор, прохолода під деревами), або ж перевдягаючись, купаючись в басейні чи водоймищі. Постійна температура дає змогу підтримувати на оптимальному рівні усі обмінні процеси, незважаючи на діапазон температур зовнішнього середовища. В цьому ж діапазоні зовнішня температура тіла холоднокровних (пойкілотермних) жаб наближена до температури середовища. При дуже низьких чи дуже високих температурах життєдіяльність жаб зупиняється, оскільки обмежена лише невеликою ділянкою того широкого діапазону температур, у межах якого зберігають активність теплокровні (гомойотермні) тварини.

Тварин, здатних підтримувати постійність свого внутрішнього середовища, називають *регуляторами*, а тих, у яких внутрішнє середовище змінюється відповідно до змін зовнішнього середовища, — *конформістами*.

3.5.5.5. Аклімація, акліматизація і інтродукція

Американський еколог Р.Ріклефс значні морфологічні або фізіологічні модифікації організму у відповідь на тривалу зміну середовища називає *аклімацією*. Його англійські колеги М.Біган, Дж.Харпер і К.Таусенд аклімацією вважають ті ж зміни, але в лабораторних умовах. Зміни ж, які відбуваються в природних умовах, ці автори називають *акліматизацією*.

Процес акліматизації трактують по-різному: одні автори стверджують, що він відбувається самостійно, інші на чинне місце ставлять активний вплив людини. Прихильником активної перебудови природи був І.В.Мічурін, який на практиці довів свій підхід. Величезний вклад у науку про походження культурних рослин і становлення культурних форм зробив М.І.Вавілов.

“Акліматизація індивідуума”, на думку російського вченого В.П.Малеева (1933), базується на індивідуальній мінливості організму і відбувається в межах генетично однорідної та наслідково константної групи організмів і має модифікаційний характер. Взагалі під *акліматизацією розуміють пристосування організмів до кліматичних, фізико-хімічних і ґрунтових умов нового середовища та до нових біоценозів*. Вона може бути природною і штучною (спрямоване розведення тварин або рослин при активній участі людини). В Україні, наприклад, акліматизовано: сільськогосподарські рослини — кукурудзу, соняшник, картоплю; декоративні — кінський каштан, дугласію, катальпу, форзицію; ссавців — єнотовидного собаку; птахів — фазана; риб — товстолобика, амура тощо.

Переселення особин окремих видів рослин і тварин за межі їх ареалів або місцевості, де вони раніше не жили, називають інтродукцією, і вважають її одним з етапів акліматизації (Шликов, 1963). Автор розрізняє акліматизацію (в процесі інтродукції) *філогенетичну* (відбуваються процеси зміни поколінь рослин) і *онтогенетичну* (відбувається протягом життя однієї особини і полягає в зміні поколінь клітин і пагонів).

Акліматизація вимагає тривалого часу, тому що “прискорення” може виявитися згубним для організму. Наприклад, змінивши свої температурні переваги внаслідок потепління, у випадку раптового похолодання організм може загинути. Незалежно від акліматизації температурні реакції організмів звичайно змінюються відповідно до досягнутої ними стадії розвитку. Найрізкіші форми таких онтогенетичних змін виникають тоді, коли в життєвому циклі організму є стадія спокою. Як правило, ця стадія відрізняється від інших підвищеною стійкістю до крайніх температур, а також загальним характером обмінних реакцій.

Інтродукція (від лат. *інтродуктіо* — вступ) — переселення окремих видів рослин і тварин у місцевості, де вони раніше не жили. Це і є початкова фаза акліматизації видів.

Інтродукція рослин, яка виникла багато століть тому стихійно, стала сьогодні фундаментальною наукою, яка сприяє збагаченню культур-

ної флори Землі новими видами і формами. Вона покликана підвищити продуктивність сільського господарства, садівництва, лісівництва і рекреаційного рослинництва. Позитивних наслідків у процесі інтродукції можна домогтися лише у випадку збігу ритму розвитку рослин з періодичністю клімату їх нового місцезростання. Ритм рослин як елементарне чергування фаз розвитку є наслідком їх тривалого історичного пристосування до певних умов існування і значною мірою характеризується консерватизмом.

У лісові насадження України інтродуковано понад 30 видів деревних порід, серед яких значні площі займають модрина європейська (64000 га), псевдотсуга Мензіса (645 га), модрина японська (110 га), сосна Веймутова (1340 га), сосна чорна (235 га), туя гігантська (34 га) та ін. Завдяки співпраці спеціалістів з інтродукції і озеленення у садово-паркове господарство України рекомендовано понад 1000 видів і форм деревних і чагарникових порід. Важливе місце в інтродукції відводиться ботанічним і дендрологічним садам.

3.5.5.6. Зміна середовища і запасання їжі

Однією з поширених гомеостатичних реакцій на зміну середовища є запасання їжі. Наприклад, листопадні рослини влітку і на початку осені створюють запаси, щоб забезпечити енергію і поживні речовини для цвітіння і росту листя навесні. Перед початком вегетації по стовбуру до кінчиків гілок течуть соки, які містять цукри й інші поживні речовини. Це період збирання соку берези і клена цукристого.

Багато рослин нагромаджують запаси речовин у корінні, що дає їм можливість відновити ріст після дефоліації, спричиненої вогнем чи інвазією комах.

Дослідження, пов'язані із перетворенням крохмалю в цукор (при низьких температурах) і цукру в крохмаль (при вищих температурах), відомі ще з кінця минулого століття (Мюллер-Тургау, 1880; Руссов, 1882; Фішер, 1899). Руссов, наприклад, опублікував повідомлення про зникнення крохмалю із кори місцевих деревних порід у холодний період і появу його при потеплінні. Фішер, в свою чергу, розрізняв дерева, які утворюють жири (жировий тип), і дерева, які утворюють крохмаль (крохмальний тип). У дерев жирового типу (до них належать, головним чином, дерева з м'якою деревиною — липа, береза і хвойні) восени весь крохмаль в серцевині, деревині і корі перетворюється переважно на жирові масла. В дерев крохмального типу (в основному тверді породи — дуб, ясен, клен, горобина) восени перетворюється в основному лише крохмаль в клітинах кори (який переходить у цукор), а запасний крохмаль в деревині і серцевині протягом зими залишається практично недоторканим. Весною в обох типів дерев зниклий крохмаль з'являється знову. Протягом тривалої еволюції організми виробили зворотні реакції, які їм дають змогу нагромаджувати ті чи інші запасні речовини.

3.5.5.7. Міграції та періоди спокою

Міграції – періодичні переселення тварин на більш або менш значні віддалі або розселення видів рослин з центрів їх виникнення й постійного існування в нові регіони. Міграції (добові, сезонні) дають змогу організмам використовувати оптимальні умови середовища в таких місцях, де постійне їх проживання неможливе. Тому восени поліські журавлі та лебеді мігрують на далекий африканський континент, щоби весною знову повернутися додому і вивести нове потомство. Птахи, які розмножуються на арктичному узбережжі Канади, на зиму відлітають далеко на південь, в Патагонію, долаючи при цьому щорічно віддаль близько 40000 км (в обидва кінці). Рекордсменом дальності перельотів є полярна крячка, яка кожний рік літає із місць розмноження в Північній Атлантиці в Антарктиду, де вона зимує, пролітаючи (туди і назад) щорічно близько 58000 км (рис.3.41). Це дає змогу перелітним птахам постійно “тримати себе” в активній формі.

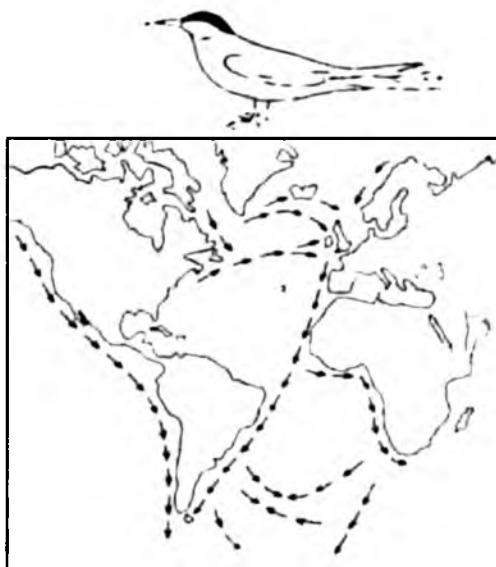


Рис. 3.41. Міграційні шляхи полярної крячки (*Sterna paradisaea*).

Мігрують не лише птахи, але й комахи, деякі морські тварини. Спустошливі інвазії сарани – це теж міграція перенаселеної популяції з метою вижити. В пошуках їжі й оптимальних температур мігрують з океану у верхів'я рік лососеві, де вони нерестяться. З прісноводних водойм у далеке Саргасове море мандрують статевозрілі вугрі.

Немігруючі види з настанням сприятливого періоду звичайно переходять до неактивного стану (діапауза і зимова сплячка у тварин, стан спокою у рослин). Щоб уникнути всихання, широколистяні дерева

помірної зони восени скидають листя. Справа в тому, що через неможливість надходження ґрунтової води, яка в зимовий період замерзає, листя в процесі транспірації швидко б зневоднило дерево і воно б всохло, як всихає зрубане.

Вивчаючи фактори середовища і їх вплив на живі організми, доходимо висновку, що *аутекологія* — це розділ екології, що вивчає пристосованість окремих видів рослин і тварин до умов середовища та способу життя виду.

Розділ 4

ДЕМЕКОЛОГІЯ (ЕКОЛОГІЯ ПОПУЛЯЦІЙ)

4.1. КОНЦЕПЦІЯ ЕКОЛОГІЇ ПОПУЛЯЦІЙ

4.1.1. ПОПУЛЯЦІЯ ЯК ЗАГАЛЬНОБІОЛОГІЧНА ОДИНИЦЯ

Якщо головним об'єктом досліджень ауतेкології є моноцен (система організм–середовище), то *демекологія* вивчає стосунки в надорганізмовій системі — популяція–середовище (демоцен).

Ауतेкологія розглядає організм якогось виду “як щось гомогенно ціле і, що дуже важливо, генетично ціле” (Новіков, 1979). Насправді ж, звертає увагу вчений, вид за своєю природою є складною біологічною системою зі специфічною структурою і функціями, що зумовлено двома основними причинами. По-перше, властивою органічному світу широкою індивідуальною і груповою адаптивною мінливістю, яка проявляється у всіх сферах життєдіяльності — морфології, фізіології, екології й етології. По-друге, різноманіттям екологічних умов, в яких живуть окремі групи особин даного виду, особливо якщо вид охоплює широкий ареал.

Розглянемо для прикладу популяцію бука лісового (*Fagus sylvatica* L.), який має свої генетичні варіанти в Карпатах, Татрах, Моравії, Німеччині, Франції, Іспанії, Англії. Це генофонд, який характеризується неперервністю (як у просторі, так і в часі), а також здатністю організмів, які належать до даної популяції, схрещуватися. Зазначимо, що в популяції вірогідність схрещування між особинами своєї групи значно вища, ніж з особинами інших груп. Отже, популяції — це сукупності організмів зі значним генетичним обміном. Такі сукупності називають *демами*, а вивчення статистики їх життя — *демографією*. Звідси пішла й назва даного розділу екології — *демографічна екологія (демекологія)*, який вивчає ці життєві процеси популяції під кутом зору екологічної науки.

Демекологія, або популяційна екологія, вивчає умови формування, структуру і динаміку розвитку популяцій окремих видів, а точніше, внутривидових угруповань, які й називають популяціями. Її завдання — дослідження морфологічних особливостей популяцій, їх вікового складу, чисельності та густоти, народжуваності і смертності, поширення і характеру розселення організмів, вивчення внутривидових і міжвидових

стосунків у популяції. Цей розділ екології має велике теоретичне і практичне значення, особливо для використання її для охорони видів, регулювання їх чисельності та динаміки (рибальство, мисливство тощо).

Сучасні уявлення про біологічну популяцію формувалися впродовж століть. Уже в працях шведського природознавця К.Ліннея (1707–1778) бачимо роздуми про рівновагу в природі, основою якої є народжуваність і смертність організмів. Ідею ролі перенаселення, яке може стати причиною катастрофічної смертності організмів, висунув Буффон (1749 р.), а згодом її розвинув Брюкнер (1767 р.). Еволюційна концепція Ч.Дарвіна (1859 р.) ґрунтується на ідеї популяції і явищ, що в ній відбуваються.

Розвиток популяційної екології сьогодні пов'язаний із новими теоріями флуктуацій, генетичними і біогеоценотичними особливостями розвитку популяцій, вивченням їх енергетичного потенціалу.

Термін *популяція* як екологічне поняття став широко відомим лише в повоєнний період. Цей повсюдно вживаний термін має, на що звертає увагу польський еколог П.Троян, *формальний, конкретний і теоретичний* характер.

Формальна дефініція переступає межі екології. Для демографів популяцією є “певна чисельність мешканців якогось краю”, для біолога — “заселення території якимось видом”, або ж “організми, які спільно заселяють конкретний простір”, або ж “група особин, об'єднана певними часово-просторовими межами”. Для статистика — це кожна “група особин, яка є об'єктом вимірів”. Усі ці визначення не вичерпують суті питання, оскільки важко визначити межі розповсюдження популяції. Наприклад, ліс є одночасно місцем поширення популяцій дерев, чагарників, трав'янистих і нижчих рослин, хребетних і безхребетних.

У дослідницькій практиці переважає так зване *конкретне* визначення популяції. В цьому випадку дослідник сам визначає межі вивчення популяції (популяція щура в умовах багатоповерхової забудови, популяція гриба “борошніста роса” в умовах міських вуличних посадок тощо).

Певні особливості має *теоретична* дефініція популяції. Вона стосується структури популяції, зв'язків її з іншими популяціями в біоценозі чи місця популяції в біогеоценозі з його кругообігом речовин і енергії. Цей дефініційний рівень стосується понять демоцену як клітини організації природи, що стоїть на вищому шаблі, ніж особина (рис.4.1).

Отже, *популяція* — це сукупність особин одного виду, які відтворюють себе протягом великої кількості поколінь і тривалий час займають певну територію, функціонуючи і розвиваючись в одному або в ряді біоценозів. Популяція — елементарна еволюційна одиниця, екологічною ознакою якої є щільність, розподіл особин за віком і статтю, характер розміщення в межах екосистеми чи угруповання, тип росту та ін. В біоценозах популяція може мати становище *ценопопуляції* (сукупність особин одного виду в межах угруповання), *поліценотичної* популяції (популяції тварин, які переходять з одного біоценозу в інший), *інвазійної* популяції (популяція, яка нападає на популяції інших організмів: сарана, грибні захворювання).

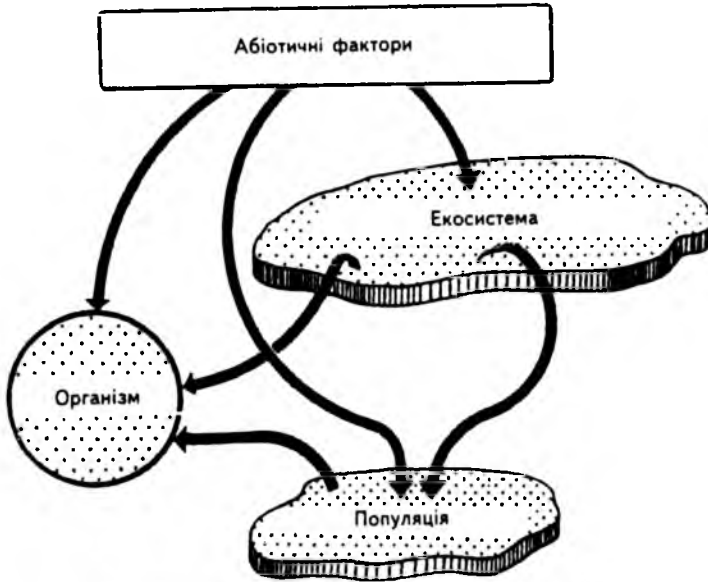


Рис. 4.1. Взаємодія компонентів в екосистемі.

Популяція розглядається різними біологічними дисциплінами як власний об'єкт дослідження і вивчення. Популяцію вивчають генетики, які досліджують локальні особливості конкретної популяції. Популяція є об'єктом досліджень фізіологів, які, наприклад, вивчають особливості еволюції сухих чи зволжених місць зростання, також морфологів і анатомів. Сьогодні популяція є об'єктом досліджень систематиків.

4.1.2. НЕРІВНОЦІННІСТЬ ПОПУЛЯЦІЙ

Кожна популяція виконує певну функцію в біоценозі, водночас взаємодіючи з популяціями того ж виду, які перебувають за межами даного біоценозу. Російський вчений В.М. Беклемішев (1960) звернув увагу, що на стан і самодіяльність популяції значною мірою впливають не лише ті явища, які відбуваються всередині даної популяції, але і в сусідніх популяціях. На цій підставі він виділив ряд популяцій:

1. *Незалежна* популяція — розпоряджається достатнім потенціалом народжуваності, який дає змогу поповнювати її втрати чисельності і довго існувати без міграції особин ззовні.

2. *Напівзалежна* популяція — може існувати лише завдяки розмноженню власних особин в умовах низької чисельності. Імміграція особин ззовні відчутно впливає на наслідки заселення.

3. *Залежною* стає популяція тоді, коли народжуваність не покриває втрат чисельності. Така популяція не може існувати без імміграції особин ззовні.

4. *Псевдопопуляція* — це група особин якоїсь популяції, яка не має

змоги розмножуватись у даному місці. Такі популяції утворюються завдяки міграції особин із сусідніх угруповань і можуть існувати досить довго, беручи участь у біоценотичних процесах, однак без можливості поширення. Такими є популяції стеногалітів — організмів, які надзвичайно чутливі до концентрації солей у водному середовищі.

5. *Періодична* — популяція з'являється в незаселених біотопах або поза межами радіуса даного виду впродовж кількох місяців або навіть кількох років. Її існування пов'язане з періодичним виникненням сприятливих умов середовища.

6. *Геміпопуляція*, тобто напівпопуляція, в якій виразно виступає відмінність життєвих вимог у різних фазах життєвого циклу, а окремі постаті посідають різне місце в природі. Наприклад, личинки комара живуть у водоймищах, тоді як дорослі особини — в лузі. Аналогічно різнопросторова схема життєдіяльності травневого хруща, личинка якого розмножується і живе в ґрунті, а сам хрущ — у кронах дерев, де виступає в ролі фітофага.

Запропонована В.М. Беклемішевим класифікація категорій популяцій розкриває функціональні особливості популяційних комплексів, їх розвиток у просторі й часі. Міграція виду на території, не зайняті популяцією, є прикладом вищої організації живої природи, яким є біологічний вид.

Е. Піанка (1981), спостерігаючи в природі нерівноцінність популяцій, виділяє *опортуністичні* та *рівновагові* популяції. Перша категорія спричинюється періодичними порушеннями середовища, такими, як пожежі, повені, урагани, посухи, які раптово скорочують щільність популяції до рівня, значно нижчого, ніж максимальний, характерний для конкретного місцезростання. Такими є, наприклад, популяції однорічних рослин і тварин, які швидко ростуть навесні і влітку, а з настанням холодної погоди скорочують свою чисельність.

Друга категорія популяцій (характерна для багатьох хребетних) визначається станом, близьким до рівноваги, зі своїми ресурсами, причому їх щільність є значно стійкішою. Отже, коли оточуюче середовище стабільніше і значною мірою прогнозоване, щільність популяцій коливається менше, а смертність має, як правило, спрямований характер, сприяючи збереженню тих особин, які краще виживають в умовах високої щільності та конкуренції.

4.1.3. ІЄРАРХІЯ ПОПУЛЯЦІЙ

Досліджуючи популяцію бука лісового, ареал якого простягається від Великобританії до західних областей України, помічаємо особливості її розвитку, пов'язані із географічним розміщенням регіону (рівнина, передгір'я, гори, морське узбережжя), а також з безпосередніми умовами місцезростання (тип лісу, експозиція, рівень зволоження і родючості). Таким чином, кожний вид займає якийсь конкретний ареал, в різних частинах якого спостерігаються різні умови.

Російський вчений М.П.Наумов (1963) запропонував концепцію ієрархії популяцій залежно від розмірів території, яку вони займають:

1. *Елементарна* (локальна) популяція — сукупність особин виду, які населяють невелику ділянку однорідної площі. Кількість таких популяцій пропорційна різноманіттю умов біогеоценозу.

2. *Екологічна* популяція — сукупність елементарних популяцій, тобто видів угруповання, приурочені до конкретних біогеоценозів (грабових бучин, дубово-грабових субучин).

3. *Географічна* популяція — сукупність груп особин попереднього рангу, які заселяють значну територію з географічно однорідними умовами середовища. У межах останнього спостерігається єдиний ритм життєвих явищ та інші функціональні особливості, що створюють морфологічний тип, який відрізняє дану популяцію від сусідніх, котрі перебувають у інших географічних умовах (генотип бука: рахівський, розточанський, кам'янець-подільський та ін.).

Визначаючи конкретні розміри місцезростань популяцій у природі, В.Д. Федоров і Т.Г. Гільманов (1980) висунули гіпотезу про збіг ареалів популяцій з просторовими межами екосистем. Передусім це стосується популяцій рослин, які, будучи нерухомими, найтісніше пов'язані з умовами місцезростання. Популяції тварин, які, в свою чергу, нерозривно пов'язані з рослинами трофічними, хорологічними (просторовими) та іншими стосунками, приурочені до певних екосистем (в дібровах, де основною популяцією є дубова, живуть одні тварини, в борах, де домінує соснова популяція, — інші).

Це дає підставу розглядати кожен популяцію як самостійний елемент екосистеми, її підсистему, вплив якої проявляється у всіх частинах її біотопу. Тому популяція цікавить еколога як підсистема, яка відіграє ту чи іншу роль у функціонуванні усїєї екосистеми. Скорочення чисельності популяції рака в польських річкових екосистемах є сигналом до функціональних змін швидше всього антропогенного характеру: осушення та хімізація перезвожених земель призвели до погіршення якості кормових ресурсів виду.

Отже, *популяція може самостійно існувати лише при взаємодії з іншими популяціями як компонент екосистеми*. Популяція, образно кажучи, вибирає собі екосистему, де б їй найкраще жилося. Водночас цей процес взаємний: екосистема може й не прийняти її в своє угруповання, якщо вона їй “не підходить”.

Розрізняють такі варіанти розподілу популяцій за екосистемами: в декількох сусідніх екосистемах живе одна популяція виду (популяція бука лісового в різних типах лісу — від бучин до субучин); в одній екосистемі проживає лише одна популяція виду (чорновільшаник з вільхою чорною); в одній екосистемі співіснують декілька популяцій видів (в бучині живуть популяції граба, клена, явора, липи, горобини тощо). Для популяцій тварин характерним є те, що від першого до третього варіанта розподілу звичайно зменшуються розміри тіла виду, а отже, і розміри площ, які займає популяція. Наприклад, популяція благородного оленя може заселяти декілька лісових екосистем, а один вид ґрунтових аміб

або інфузорій представлений в екосистемі багатьма популяціями. Всі особини одного типу, представлені в екосистемі, утворюють один *екотип*, який може складатися із частини популяції, з однієї популяції або з декількох популяцій. Кожна популяція займає один *популяційний* простір.

4.2. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ

IV 4.2.1. ПОНЯТТЯ ЕКОЛОГІЧНОЇ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЇ

Екологічна структура популяції — це її стан на даний момент (кількість та густина особин, їх розміщення у просторі, співвідношення груп за статтю і віком, морфологічні, поведінкові й інші особливості). Структура популяції являє собою форми адаптації до умов її існування, є своєрідним віддзеркаленням природних сил, які на неї впливають. Нинішня структура тієї чи іншої популяції відбиває водночас як минуле, так і потенційне майбутнє угруповання.

Враховуючи надзвичайно складний характер структури популяцій, виділяють два підходи до її вивчення — *описовий*, або *морфофізіологічний*, і *функціональний*. Перший полягає у визначенні і порівнянні між собою різних локальних популяцій (сосна звичайна поліська, розточанська, лопатинська), а також у виділенні особин за статтю, віком та морфофізіологічними ознаками. Другий підхід охоплює ті елементи функціональної структури, які відіграють визначальну роль у перебігу популяційних процесів, зокрема, таких, як зміна чисельності особин або ж статей. Він спирається на ті пов'язані між собою елементи популяції, які разом з оточуючим середовищем творять механізми регуляції чисельності, прискорюючи або сповільнюючи її.

Перший і другий підходи тісно переплетені. Наприклад, ми відловили представників якогось виду, описали їх загальні властивості (розміри, характер покриву і т.п.), а потім визначили вік і статеву приналежність, тобто використали як перший, так і другий підходи.

2 V 4.2.2. ЧИСЕЛЬНІСТЬ І ЩІЛЬНІСТЬ ПОПУЛЯЦІЇ

Упродовж свого тривалого життя популяція займає певну територію і зберігає якусь середню статистичну кількість особин. Тому, приступаючи до вивчення популяції, насамперед намагаються визначити чисельність і щільність особин, тобто визначити ці два показники стану популяції, які свідчать про ступінь її впливу на екосистему в цілому і функціональну значимість.

Чисельність популяції — загальна кількість особин на даній території або в даному об'ємі (води, ґрунту, повітря), які належать до однієї по-

пуляції. Розрізняють неперіодичні (такі, що рідко спостерігаються) і періодичні (постійні) коливання чисельності популяцій.

Щільність популяцій — середня кількість особин на одиниці площі чи об'єму. Розрізняють середню й екологічну щільності. Середня щільність — це кількість особин (або біомаса) на одиницю всього простору. Екологічна щільність — кількість особин (або біомаса) на одиницю заселеності простору (тобто доступної площі або об'єму, які фактично можуть бути зайняті популяцією). При збільшенні чисельності щільність популяції не росте лише у випадку її розселення, розширення ареалу.

Існують різні методи підрахунку чисельності і щільності популяцій. Розмір території, на якій здійснюється підрахунок, залежить передусім від розміру особин (мурашка чи олень), можливостей їх підрахунку (нерухоме дерево і рухлива тварина), типів розподілу чи дисперсії. Для великих хижаків площа підрахунку може сягати 100 км². Для підрахунку дерев, білок чи мурашників можна взяти площу 1 га, тоді як для личинок травневого хруща чи дощового черв'яка — 1 м². У водному середовищі або ґрунті поряд з одиницею площі для дрібних і мікроскопічних мешканців беруть одиницю об'єму 1 дм³ або 1 л, 1 см³ або 1 мл.

Максимальною щільністю особин популяції вважається така, яка вже не може підтримуватися екосистемою. *Мінімальна щільність* особин на певній території не дає можливостей для їх розмноження, а отже, для існування цієї популяції в екосистемі.

3 4.2.3. СТАТЕВА І ВІКОВА СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЇ

Співвідношення чоловічої і 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* і *двостатеві* структури. Одностатеві популяції складаються лише з жіночих особин і розмножуються партеногенезом (розвиток яйцеклітини відбувається без запліднення: бджоли, тлі, коловертки, багато спорових і насінневих рослин). У природі поширеніші двостатеві популяції. У тваринному світі переважають роздільностатеві види, зрідка трапляються і в рослин (тополі, мохи). *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 од-

накова (1:1). Співвідношення статей у вищих тварин має практичне значення (свійські тварини, кури, олені). 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 0,40. Вихідний показник статей найчастіше виражається як 1:1, але з віком він відхиляється від цього показника, що пов'язано з неоднаковою смертністю у групах чоловічих і жіночих особин.

Важливим аспектом структури популяції є також *віковий розподіл* (рис. 4.2), тобто співвідношення чисельності особин різних вікових класів

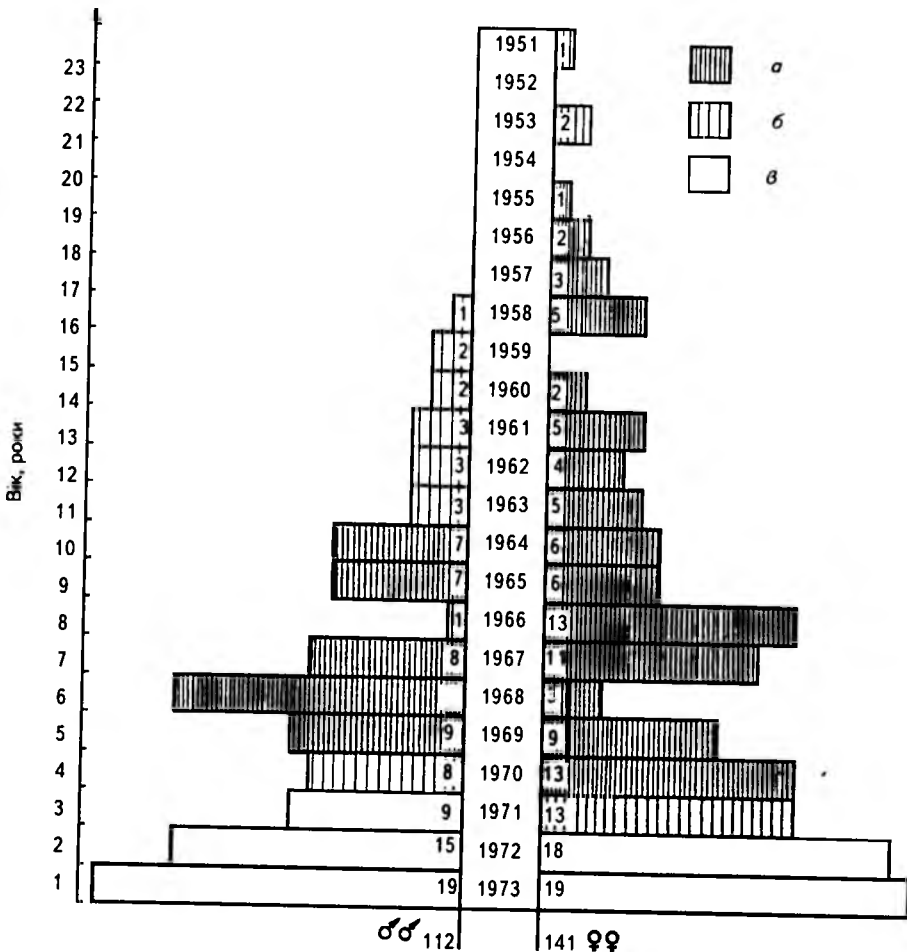


Рис. 4.2. Вікова структура популяції зубра в Біловезькій Пущі:

a – розроджувальна активність; *b* – обмежена розроджувальність; *c* – особини, які не беруть участі в розроджувальності.

і поколінь. Такі популяції називають *поліциклічними* (деревні рослини, багаторічні трави, хребетні та безхребетні, життя яких триває понад один рік). Популяції, які складаються з особин одного віку, називають *моноциклічними* (більшість трав'яних рослин, комах).

Вікова структура стосується не лише унітарних організмів (в основному організми тварин, будова яких значною мірою зумовлена генетично), але й модулярних (в основному організми, в яких із зиготи розвивається якась одиниця будови (модуль): коріння, пагони, крона, листя). Загальна будова тіла рослинного організму визначається, по суті, кутами між суміжними модулями і довжиною з'єднуючих їх стебел чи міжвузел (рис. 4.3). Кожен із модулів, розвиваючись, молодшає чи старішає, причому це може відбуватися одночасно, що ускладнює встановлення вікової структури популяції.

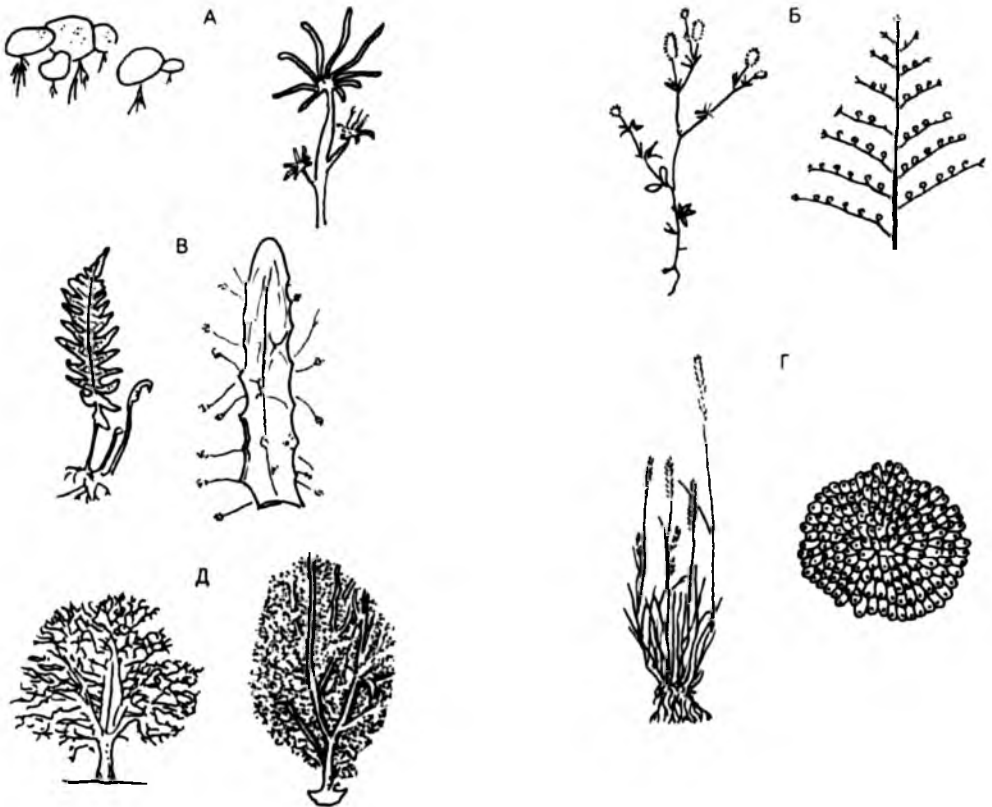


Рис. 4.3. Різні модулярні організми (зліва — рослини, справа — тварини).

А. Модулярні організми, які по мірі росту розпадаються на частини: ряска (*Lemna sp.*) і *Hydra sp.*
 Б. Вільнов'янучі і порівняно недовговічні (однорічні) організми: польова конюшина (*Trifolium arvense*) і *Pennaria sp.* (тип *Cnidaria*, клас *Hydrozoa*). В. Організми, які мають кореневища і повзучі стебла, клопи яких розростаються в горизонтальному напрямку: звичайна багатоніжка (*Polypodium vulgare*) і *Campanularia sp.* (тип *Cnidaria*, клас *Hydrozoa*). Г. Дерново- і купкуотворювачі, які складаються із щільно запакованих модулів: восьмиквіткові вівсяниці (*Festuca octoflora*) і *Cryptosula sp.* (мшанка-обростувач). Д. Довговічні виносливі багаторазово розгалужені організми: дуб (*Quercus sp.*) і звичайне морське віяло *Gorgonia sp.* (корал — тип *Cnidaria*, клас *Anthozoa*).

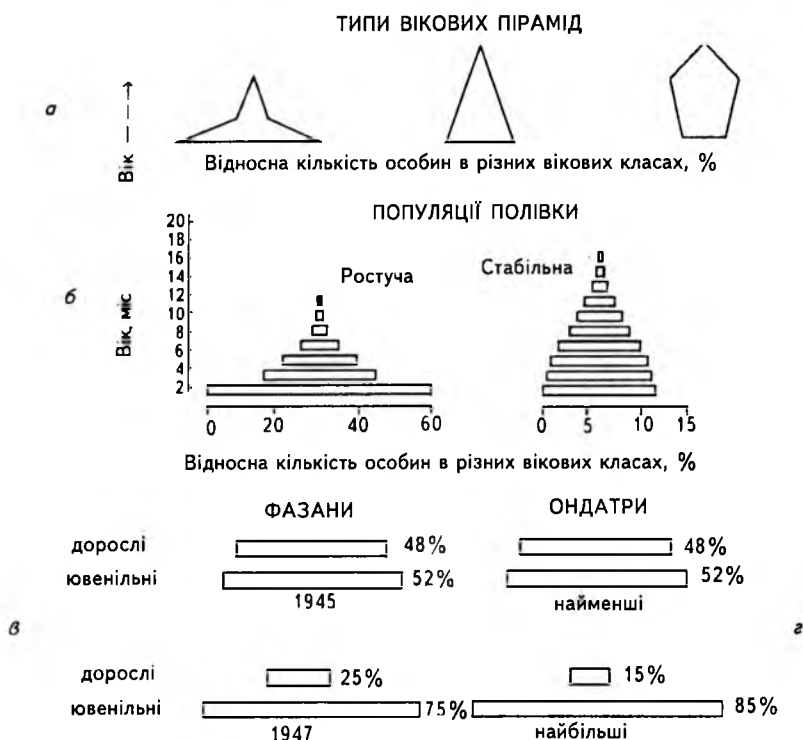


Рис. 4.4. Вікові піраміди:

а — три типи вікових пірамід, які характеризують популяції з високою, помірною і малою чисельністю молодих особин; *б* — вікові піраміди лабораторних популяцій *Microtus agrestis*; *в* — експоненціальний ріст популяції в нелімітованому середовищі; *г* — народжуваність дорівнює смертності (Leslie, Ranson, 1940). Внизу. Крайні випадки співвідношень чисельності ювенільних і дорослих особин у фазани у Пн. Дакоті (Kimball, 1948) і ондатри на сході США (Petrides, 1950).

Слід брати до уваги, що характер життєдіяльності модуля, подібного до листка чи кореня, із віком змінюється. При цьому часом змінюється і його поживна цінність, а також ступінь принадлиності для фітофагів. Листя чи коріння звичайно стають жорсткішими, вміст в них волокнистих речовин підвищується, а білок — падає, що зменшує відсоток засвоюваності їжі. Тому найкраще в якості лучної трави "розбирається" худоба, вибираючи найпоживнішу.

Вікова структура популяції характеризує її здатність до розмноження. Американський еколог А. Боденхеймер виділив три екологічних віки популяції (три вікові 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 присутні всі вікові групи, які забезпечують відносно стабільний рівень її чисельності (рис. 4.4). Облік і аналіз вікової структури має велике значення для раціонального ведення мисливського господарства і прогнозування популяційно-екологічної ситуації.

4.2.4. ПРОСТОРОВА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ

Кожна популяція займає окреслену територію суші або акваторії, розміри якої залежать від багатьох чинників: наявності умов існування виду, кількості особин у популяції, маси особин тощо.

У рослинних угрупованнях просторова структура популяцій виявляється через характерне розміщення особин даного виду: вони можуть виступати поодинокі, парами, групами або ж скупченнями. Їх розміщення залежить від біологічних особливостей виду, стадії розвитку популяції, умов місцезростання. Відносно ж тварин, то тут важливим фактором є поря року (лялечка зимує в лісовій підстилці, гусениця живе в кроні дерева).

В багатьох випадках трапляється скупчення особин одного виду у біогрупи, або парцели. В грабово-буковому лісі таку горизонтальну структуру творять береза, граб, липа, жостір, а з трав'яних рослин — яглиця, печіночниця, копитень, плющ, осока волосиста. Таке скупчення особин дає їм можливість витримати дію несприятливих умов середовища, а також міжвидову конкуренцію.

Вертикальна структура популяції характерна для багатовікового насадження. Типовим прикладом є букові праліси, де верхній ярус займають 200–250-літні буки, а нижні — особини різного віку аж до самосіву. У лісових фітоценозах популяції дерев-едифікаторів розташовані у першому ярусі, дерев-субедифікаторів — у другому, а асектаторів — у третьому чи четвертому. Чагарники і трав'яні рослини утворюють нижні яруси. Кожний з цих ярусів представлений певними популяціями тварин.

4.2.5. ХАРАКТЕР І РОЗМІЩЕННЯ ОРГАНІЗМІВ У ПОПУЛЯЦІЇ

Кожна популяція займає простір, який забезпечує засобами існування лише певну кількість особин. При цьому повнота використання наявних ресурсів залежить як від загальної чисельності популяції, так і від просторового розміщення особин.

За Швердтфегером (1968), розподіл особин у популяції може бути таким: 1) *випадковим* (трапляється дуже рідко при однорідному середовищі, коли організми не намагаються об'єднатись у групи); 2) *рівномірним* (досить поширений, особливо в умовах сильної конкуренції або антагонізму, які сприяють рівномірному розмноженню в просторі); 3) *нерівномірним* (груповим), коли організми намагаються створити групи (пари у тварин, клони у рослин), розміщення яких може бути близьким до випадкового (рис.4.5).

У більшості популяцій у різний час відзначається *скупчення* або *агрегування* особин (принцип Оллі), які виникають:

- 1) внаслідок місцевих особливостей умов середовища;
- 2) під впливом добових і сезонних змін погоди;

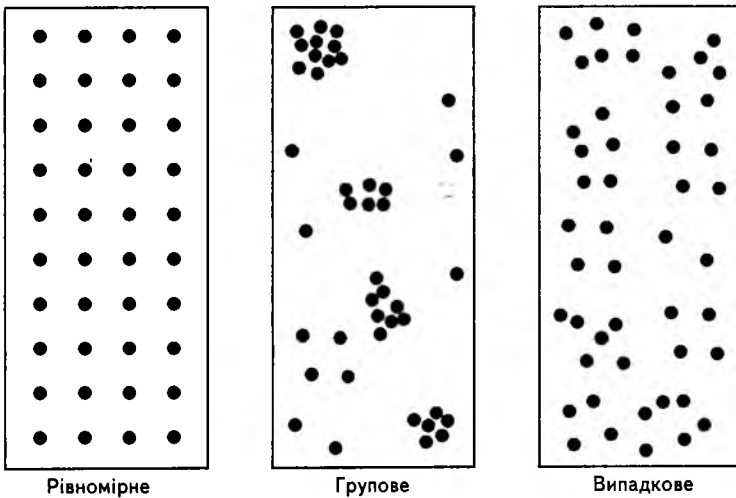


Рис. 4.5. Типи можливого просторового розташування особин популяції.

3) у зв'язку з процесом розмноження;

4) внаслідок соціального тяжіння (вищі тварини).

Таким чином, ступінь агрегації залежить від характеру умов існування (однорідні або неоднорідні), від погодних та інших фізичних факторів, характеру розмноження виду і його "толерантності".

Агрегація може посилювати конкуренцію між особинами за поживні речовини, корм чи життєвий простір, але цей несприятливий наслідок агрегації є позитивним, оскільки допомагає виживанню групи в цілому (очеретові агрегації на оліготрофному озері Пісочне, що на Поліссі; споришеві чи подорожникові дуже стійкі до витоптування агрегації в урбанізованих ландшафтах).

Ступінь агрегації (як і щільності), при якій спостерігається оптимальний ріст і виживання популяцій, коливається залежно від виду й умов, а тому, як стверджує Оллі, — "недонаселеність" (або відсутність агрегації), як і перенаселеність, можуть виявитися лімітуючими факторами.

Позитивні впливи агрегованого існування можна проілюструвати на прикладі рою бджіл, який у процесі руху піднімає температуру повітря у вулику. Не є винятком і людська популяція, яка в об'єднанні має більше шансів для виживання, ніж розділена. Однак це можливо лише до певного ступеня щільності (наприклад, перенаселені міста шкодять особині і популяції в цілому).

4.2.6. ІЗОЛЯЦІЯ І ТЕРИТОРІАЛЬНІСТЬ

У природі чимало випадків явищ протилежних агрегації, які називають *ізоляцією*. Як правило, пише Ю.Одум (1986), ізоляція виникає як наслідок: 1) конкуренції між особинами за корм при його нестачі; 2) прямого антагонізму. Все це приводить до випадкового чи рівномірного розселен-

4.2.4. ПРОСТОРОВА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ

Кожна популяція займає окреслену територію суші або акваторії, розміри якої залежать від багатьох чинників: наявності умов існування виду, кількості особин у популяції, маси особин тощо.

У рослинних угрупованнях просторова структура популяцій виявляється через характерне розміщення особин даного виду: вони можуть виступати поодиночки, парами, групами або ж скупченнями. Їх розміщення залежить від біологічних особливостей виду, стадії розвитку популяції, умов місцезростання. Відносно ж тварин, то тут важливим фактором є пора року (лялечка зимує в лісовій підстилці, гусениця живе в кроні дерева).

В багатьох випадках трапляється скупчення особин одного виду у біогрупи, або парцели. В грабово-буковому лісі таку горизонтальну структуру творять береза, граб, липа, жостір, а з трав'яних рослин — яглиця, печіночниця, копитень, плющ, осока волосиста. Таке скупчення особин дає їм можливість витримати дію несприятливих умов середовища, а також міжвидову конкуренцію.

Вертикальна структура популяції характерна для багатовікового насадження. Типовим прикладом є букові праліси, де верхній ярус займають 200–250-літні буки, а нижні — особини різного віку аж до самосіву. У лісових фітоценозах популяції дерев-едифікаторів розташовані у першому ярусі, дерев-субедифікаторів — у другому, а асектаторів — у третьому чи четвертому. Чагарники і трав'яні рослини утворюють нижні яруси. Кожний з цих ярусів представлений певними популяціями тварин.

4.2.5. ХАРАКТЕР І РОЗМІЩЕННЯ ОРГАНІЗМІВ У ПОПУЛЯЦІЇ

Кожна популяція займає простір, який забезпечує засобами існування лише певну кількість особин. При цьому повнота використання наявних ресурсів залежить як від загальної чисельності популяції, так і від просторового розміщення особин.

За Швердтфегером (1968), розподіл особин у популяції може бути таким: 1) *випадковим* (трапляється дуже рідко при однорідному середовищі, коли організми не намагаються об'єднатись у групи); 2) *рівномірним* (досить поширений, особливо в умовах сильної конкуренції або антагонізму, які сприяють рівномірному розмноженню в просторі); 3) *нерівномірним* (груповим), коли організми намагаються створити групи (пари у тварин, клони у рослин), розміщення яких може бути близьким до випадкового (рис.4.5).

У більшості популяцій у різний час відзначається *скупчення* або *агрегування* особин (принцип Оллі), які виникають:

- 1) внаслідок місцевих особливостей умов середовища;
- 2) під впливом добових і сезонних змін погоди;

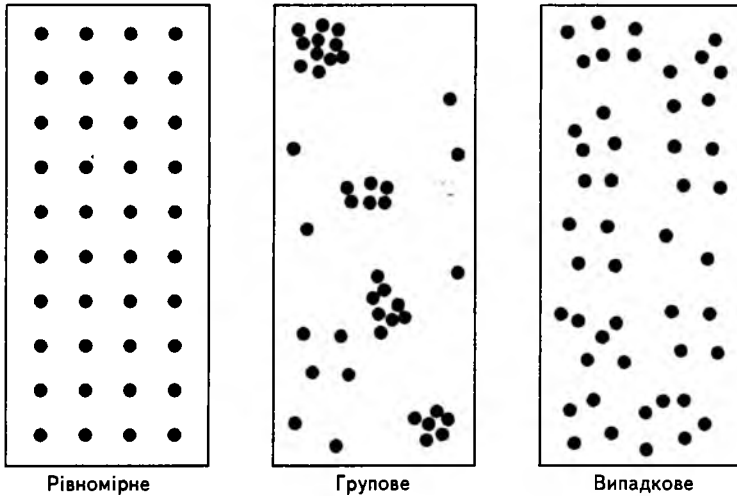


Рис. 4.5. Типи можливого просторового розташування особин популяції.

3) у зв'язку з процесом розмноження;

4) внаслідок соціального тяжіння (вищі тварини).

Таким чином, ступінь агрегації залежить від характеру умов існування (однорідні або неоднорідні), від погодних та інших фізичних факторів, характеру розмноження виду і його "толерантності".

Агрегація може посилювати конкуренцію між особинами за поживні речовини, корм чи життєвий простір, але цей несприятливий наслідок агрегацій є позитивним, оскільки допомагає виживанню групи в цілому (очеретові агрегації на оліготрофному озері Пісочне, що на Поліссі; споришеві чи подорожникові дуже стійкі до витоптування агрегації в урбанізованих ландшафтах).

Ступінь агрегації (як і щільності), при якій спостерігається оптимальний ріст і виживання популяцій, коливається залежно від виду й умов, а тому, як стверджує Оллі, — "недонаселеність" (або відсутність агрегації), як і перенаселеність, можуть виявитися лімітуючими факторами.

Позитивні впливи агрегованого існування можна проілюструвати на прикладі рою бджіл, який у процесі руху піднімає температуру повітря у вулику. Не є винятком і людська популяція, яка в об'єднанні має більше шансів для виживання, ніж розділена. Однак це можливо лише до певного ступеня щільності (наприклад, перенаселені міста шкодять особині і популяції в цілому).

4.2.6. ІЗОЛЯЦІЯ І ТЕРИТОРІАЛЬНІСТЬ

У природі чимало випадків явищ протилежних агрегації, які називають *ізоляцією*. Як правило, пише Ю.Одум (1986), ізоляція виникає як наслідок: 1) конкуренції між особинами за корм при його нестачі; 2) прямого антагонізму. Все це приводить до випадкового чи рівномірного розселен-

ня особин, оскільки близькі сусіди знищуються або витісняються. Активність особин, пар або сімейних груп у хребетних і вищих безхребетних звичайно обмежена певною зоною, яку називають *індивідуальною*, або *сімейною ділянкою*. Якщо ця ділянка активно захищається, то її називають *територією*.

Найкраще територіальність виражена у хребетних і деяких членистоногих, що мають складну репродуктивну поведінку, яка проявляється, зокрема, в будівництві гнізд, відкладанні яєць, турботі про потомство і його захист.

Ю.Одум включає в поняття територіальності будь-який активний метод, під впливом якого відбувається роз'єднання в просторі особин або груп особин (тварин, рослин і мікроорганізмів). У вищих тварин ізоляція є результатом механізму поведінки, який керується нервовою системою. У нижчих рослин і тварин вона має хімічну природу (алелопатія). Таким чином, *ізоляція зменшує конкуренцію, сприяє збереженню енергії в критичні періоди, запобігає перенаселенню і виснаженню запасів їжі у тварин, а також речовин, води і світла у рослин. Територіальність сприяє регуляції чисельності популяцій на рівні, який є нижчим, ніж рівень насичення.*

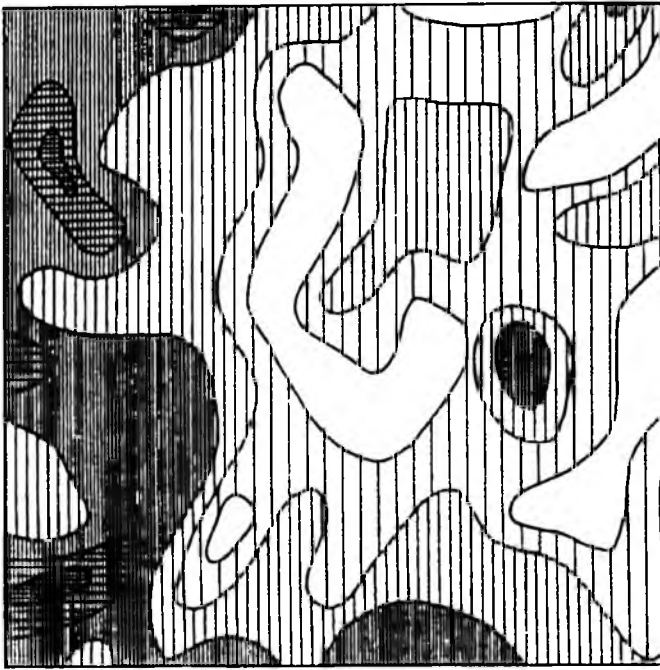
Розвиваючись в просторі і часі, популяції використовують гетерогенне (неоднорідне) за своєю природою середовище кожна по-своєму, виходячи із власних біологічних потреб, сформованих у процесі еволюції. Тому розміщення особин популяції в середовищі рідко буває рівномірним. Переважають скупчення особин, тобто таке заселення території, коли у певних її частинах щільність є значно вищою від середнього показника. В такий спосіб популяція вирішує свої *стратегічні* (можливе розширення території за рахунок надлишку особин і їх еміграції) та *тактичні* (забезпечення перемоги в конкурентній боротьбі з особинами інших популяцій) завдання.

Розрізняють декілька типів розміщення популяцій: *поодинокі, стадом, зграєю, колонією, купою, лінією*. Прикладом поодинокого розміщення є баобаб, особина якого займає значну територію, формуючи власне середовище. У зграї збираються олені, косулі, тури. Колоніями живуть комахи і миші, купами — терміти. Журавлі і лебеді шикуються в ключі.

Вертикальну структуру популяцій можна проілюструвати на прикладі розміщення трьох видів дятлів, які "обслуговують" три яруси соснового лісу — верхній, середній і нижній. Домашні миші в дерев'яному будинку поділяються на дві окремі популяції: одна живе на горищі, інша — в підвалі, не спілкуючись між собою.

4.2.7. МЕТОДИ ВИВЧЕННЯ РОЗМІЩЕННЯ ОСОБИН

Оцінка просторової структури популяції залежить передусім від середньої щільності популяції або способу розміщення особин. Використовують ряд описових, графічних і математичних методів розміщення особин. Наприклад, Б.О.Биков (1950) подає таку методику опису і графічного зображення:



Чисельність особин на 1 м²



Рис. 4.6. Мозаїка чагарникових угруповань, які формують простір популяції чорниці (*Vaccinium myrtillus*) в стабільній екосистемі свіжого бору.

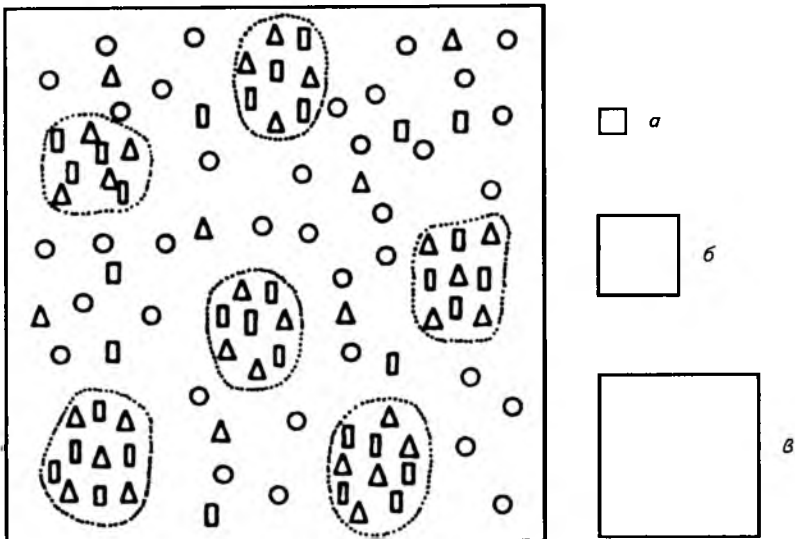


Рис. 4.7. Вплив величини вибірки (а, б, в) на вигляд просторової структури популяції.

1) поодинок		По
2) групою	(дифузно поодинок)	Гр
3) плямою	(зливо поодинок)	Пл
4) групами	(по всьому ареалу)	Ггр
5) плямами	(по всьому ареалу)	Ппл
6) дифузно		Дф
7) зливо		Зл
8) мікроценозами		Мц

Дисперсію, або розсіювання особин у популяції, можна вирахувати за формулою

$$S^2 = \frac{\sum(x-m)^2}{n-1}, \quad (4.1)$$

де S^2 — розсіювання особин, m — кількість особин у кожній вибірці; n — кількість вибірок.

У випадку рівномірного розподілу дисперсія S^2 дорівнює нулю ($S^2=0$), оскільки кількість особин у кожній вибірці постійна і дорівнює середньому. При випадковому розміщенні середнє значення m і дисперсія S^2 однакові ($S^2=m$). При плямистому (конгрегаційному) розподілі S^2 вище середнього ($S^2>m$), і різниця між ними тим більша, чим сильніша тенденція тварин до утворення згромаджень.

Як зазначено вище, щільність популяцій визначають за кількістю особин, які припадають на одиницю площі чи об'єму. На рис.4.6 зображені ділянки чорниці з різним рівнем щільності особин. Для визначення щільності тварин використовують різні методи, які можна об'єднати в чотири основні групи: 1) прямий підрахунок; 2) відлову і повторного відлову; 3) вибірковий (взяття вибірок у трьох основних середовищах); 4) опосередкований (підрахунок нір, гнізд, слідів на снігу тощо). Величина вибірки значною мірою впливає на вигляд просторової структури популяції (рис.4.7). Вибірка буде репрезентативною лише тоді, коли вона охопить усю агрегацію, яка виступає в природі.

4.3. ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙ

4.3.1. ДИНАМІКА ЧИСЕЛЬНОСТІ. ПОПУЛЯЦІЙНІ ФАЗИ

Якщо аутокологія вивчає зв'язки виду з умовами зовнішнього середовища, то популяційна екологія — реакцію на ці умови популяції, або сукупності особин одного виду. Вивчення структури дало змогу встановити статистичні показники — величину та склад популяції на момент обстеження. Однак важливо також знати швидкість зміни популяції, тобто *динаміку її розвитку*. Ці проблеми вивчає розділ попу-

ляційної екології — динаміка популяції, або демекологія. Знаючи швидкість зміни популяцій, можна судити про її важливі особливості: тривалість існування, можливості розселення, здатність конкурувати в межах даної екосистеми.

Швидкість росту чисельності популяції — це кількість організмів, на яку вона збільшується за певний проміжок часу. Середню швидкість зміни популяції прийнято виражати у вигляді формули

$$V = \frac{M}{t},$$

де M — величина популяції (або інший суттєвий показник популяції, наприклад, кількість особин); t — час (дата, місяць, рік).

Ріст популяції характеризується головним чином двома протилежними явищами — *народжуваністю* і *смертністю*, до яких можна додати *еміграцію* і *міграцію*. Рух чисельності, який являє собою функцію часу, характеризується як *ростом*, так і *спадом*, а в цілому — *рівновагою*.

Експериментальні дослідження росту чисельності особин у популяції дали змогу виділити три фази: а) росту; б) спаду; в) рівноваги. Наприклад, популяційні фази білої миші розподіляються таким чином (у процентах): ріст — 160 тижнів (21,3%); спад — 213 тижнів (28,3%) і рівновага — 379 тижнів (50,4%).

Фаза росту популяції характеризується приростом загальної чисельності популяції в часових межах.

Фаза спаду популяції характеризується зниженням чисельності особин в досліджуваних часових межах.

Фаза рівноваги популяції обіймає часові межі, коли середня чисельність популяції залишається на одному рівні.

В ідеальному випадку рівноваги на графіку ця лінія розташована паралельно до осі ординат (рис. 4.8, 4.9). Однак такі ситуації трапляються надзвичайно рідко, частіше ріст і спад чисельності є близьким (амплітуда

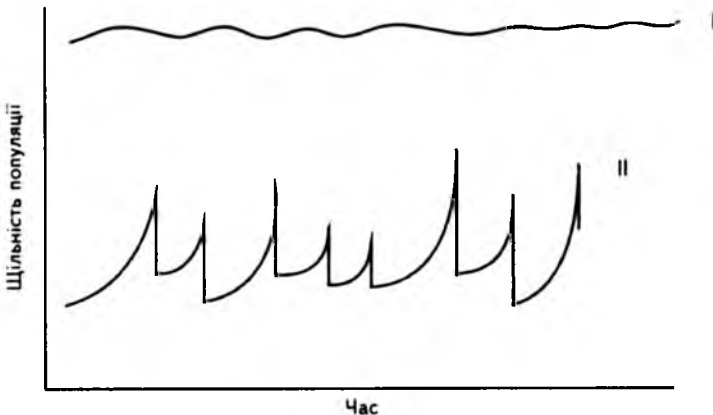


Рис. 4.8. Ріст популяції у рівноважних (I) і опортуністичних (II) видів, що схильні до нерегулярної катастрофічної смертності.

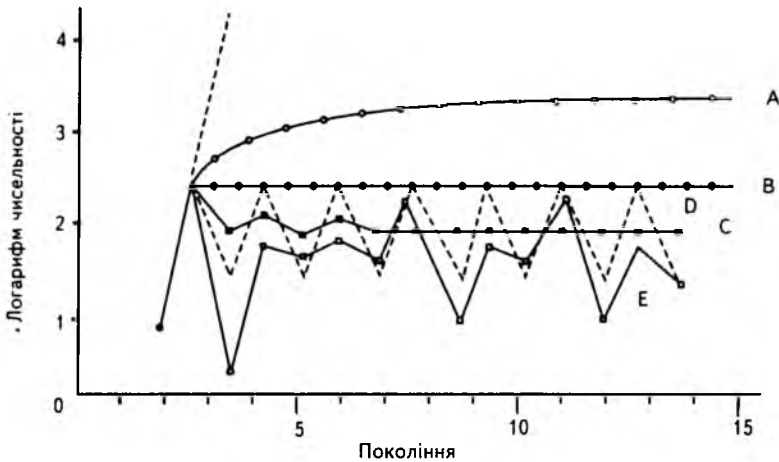


Рис. 4.9. Модельні криві чисельності поколінь однієї популяції в умовах дії фактора, що залежить від щільності і утворює з нею різні співвідношення:

A — з неповною компенсацією; *B* — з повною компенсацією; *C, D, E* — з надлишковою компенсацією; *A* — поступове досягнення стійкості; *B* — досягнення стійкості за одне покоління; *C* — приглушені коливання, що приводять до стійкості; *D* — рівні коливання поколінь, що чергуються; *E* — коливання з нерегулярною амплітудою. Спрямування стрілки свідчать про експоненціальний ріст чисельності при відсутності фактора, що залежить від чисельності або щільності.

коливання майже однакова) і такий стан називають *осциляціями*. Нижчу і найнижчу відносно лінії рівноваги точки амплітуди коливання росту чисельності називають *флуктуаціями*.

Визначають чотири типи динаміки чисельності: 1) показниковий; 2) логістичний (гіперболічний); 3) циклічний; 4) стабільний.

Показниковий тип стану чисельності характеризується інтенсивним зростанням у формі геометричної прогресії і може відбуватися від кількох місяців (сезону) до року і навіть десятиліть. Після максимуму кількість особин зменшується. По-різному складається тривалість певного циклу росту чисельності. Він значною мірою залежить від біологічних властивостей виду (прісноводна гідра чи великий ссавець), а також від умов місцезростання (рис.4.10).

Ще давні греки, зокрема Арістотель у своїй "Історії тварин", звертали увагу на дивну здатність живих організмів надзвичайно швидко відтворювати собі подібних. Значно пізніше Ч. Дарвін у "Походженнях видів" писав, що не існує жодного винятку з правила, згідно з яким кожна органічна істота природно розмножується в такій прогресії, що якби вона не піддавалася винищенню, то потомство однієї пари покрило б усю Землю. Очевидним поясненням цього висновку Ч. Дарвіна є сприятливі умови, в яких окремі види могли без усяких перешкод жити і плодитися, розмножуючись за геометричною прогресією. Та ось приклад із недавньої історії: декілька кроликів, завезених в Австралію, протягом дуже короткого періоду часу утворили популяцію, яка налічувала мільйони особин.

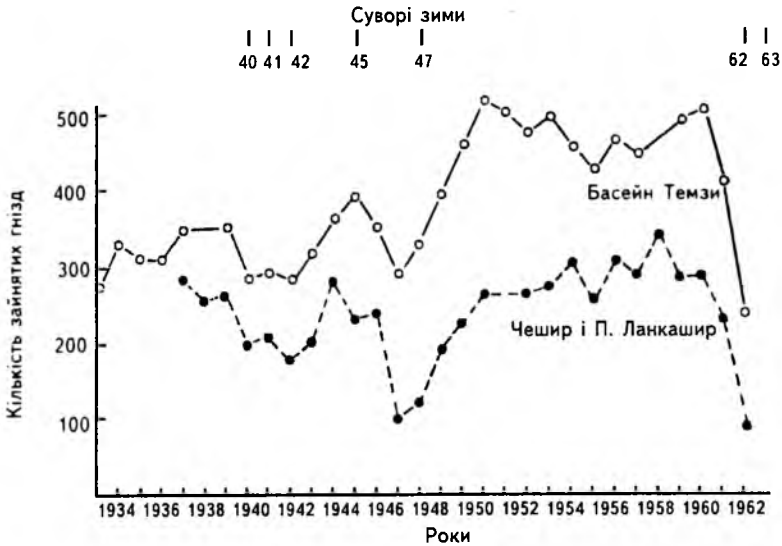


Рис. 4.10. Зміна чисельності чаплі *Ardea cinerea* в двох місцевостях у Великобританії в період з 1933 по 1963 рр. Показана залежність між холодними зимами і зниженням чисельності.

Надзвичайно вдало цю ситуацію розкрив російський еколог Г.Ф. Гаузе (1945) у своєму експерименті з туфелькою (*Paramecium candato*), яка, як відомо, розмножується поділом на дві особини. Вчений заповнив акваріум рідким середовищем із клітинами бактерії, які перебували у зваженому стані, як запас поживи для туфельок. Потім у цей розчин ввів одну особину і почав спостерігати ріст популяції. Перша частина експерименту полягала у вивченні розмноження туфельки в умовах відсутності будь-яких лімітуючих впливів середовища. Якщо туфельки поділяються кожні 3 год, то через 3, 6, 9, 12 і 15 год у акваріумі відповідно буде 2, 4, 8, 16 і 32 особини, а після 30 год їх було вже 1024.

Як бачимо, розмноження популяції відповідає геометричному ряду, який можна записати у вигляді рівняння

$$\frac{N_1}{N_0} = R \quad \text{— темп росту популяції за одиницю часу,}$$

де N_0 — початкова щільність популяції; N_1 — щільність популяції через одиницю часу.

Швидкість росту R дорівнює 2 для тригодинного числового інтервалу. Ступені геометричного ряду — це висхідні точки вздовж J -подібної кривої у лінійній шкалі (рис. 4.11, а) і вздовж висхідної прямої у логарифмічній шкалі (рис. 4.11, б).

Слід зауважити, що збільшення кількості особин за одиницю часу N^t становить $N_0 \cdot R^t$, де N_0 — кількість особин у початковий момент підрахунку; R — величина, на яку кожна щільність N може вирости за

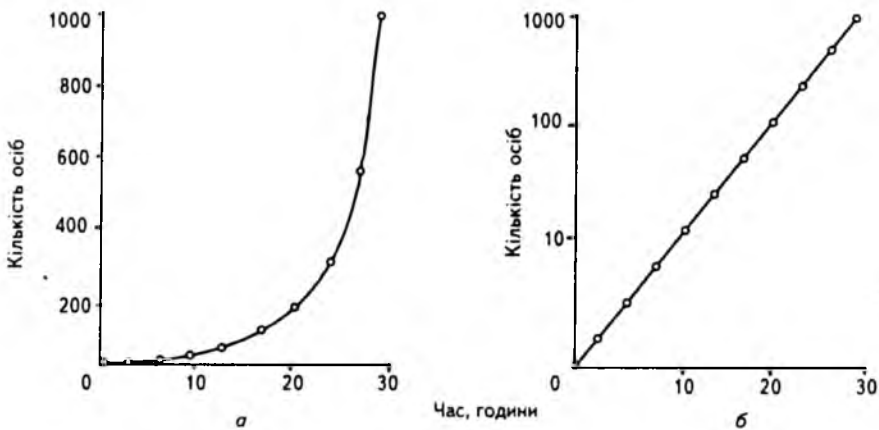


Рис. 4.11. Експоненціальний ріст популяції, що не лімітується в своєму розвитку умовами оточуючого середовища. Зліва показано зміну кількості особин за одиницю часу в лінійному масштабі — таку криву росту називають експоненціальною, вона має *J*-подібну форму і (дзеркальне відбиття лівої частини). Справа використана логарифмічна шкала, і в цьому випадку експоненціальний ріст виражений прямою лінією.

одиницю часу. Оскільки популяції в цілому збільшуються і зменшуються пропорційно щільності N , то для обробки даних часто користуються логарифмічною шкалою.

Логістичний тип характеризує популяцію, яка лише заселяє територію. Популяція проходить фазу росту до моменту опанування середовища, а потім переходить до стадії рівноваги. Цей тип кривої добре ілюструє ріст чисельності мухи-дрозофіли, а також людини і багатьох ссавців. Він був уперше проілюстрований у 1945 р. французьким математиком Верхюльстом, який висловив гіпотезу, що ріст популяцій людини являє собою *S*-подібну криву, названу ним логістичною. Вона відбиває існування максимальної щільності популяції і, враховуючи можливе віддзеркалення *сигмоподібної кривої* (такий же плавний спад), має вигляд гіперболи (тому цей тип кривої часто називають ще *гіперболічним*) (рис.4.12,а,б).

В 1925 р. ця крива вдруге була відкрита Пьорлем, який використовував її для пояснення росту будь-якої популяції тварин, що має обмежені, але все ж поповнювані запаси їжі. *Рівняння логістичної кривої* (швидкості росту) має такий вигляд:

$$\frac{dN}{dt} = rN \cdot \left(\frac{K - N}{K} \right), \quad (4.2)$$

де N — чисельність (щільність) популяції; K — максимальна кількість особин, здатна жити у даному середовищі, тобто відтворити асимптоту кривої; dN/dt — коефіцієнт росту. Наприклад, у випадку популяції інфузорії з вихідною чисельністю 100 особин і з 200 особинами через 1 год

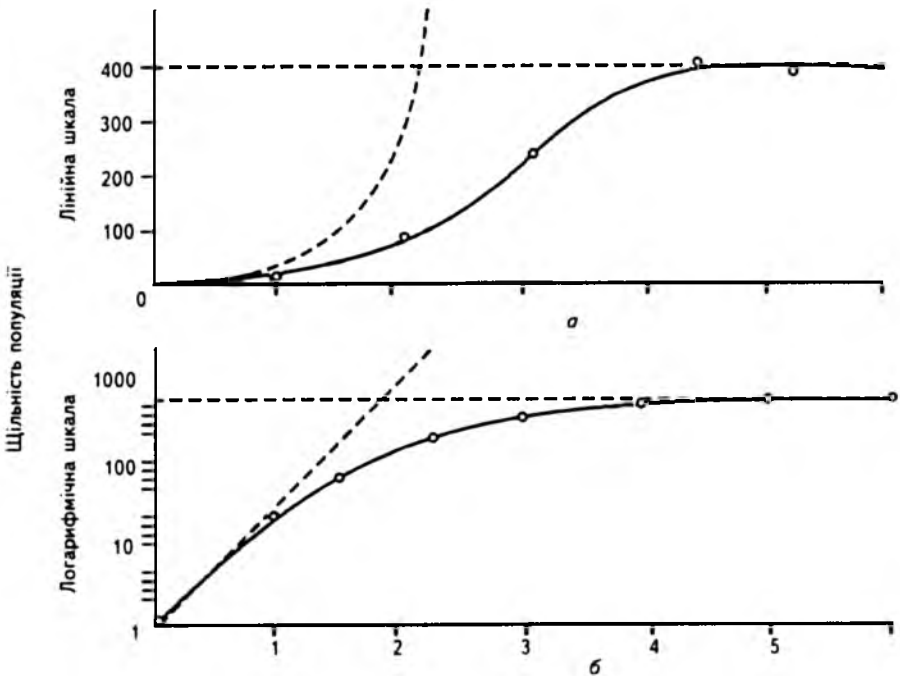


Рис. 4.12. Сигмоподібний ріст популяції, розвиток якої лімітують умови оточуючого середовища:

a — зміни щільності популяції в лінійному масштабі (щільність описана сигмоподібною кривою, що відповідає логістичному рівнянню). Пунктирна лінія відбиває експоненціальний ріст популяції з тою ж швидкістю r , але без обмежуючого впливу оточуючого середовища; *б* — зменшення відносної швидкості росту популяції $((dN/dt)/N)$, що на початку дорівнює r для експоненціального росту, показана пунктирною лінією. В подальшому вона зменшується до нуля при досягненні рівня K , і популяція стає стабільною.

коефіцієнт росту дорівнює $100/1=100$ /год, а коефіцієнт росту на особину $dN/Ndt = 100/100 \cdot 1=1$ на особину за 1 год. Аналогічно визначають коефіцієнти народжуваності ($b=dN/dt$) і смертності ($d=dN/dt$). Різниця $r=b-d$ являє собою коефіцієнт приросту (стосується лише ізолюваної популяції, де немає ні еміграції, ні імміграції).

Крива у верхній частині рис. 4.13,б має S-подібну (сигмоподібну) форму. В популяції сигмовидного росту розрізняють три фази (навіть якщо вони пов'язані переходом одна з одною). У ранній фазі популяція майже не залежить від корму та простору і росте зі швидкістю, близькою до значення rN , що показано чіткіше через логарифмічну шкалу. У середній фазі проявляється лімітуючий вплив оточуючого середовища, відбувається сповільнення росту внаслідок збільшення смертності (або зменшення народжуваності, або з обох цих причин одночасно). В останній фазі популяція досягає своєї асимптоти і стабілізується близько своєї допустимої чисельності K .

Експоненціальна крива виражає "біотичний потенціал" — здатність до розмноження (рис. 4.14). Вченими встановлено, що через ослаблення

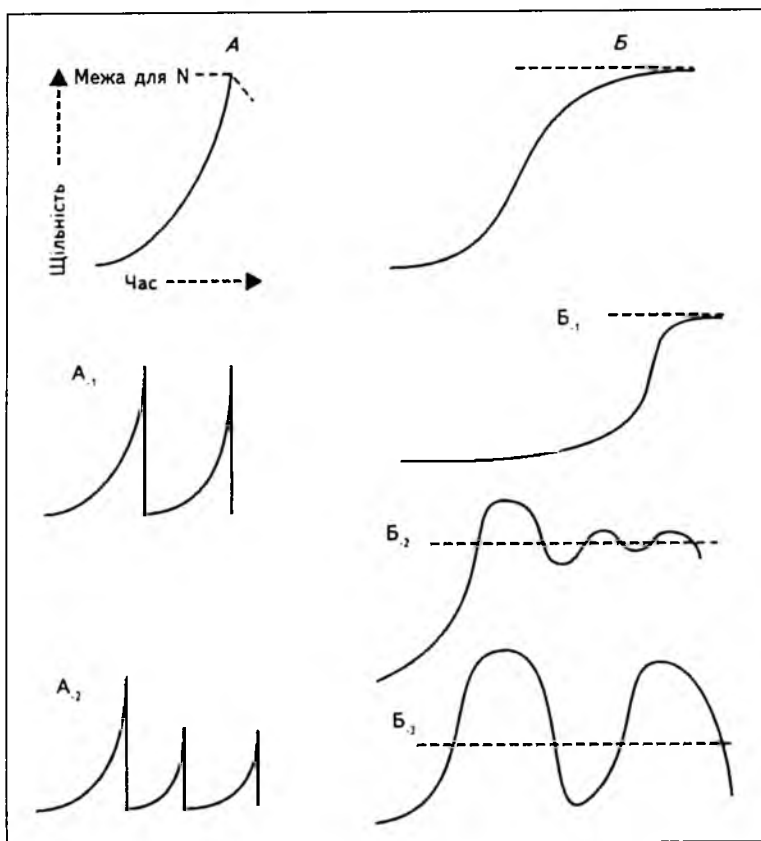


Рис. 4.13. Деякі особливості форми кривих росту популяції при зображенні в лінійному масштабі: А – J-подібна крива (експоненціальний ріст); Б – S-подібна крива (сигмоїдальний ріст) і деякі їх варіанти.

біотичного потенціалу на нашій планеті вимерло 500 млн біологічних видів (тепер у біосфері налічується 1,8 млн видів). *Перша спроба розкрити поняття біотичного потенціалу належить англійському вченому Чепману, який на початку 30-х років визначив його як природну здатність видів збільшувати чисельність.* Записується він як показникова функція виду:

$$N_t = r^T, \quad (4.3)$$

де N_t – кількість потомства через T поколінь; r – кількість потомства від однієї особини впродовж покоління.

Циклічний тип – характеризує динаміку чисельності популяції, яка регулярно повторюється під впливом циклічних змін у середовищі його існування (коливання температури, підтоплення, сніжні або безсніжні зими тощо). Серед екологів немає повної згоди в питанні про причини циклічних коливань чисельності, оскільки ці коливання надто упоряд-

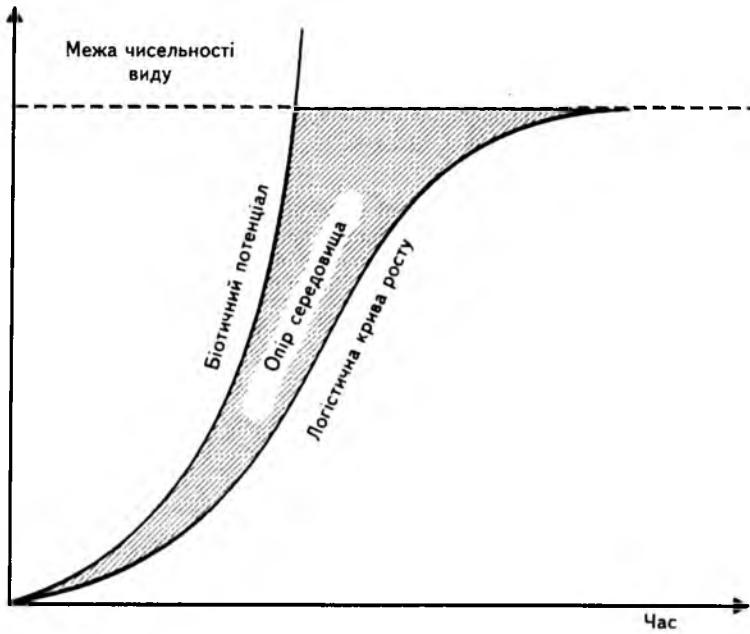


Рис. 4.14. Теоретичні криві росту популяції. Простір, охоплений кривою біотичного потенціалу Чепмана і логістичною кривою Верхюльста, відповідає опору середовища.

ковані, щоб їх можна було відносити на рахунок одних лише змін у середовищі. Найвірогіднішим є пояснення, згідно з яким цикли пов'язані із взаємодією хижак–жертва. Відповідно до однієї з таких гіпотез збільшення популяції зайця супроводжується збільшенням популяції рисі, яка врешті-решт досягає такої щільності, що популяція зайця не може витримати тиску хижака і починає скорочуватися. Слідом за цим починається зниження чисельності рисі, зумовлене скороченням запасу корму.

Однак цю гіпотезу, вважає американський еколог Р.Ріклефс, не можна прийняти як адекватне пояснення циклічних коливань популяцій рисі і зайця, тому що існує дуже багато даних, які їй протирічать. По-перше, репродуктивний потенціал у зайця значно вищий, ніж у рисі, а тому популяція рисі не може збільшуватися з такою швидкістю, яка б призвела до різкого скорочення популяції зайця, якщо якийсь інший фактор (наприклад, нестача корму) не зумовить зниження швидкості росту популяції зайця. По-друге, піки чисельності популяції рисі інколи збігаються з піками чисельності зайця або ж передують їм, а не слідують за ними з інтервалом один або декілька років. По-третє, на деяких острівцях, де немає рисі, спостерігаються такі ж коливання чисельності зайця-біляка, як і на материку. Можливо, що ці цикли чисельності популяції цих тварин зумовлені періодичними зниженнями якості і кількості рослин, якими живиться заєць, що, в свою чергу, призводить до скорочення популяції зайця (і популяції рисі), створюючи можливість для відновлення рослинності після надмірного виїдання її зайцями.

Дослідження динаміки чисельності лемінгів на Алясці підтвердили важливу роль песців у її пригніченні, але основна роль, як виявилось, належить якості корму. В рік, коли чисельність лемінгів досягала максимуму, вміст білка у рослинах, якими вони живляться, становив 22%, а в рік мінімуму — всього 14% (табл.4.1)

Т а б л и ц я 4.1

Деякі показники, пов'язані з циклічними коливаннями
популяції лемінгів (підрід полівок) на місі Барроу (Аляска)

Показник	1960 р.	1961 р.	1962 р.	1963 р.
Відносна щільність популяції	125	0,5	1-10	50
Маса тіла самця, г	92	47	69	59
Тривалість сезону розмноження, дні	58	80	73	83
Зелена рослинність, кг/га	125	320	130	167
Вміст білка в рослинах, %	22	14	17	19
Кількість білка в рослині, кг/га	27,5	45	22,5	31,5

Стабільний тип охоплює популяції, які розвиваються в сталих умовах середовища і мають налагоджений механізм регулювання чисельності. Вважають, що відносна стабільність в угрупованнях є наслідком функції популяцій окремих видів і невеликих груп контактуючих видів, а не видового багатства усього угруповання. Незмінність оточуючого середовища може забезпечити виживання багатьох видів, які впливають один на одного в умовах складного угруповання.

Американський еколог Р.Уїттекер на прикладі червоноокого віреона (*Vireo olivaceus*) — основного виду дрібних птахів листопадних лісів на сході США показує, як можна визначити і виміряти “стабільність”. На цій підставі, підкреслює автор, можна сформулювати деяку ідеальну концепцію і оцінити її в реальній ситуації. Допустимо, що віреон має усереднену щільність популяції, яка дорівнює 2000 особин на 1 км² лісу, з яких 120 особин об'єднуються в 60 гніздуючих пар. Якщо смертність серед птахів становить 50%, або 0,5 на рік, то кожний рік з 200 особин гине половина, або 100 птахів (під час міграції, стають здобиччю хижаків і т.п.). Щоб популяція залишилася стабільною, із 200 відкладених протягом літа яєць повинно вижити 100 пташенят, тобто 50%. Таким чином, популяція нагадує своєрідний “фонд”, до якого особини прибувають і вибувають (рис.4.15). Якщо швидкість надходження і загибелі особин однакова, — підкреслює Уїттекер, — то загальну кількість птахів у популяції можна вважати *стабільною*, а сам цей стан *стійким*. В ідеалі “стабільність” популяції передбачає стійкий стан зі збалансованим у середньому рівнем народжуваності і смертності.

Які ж механізми регулювання відносної стабільності популяцій? Передусім це дотримання визначеної щільності популяції шляхом певних впливів: 1) знищують більшу частку особин (або зменшують народжуваність у розрахунку на кожну особину при рості популяції), і популяція таким чином досягає верхньої межі; 2) знищують меншу

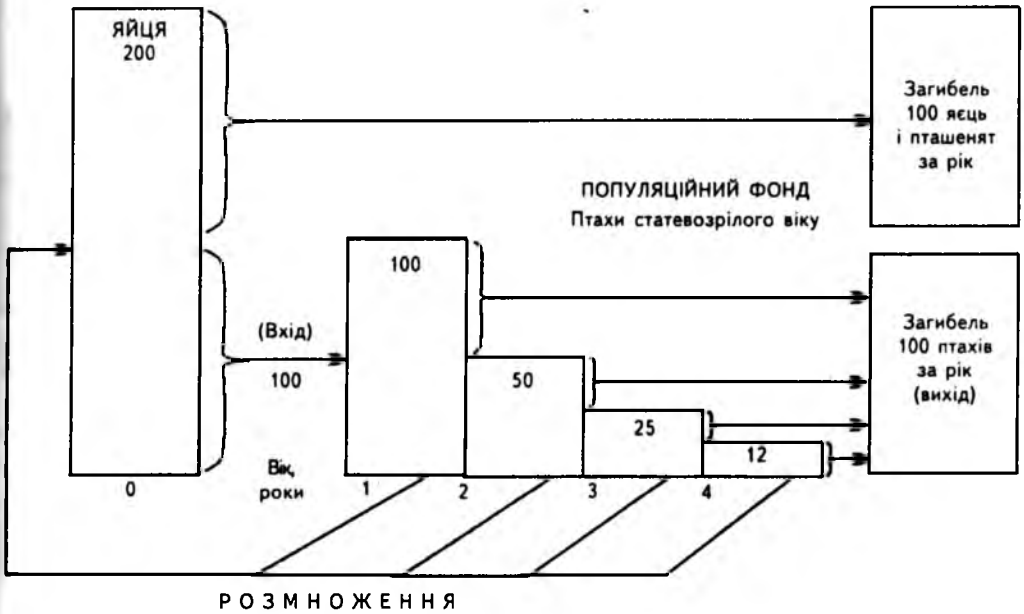


Рис. 4.15. Рівноважний стан популяції птахів. Усереднені дані для 200 птахів віку статевої зрілості, розподілених на 100 га лісу. З цієї кількості 120 птахів гніздуються 60 парами і дають 200 яєць щорічно. Припускається, що щорічна смертність становить 50% у кожному віковому класі, а також для яєць і пташенят. Таким чином, "популяційний фонд" птахів віку статевої зрілості протягом кожного року отримує 100 молодих особин і губить 100 старих птахів. Таке співвідношення дає змогу кількості птахів в популяції лишатися відносно постійною.

частку особин (або збільшують народжуваність на кожен особину) в умовах спаду щільності і таким чином встановлюють нижню межу її коливання. Для багатьох популяцій характерні спеціальні буферні механізми (такі, наприклад, як стадії спокою), які знижують витрати популяцій в періоди, коли абіотичне і біотичне середовища стають несприятливими для нормального розвитку.

Отже, робить висновок Уїттекер, не існує якогось одного механізму досягнення і підтримки відносної стабільності популяції. Деякі види є стабільними поряд з верхньою межею чисельності своєї популяції під впливом одного чи багатьох механізмів стійкості. Багато інших видів флюктує в широких межах, але продовжують існувати, оскільки ефект залежності від щільності або механізми буферності, які діють біля нижньої межі чисельності популяції, попереджують їх вимирання. Така відносна стабільність популяцій у природних угрупованнях є наслідком формування угрупованням протягом еволюції механізмів, які обмежують їх флюктуації.

6 4.3.2. НАРОДЖУВАНІСТЬ І СМЕРТНІСТЬ. ТРИВАЛІСТЬ ЖИТТЯ

Народжуваність — це здатність популяції до збільшення. Термін “народжуваність” вживають і щодо людської популяції (в демографії). Він характеризує частоту появи нових особин будь-якого організму, незалежно від того, яким шляхом він з’являється: вилуплюється, відбруньковується, у процесі поділу тощо. Розрізняють *максимальну* і *екологічну*, чи *реалізовану*, народжуваність.

Плодючість характеризується коефіцієнтом народжуваності, тобто кількістю нащадків, які продукуються одиницею популяції за одиницю часу. Для людини він дорівнює приблизно 3,64%, тобто народжується 3,64 дитини на 100 мешканців на рік.

Смертність характеризує загибель особин у популяції. Аналогічно народжуваності смертність можна виразити кількістю особин, які загинули за даний період (кількість смертей за даний період). *Екологічна*, або *реалізована смертність*, загибель особин у даних умовах середовища, — величина, яка, подібно до народжуваності, не є постійною, а змінюється залежно від умов середовища і стану самої популяції.

Виділяють значною мірою ідеальну величину — *мінімальну смертність*. Це постійна величина, що характеризує загибель особин в ідеальних умовах, при яких популяція не зазнає лімітуючих впливів. Максимальна тривалість життя особин у цих оптимальних умовах дорівнює її фізіологічній тривалості, яка в середньому значно перевищує екологічну тривалість життя. Часто значний інтерес являє собою не смертність, а виживання. Якщо кількість загинувших особин становить M , то виживання дорівнює $1-M$.

Від величини загибелі особин на різних фазах розвитку залежить загальний характер смертності популяцій, який може бути представлений відповідними типами кривих (рис.4.16, 4.17)

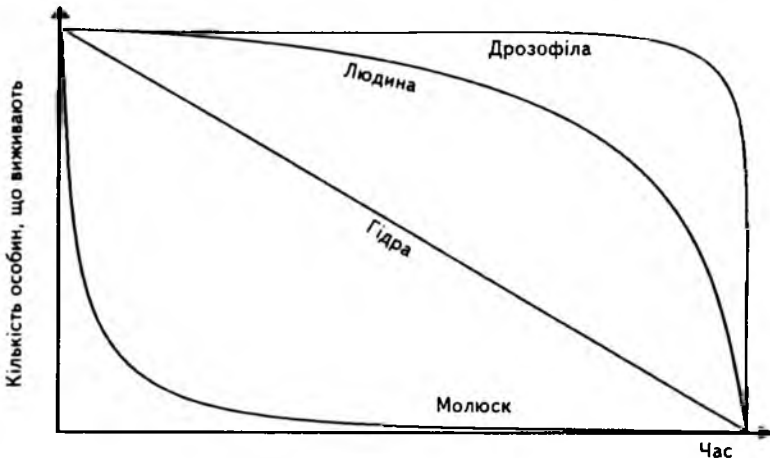
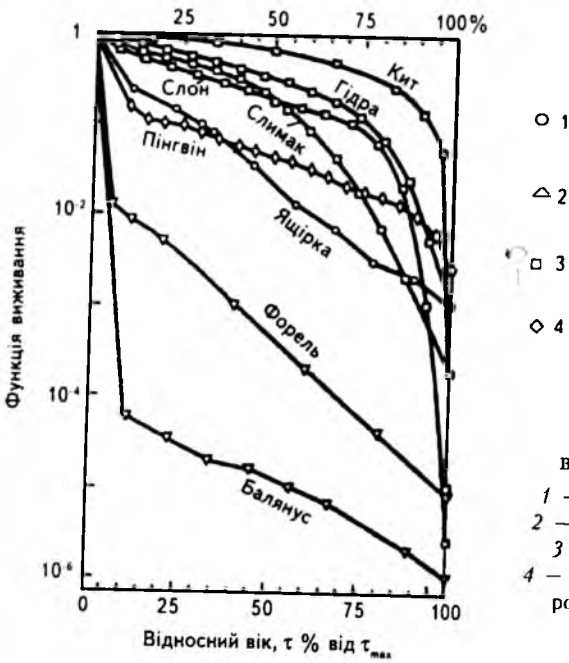


Рис. 4.16. Різні типи кривих виживання.



- 1
- △ 2
- 3
- ◇ 4

Рис. 4.17. Основні типи кривих виживання організмів різних видів:
 1 — постійна смертність у будь-якому віці;
 2 — найбільша смертність на початку життя;
 3 — найбільша смертність у кінці життя;
 4 — переважаюча смертність в перші і останні роки життя (за даними різних авторів).

Перший тип (виражений експоненціальною кривою) характеризується однаковими нормами смертності у кожному віці. Такий тип притаманний тваринам, які живуть у сталих оптимальних умовах, а також сучасній людині. Крива цього типу вирізняється дуже опуклою формою.

Другий тип відзначається підвищеною загибеллю молоді і відносною стійкістю дорослих особин. Такий характер смертності властивий більшості рослин і тварин, а також людині на ранніх стадіях розвитку.

Третій тип вирізняється стабільним існуванням молодих особин і різким підвищенням смертності дорослих, особливо старих особин.

Четвертий тип властивий метеликам, лососевим: здійснивши свої функції, вся генерація гине. У гідр смертність не змінюється протягом усього життя, а крива смертності наближається до прямої.

Середня тривалість життя особин у популяції відповідає тривалості життя окремих особин. Для життя популяції дуже важлива можливість розмноження її особин. Участь у цьому беруть особини репродукційного періоду. У тварин, як зазначено вище, розрізняють три стадії: передрепродукційну, або ювенільну, репродукційну і пострепродукційну, тобто період стерильності. Тривалість періодів у різних видів неоднакова. Часто періоду старості взагалі не буває, оскільки тварини гинуть у репродукційний період (комахи). Ювенільний період за тривалістю може дорівнювати репродукційному, а може бути значно довшим, ніж усе життя особини (стадія личинки у цикади триває 17 років, а доросла особина живе лише декілька тижнів).

У рослин виділяють чотири періоди розвитку особини: 1) латент-

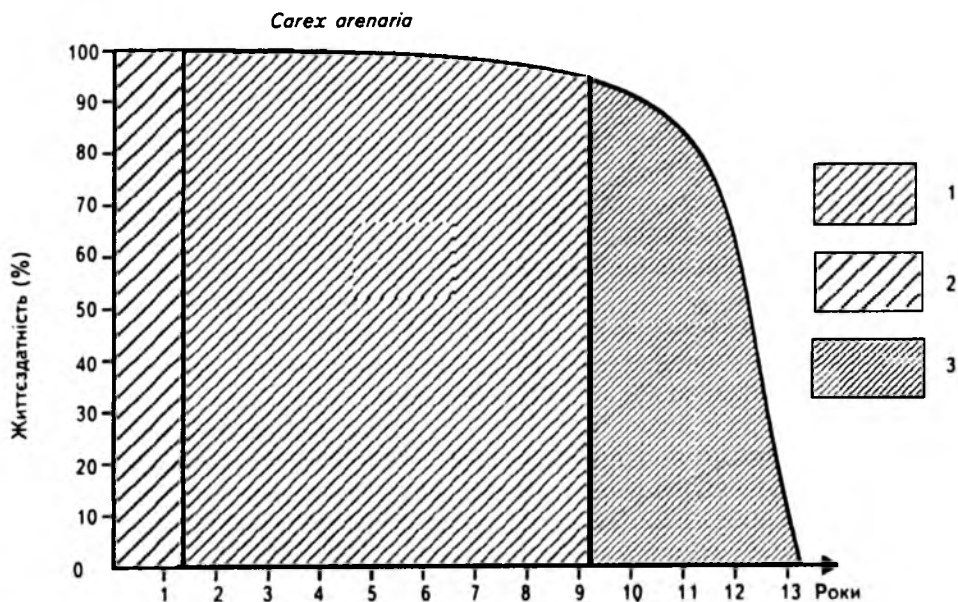


Рис. 4.18. Крива фаз розвитку осоки піщаної (*Carex arenaria*):

1 – ювенільна, 2 – репродукційна, 3 – сенильна.

ний – період первинного спокою – у вигляді насіння і плодів; 2) віргінійний – від проростання насіння до утворення генеративних органів; 3) генеративний – період розмноження насінням, спорами; 4) сенильний – період, коли рослини втрачають здатність до генеративного розмноження. Окремі автори виділяють лише три фази: ювенільну, репродукційну і сенильну (рис.4.18).

Оскільки народжуваність і смертність дуже змінюються з віком, відсоток різних вікових груп у популяції значною мірою визначає її репродуктивні можливості. Серед людей показник народжуваності є найвищим у віці близько 20 років. Найнижчий показник смертності у віці близько 12 років, а найвищий – протягом першого року життя і в старості. Ці характерні для кожного віку показники є сталими і, як правило, не змінюються, якщо незмінними залишаються умови життя. В історії людства двічі змінювалися рівні формування показників народжуваності і смертності. Вперше народжуваність стала переважати смертність у період переходу від примітивного мисливського способу господарювання до рільництва, вдруге – в епоху загальної індустріалізації. Чисельність людей тривалий час утримувалася на низькому рівні і лише останні 500 років відбулося різке її збільшення (на початку нової ери – 230 млн, середньовіччя (V–середина XVII ст.) – 440-450 млн, 1800 р. – 952 млн, 1900 р. – 1656 млн, 2000 р. – близько 7 млрд).

Виділяють три типи вікових пірамід: з широкою основою і відповідно високим відсотком молодих особин, яка характерна для популяції з

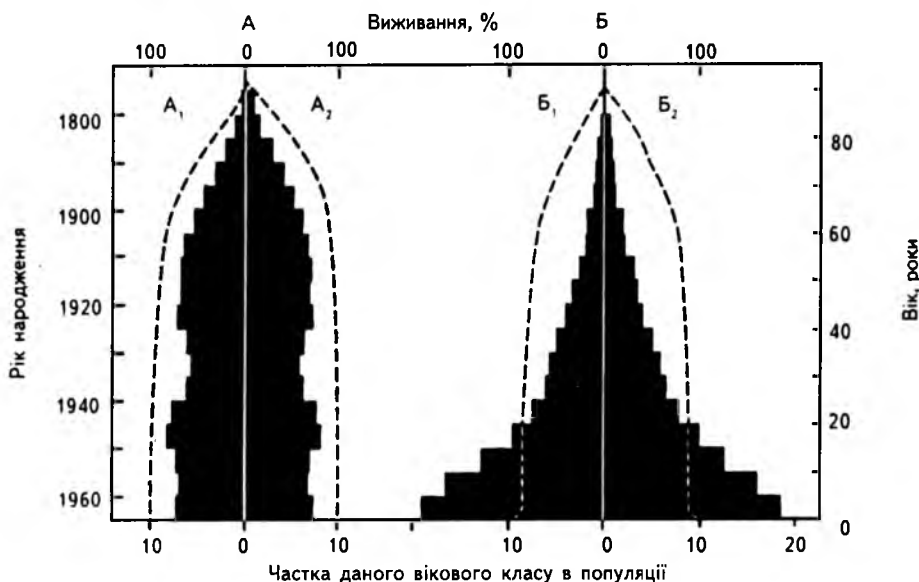


Рис. 4.19. Віковий склад і виживання — окремо для чоловіків (A_1 і B_1) і для жінок (A_2 і B_2) — серед населення Швеції (А) в 1945 р. і Коста-Ріки (Б) в 1963 р.

Оскільки населення Швеції збільшувалося повільно, його віковий склад відповідає кривій виживання. Нерівномірності вікового складу населення Швеції пояснюються зниженням народжуваності в період економічної депресії і її різким збільшенням після другої світової війни. Швидкий ріст населення Коста-Ріки зумовив широку основу піраміди вікового складу.

швидким ростом; з помірним відсотком молодих особин; з вузькою основою і чисельною перевагою старших особин над молодняком, що характерно для популяцій, які скорочуються.

Р. Ріклефс наводить приклад формування пірамід віку населення двох країн — Швеції і Коста-Ріки (рис. 4.19). Протягом багатьох десятиліть чисельність населення Швеції відносно постійна (рис. 4.19). Тут відзначається досить близька відповідність між віковим складом і очікуваною тривалістю життя. Кількість хворих людей відносно низька, що свідчить про незначне, але постійне переважання народжуваності над смертністю. В 1965 р. приріст населення становив 0,6%. Іншу картину спостерігаємо у Коста-Ріці, де приріст населення в 1963 р. становив 4,1%. Висока народжуваність різко збільшила молодші вікові класи, внаслідок чого і отримана піраміда з широкою основою.

У тварин з невеликою тривалістю життя приуроченість розмноження і смертності до певних сезонів створює циклічні зміни вікового складу. Наприклад, популяції медоносної бджоли навесні швидко збільшуються, і графік їх вікового складу набуває вигляду піраміди з широкою основою, характерною для ростучих популяцій. До кінця літа, в міру того як народжуваність сповільнюється, чисельність молодших вікових класів скорочується, а після припинення розмноження вони зникають зовсім. Бджоли, які пережили зиму, переходять в класи старшого віку.

У багатьох тварин, які є об'єктом мисливства або рибальства, піраміди віку змінюються з волі людини. Тому дуже важливо професійно вести промисел популяцій, який можуть забезпечити лише досвідчені екологи.

Деколи гармонія між віковими групами відсутня, оскільки менша група не обов'язково кількісно переважає сусідню вищестоячу групу. Наприклад, букові праліси Закарпаття з трьома-чотирма переважаючими віковими групами, які свідчать, що склад сучасної популяції визначається декількома хвилями масового розмноження дерев, розподілених у часі (табл.4.2).

Т а б л и ц я 4.2

Вікові групи дерев у буковому лісі у Центральній Європі

Група із діаметром стовбура понад 10 см	Кількість дерев на 1 га		
	бук	смерека	ялиця
Молодий ліс, 80 екз			
11-15	20	12	—
16-20	16	8	4
21-25	—	4	—
26-30	4	4	—
31-35	4	4	—
Ліс середнього віку, 72 екз			
36-40	4	4	8
41-45	16	4	—
46-50	4	4	—
51-60	24	—	4
Старий ліс, 64 екз			
61-70	16	16	4
71-80	—	4	4
81-90	4	4	—
91-100	4	8	—
Понад 100	—	—	—
Разом	116	76	24

Важливим засобом аналізу вікового стану популяції є демографічні таблиці, які являють собою сукупність статистичної інформації про популяцію: кількість особин, яка доживає до кожного віку, і плодючість кожного вікового класу (табл.4.2).

За допомогою демографічних таблиць вираховується швидкість росту популяції (табл.4.3, 4.4), збільшення чисельності популяції відбувається шляхом множення (геометричний ріст), а не простого додавання (арифметичний ріст), тому що новонароджені молоді особини, виростаючи, самі продукують потомство. Такий ріст, за образним висловлюванням Р.Ріклефса, нагадує строковий вклад в ошадну касу, де наростаючі відсотки (новонароджене потомство) періодично додають до основного капіталу (дорослі особини, що розмножуються).

Таблиця 4.3

**Вживання барана Далла в Національному парку
Мак-Кінлі (Аляска) (на підставі даних про вік
608 особин до моменту смерті)**

Віковий інтервал, роки	Кількість особин, які загинули в даному віковому інтервалі	Кількість особин, які дожили до початку вікового інтервалу	Частка особин, які вижили, на 1000 народжених (вживання)
0-1	161	608	1,000
1-2	7	487	0,801
2-3	8	480	0,789
3-4	7	472	0,776
4-5	18	465	0,764
5-6	28	447	0,734
6-7	29	419	0,688
7-8	42	390	0,640
8-9	80	348	0,571
9-10	114	268	0,439
10-11	95	154	0,252
11-12	55	59	0,096
12-13	2	4	0,006
13-14	2	2	0,003
14-15	0	0	0,000

Таблиця 4.4

Демографічна таблиця гіпотетичної популяції, яка демонструє підрахунок чистої швидкості розмноження і середньої тривалості генерації

Вік (x)	Вживання (lx)	Плодючість (bx)	Очікувана кількість потомків (lxbx)	Добуток віку і очікуваного числа потомків (x'lxbx)
0	1,0	0,0	0,0	0,0
1	0,50	1,0	0,5	0,5
2	0,40	4,0	1,6	3,2
3	0,20	4,0	0,8	2,4
4	0,10	2,0	0,2	0,8
5	0,00	0,0	0,0	0,0

Чиста швидкість розмноження = 3,1

Загальний зважений вік = 6,9

Як бачимо, народжуваність і смертність — це процеси, які відбивають взаємодію особини з оточуючим її середовищем, здатність популяції спрямувати наявні ресурси на розмноження, а також її здатність уникати хижаків, голоду або впливу несприятливих факторів.

Еколог, коли йдеться про демографію популяції, має виконати головне завдання: описати, витлумачити і зрозуміти закономірності по-

ширення і динаміки чисельності живих істот. У зв'язку з цим необхідно підкреслити один безперечний факт, який можна записати у вигляді

$$N_n = N_t + B - D + C - E. \quad (4.4)$$

Іншими словами, кількість особин певного виду, які заселяють дане місцезростання в даний час (N_n), дорівнює кількості особин, які проживали там раніше (N_t), плюс кількість особин, які народилися протягом минулого відрізка часу (B), мінус кількість загиблих за той час особин (D), плюс кількість іммігрантів (C), мінус кількість емігрантів (E).

Для еколога важливо з'ясувати причини, які впливають на величину N_n або ж передбачити величину N_t . Вивчають стан рослинного і тваринного світу забрудненої ріки, вимірюють і реєструють N_n цілого ряду видів, а потім порівнюють ці дані з тими, що одержані в незабрудненій ріці. В кожному з цих випадків еколог досліджує стан демографічних процесів (народжуваність, смертність, міграції), які визначають чисельність, а також механізми впливу зовнішніх факторів на ці процеси.

4.3.3. ПОЛІМОРФІЗМ

Поліморфізм — існування в межах одного виду рослин або тварин двох (диморфізм) або більше груп особин з різко відмінними ознаками. Розрізняють сезонний, статевий і віковий поліморфізми.

Сезонний поліморфізм — відмінність особин різних поколінь, що розвиваються в різні пори року (літня і зимова форми дуба звичайного, літне і зимове забарвлення зайця-русака).

Статевий поліморфізм — у бджіл — робочі бджоли, матки, трутні; у термітів — матки, робітники, солдати.

Віковий поліморфізм — у комах — яйце-личинка, доросла особина.

Розрізняють ще *фенотипічний поліморфізм*, пов'язаний з пристосуванням рослин до таких явищ, як зміна сезону.

Поліморфізм, як наслідок еволюції видів, має велике біологічне значення, оскільки сприяє існуванню виду в дуже відмінних умовах, а також відкриває шлях до утворення нових видів. У останні десятиліття вчені навчилися виявляти пов'язану із відбором мінливість всередині невеликих локальних популяцій. Така мінливість відома як *генетичний поліморфізм* — співіснування в межах одного і того ж місцезростання двох або більше виразно відмінних внутривидових форм, причому в таких співвідношеннях, що постійна присутність найрідкісніших з цих форм не може бути віднесена лише на рахунок безперервного мутагенезу та міграцій.

Однак далеко не всі прояви такого характеру мінливості, на думку окремих вчених, відбивають певні відповідності між організмами і середовищем, навпаки, деякі з них виявляють елементарні неузгодженості. Вони виникають тоді, коли одна спеціалізована форма на стадії розселення проникає у місцезростання іншої, а також тоді, коли при зміні умов одна форма витісняється іншою, краще пристосованою до змінених умов

місцезростання. Такий поліморфізм називають *перехідним*. Цей перехідний характер пояснюється тим, що жодна популяція не може встигнути за змінами умов місцезростання і водночас не може їм запобігти.

Однак у багатьох випадках внутріпопуляційний поліморфізм активно підтримується природним відбором різними способами, зокрема:

а) в деяких випадках гетерозиготи визначаються підвищеною пристосованістю, але внаслідок менделєвського розщеплення вони постійно поповнюють популяцію породженими ними менш життєздатними гомозиготами. Цей "гетерозис" пояснює існування серпоподібноклітинної анемії в популяціях людини, яка трапляється у вогнищах малярії. Індивідууми, гетерозиготні стосовно локусу, страждають легким недокрів'ям, але рідко хворіють на малярію. При цьому вони безперервно породжують гомозиготних індивідуумів — або уражених тяжким недокрів'ям, або ж сприйнятливих до малярії;

б) інтенсивність відбору може змінюватися в межах деякого діапазону, причому на одній із його меж відбір може сприяти одній формі (морфі), а на іншій межі — іншій. При проміжній інтенсивності відбору можуть виникати поліморфні популяції.

в) деколи відбір буває частотно-залежним: будь-яка внутривидова форма найжиттєздатніша тоді, коли вона трапляється найрідше. Вважають, що саме тому виживають незвично забарвлені форми: вони життєздатні, оскільки хижаки їх не розпізнають і не чіпають;

г) дрібномасштабна просторова структура популяції і її місцезростання бувають дуже складними, і в різних частинках цієї "латаної ковдри" (мозаїки) відбір може відбутися в різних напрямках. Збереження відповідності між організмом і середовищем у такій ситуації неминуче залежить від розсіювання численних розселювальних стадій: якщо чисельність їх достатньо велика, то достатньо велика і вірогідність того, що частина їх укорінюється саме в цьому "клапті", де відповідна форма найстійкіша. Можливий і інший варіант: організм може бути довговічним і здатним переміщатися, використовуючи при цьому умови і ресурси найпридатніших "клаптів".

Англійські вчені Р.Туркінгтон і Дж.Харпер вивчали, якою мірою властивості різновидів конюшини повзучої (*Trifolium repens*) відбивають локалізовані відповідності між рослинами і локальними особливостями місцезростань. Вони викопували рослини з поля, розмножували їх у теплиці, а потім знову висаджували в поле. Одну частину кожного з клонів вони повертали туди, звідки було взято родинну рослину, а інші частини туди, звідки походили інші клони. Спочатку вибірки були взяті з ділянок, на яких переважали різні лучні трави. Потомство кожної рослини висаджували на ділянки з різнотрав'ям. Після пересадки усі різновиди конюшини краще за все росли на полі там, де вони межували з тими ж травами, що й до пересадки в теплицю. Ці результати прямо і дуже переконливо свідчать на користь того, що різні генотипні різновиди конюшини розподілені по пасовищу таким чином, що кожна з них відповідає локальним умовам існування.

На тому ж полі Р. Дірзо і Дж. Харпер (1982) досліджували розподіл форм конюшин, які відбивають наявність ще одного специфічного типу поліморфізму, який полягає у тому, що при пошкодженні (наприклад, при скошуванні) одні рослини виділяють синильну кислоту, а інші не виділяють. Відомо, що слимаки звичайно не поїдають конюшину, що містить ціаніди. Між розподілом ціановмісної форми конюшини і ділянок з підвищеною щільністю слимаків був виявлений високодостовірний зв'язок (рис. 4.20).

Встановлена ще одна внутріпопуляційна відміна за розселеністю (фенотипічна) — поліморфізм потомства одного і того ж родича, котрий є наслідком неоднорідності і мінливості умов місцезростання, в яких, наприклад, рослини намагаються вижити, залишаючись на межі (чекаючи сприятливого року чи сезону) або ж “кочуючи” в пошуках цих же сприятливих умов. Зразків такого диморфізму чимало серед квіткових

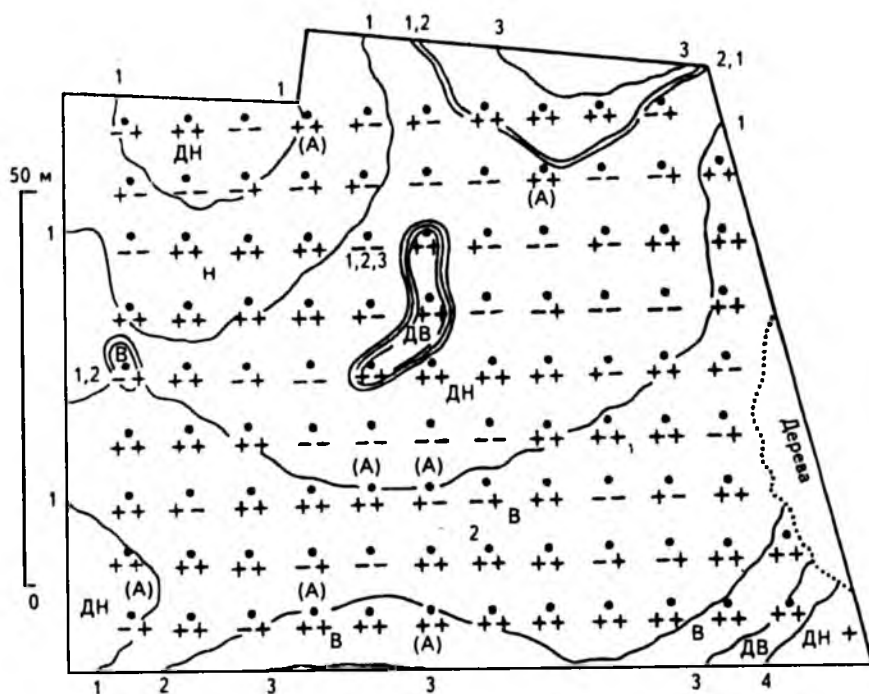


Рис. 4.20. Схема розселення слимаків *Dendroceras* на певеликій ділянці багаторічного пасовища. Контури дають уяву про щільність популяції слимаків і розмежовують зони дуже високої (ДВ), високої (В), низької (Н) і дуже низької (ДН) щільності. Вказані також генотипи особи конюшини, що виявились в вузлах накриваючої ділянку “решітки”. Виділені такі генотипи: ++(AcLi), --(AcLi), +(acLi) і -(acLi). Синильну кислоту при ураженні виділяють тільки рослини з генотипом ++: вони мають алелі Ac і Li, один з яких визначає синтез ціаногенного глікозиду, а інший — ферменту, що відщипляє від глікозиду ціанистий водень. Нульова гіпотеза про відсутність зв'язку між щільністю розселення слимаків і генотипами конюшини перевірена за допомогою критерію “хі-квдрат” і з високою достовірністю відкинута.

рослин, особливо в родинях злакових, складноцвітих, лободових і хрестоцвітих. У всіх цих випадках причиною відмін насіння є не генетичне походження, а батьківські рослини. І з того насіння, що розселяється, і з того, що “осіло”, виростають рослини, які дають насіння обох типів.

Диморфізм типу “волоцюга-домувальник” надзвичайно характерний також для тлі (у цих комах є як крилате, так і безкриле потомство). Крилата і безкрила форми генетично тотожні, тому що диморфізм виникає на тій фазі популяційного циклу, коли спостерігається партеногенетичне розмноження. Вид потомства, яке дасть материнська особина (крилате, безкриле або ж те і інше), залежить, мабуть, від щільності популяції і якості корму.

Досить часто спостерігаємо послідовний поліморфізм листя в кроні дерева. В деяких рослин у різні сезони утворюються зовсім різні за будовою листки, які опадають зі зміною сезону. Наприклад, у період року, коли у ґрунті достатньо води, деякі чагарники пустель в Ізраїлі (зокрема, *Teucrium polium*) утворюють сильно розсічені листки з тонкою кутикулою. Коли ж настає посушливий сезон, ці листки змінюють інші — більш дрібні, шкірясті, і нерозсічені, які, в свою чергу, опадаючи, часто густо залишають після себе лише зелені колючки та шпичаки. Таким чином, тут у листяному покриві спостерігаємо *послідовний* (тобто такий, який реалізується не одночасно, а за ходом вегетаційного сезону) *поліморфізм*; листки одного типу змінюють листки іншого типу — з меншими фотосинтетичною активністю, водопроникністю.

4.3.4. РОЗСЕЛЕННЯ

Живі істоти, в які б вони не входили “популяційні об’єднання”, мають здатність до переміщення з одного місця на інше. Це роблять не лише швидкокрилі птахи, але й, здавалось би, нерухомі молюски і навіть “прикорені” до ґрунтового субстрату рослини, розсилаючи у всі кінці повітрям, водою, за допомогою тварин і, що сьогодні надзвичайно поширено, за участю людини своє насіння.

Так відбувається процес розселення—переселення видів за межі свого ареалу, що приводить до заселення нових ділянок, тобто *натуралізації*, яка виявляється в здатності рослин і тварин *приживатись і давати потомство в нових для них природних біоценозах*.

Під розселенням найчастіше розуміють віддалення одних особин від інших шляхом активного або пасивного переміщення, виділяючи декілька його видів: а) віддалення насіння рослин або личинок морських зірок одне від одного і від своїх родичів; б) перебігання полівок з однієї ділянки луку чи пасовища на іншу (при цьому на старому місці залишаються “осілі” особини, а втрата поновлюється за рахунок перебігання інших полівок у протилежному напрямку); в) розліт пов’язаних із сушею птахів на сусідні острови архіпелагу в пошуках належних умов існування (або поширення тлі по змішаному деревостану і різнотрав’ю в пошуках потрібної рослини),

М. Бігон, Дж. Харпер і К. Таунсенд звертають особливу увагу на проблему демографічного значення розселення, на фактори, які стримують ці процеси. Коротко зупинимося на них, особливо на окремих цікавих прикладах. Що таке розселення — втеча чи відкриття? Передусім розселення полягає в тому, що особини залишають безпосереднє оточення своїх родичів і сусідів, розріджуючи скупчення і вирішуючи тим самим проблему перенаселення. Особина немовби втікає у пошуках нового місця. Однак, як наголошують автори, це не просто “втеча”, але одночасно і пошук, і, врешті-решт, відкриття. Розрізняють два типи такого “пошукового” розселення: 1) коли особини відвідують і “обстежують” інші ділянки, а потім повертаються в одну з них (зрозуміло, найпридатнішу) і там залишаються назавжди; 2) коли особини відвідують одне місце за іншим, а потім просто зупиняються, не “повертаючись” на старе. В межах останнього типу розселення розрізняють випадки, коли зупинки підвладні і не підвладні переселенню. Наприклад, поширення насіння рослин має “дослідницький” характер, хоча від самого насіння зовсім не залежить, потрапить воно чи не потрапить в сприятливі умови. Розселення ж тварин підпадає під будь-яку з наведених вище категорій, причому вони добре знають, на якому придатному варіанті їм зупинитися. Наприклад, тля (навіть крилата) не може протистояти панівному вітру, проте злетіти з того місця, де вона народилась, або ж випасти з повітряного потоку вона може. Тля перелітає на невеликі відстані, а отже, “відкриває” кращі місця, образно кажучи, зі своєї волі.

Розселення типу “відкриття” трапляється доволі часто. Один з таких прикладів ілюструє рис. 4.21, де зображена карта Великобританії із зазначенням тих місць, в яких в останні тижні літа побували молоді

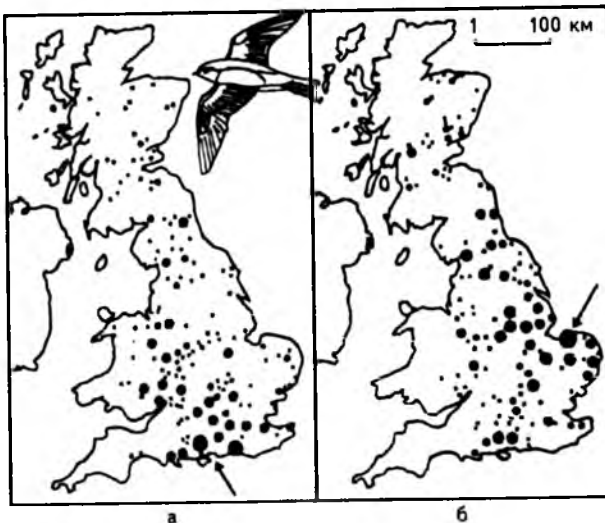


Рис. 4.21. Розселення ластівок-берегівок, що покинули гнізда (*Riparia riparia*). Стрілками вказано місцезнаходження двох гніздових колоній на території Англії: а — Чичестер; б — Фенланд.

ластівки, що залишили родинні гнізда. Спочатку вони розлітаються в різні боки, щоби потім зустрітися і гуртом відлетіти на південь. Навесні вони повернуться в рідні місця. Характерно, що 55% ластівок, які дожили до повернення, звили гнізда близько від своєї рідної колонії, 87% — не далі 10 км і лише 2% — на віддалі понад 100 км від неї.

Пасивне розселення сушею і повітрям спостерігається у вигляді “насінневого дощу”. Повітряний простір з його течіями є простором пасивного переміщення насіння багатьох видів рослин. Однак не лише крилатки клена підвладні повітряним потокам: восени перелітають на значні відстані павуки, тримаючись за своє павутиння, як за стропи парашута. Лісівники, знаючи напрям панівних вітрів, нарізають лісосіки з таким розрахунком, щоб вітер міг занести на зруби насіння сосни чи бука. Справді, на землю з повітря падає насіннєвий дощ, несучи нове життя в нові місцезростання.

В природі поширене розселення “силоміць” за допомогою активного носія. Насіння багатьох трав’яних рослин, які ростуть у нижніх ярусах лісу, мають колючки або шпичаки (гачки), що підвищує вірогідність пасивного поширення насіння ссавцями, які переносять його за допомогою шерсті. Відомими транспортувальниками насіння є птахи, які поїдають привабливі соковиті плоди, розсівають потім насіння разом зі своїм послідом.

Пасивними способами розселення користуються і окремі тварини. Наприклад, кліщі, як правило, сідають на молодого жука, який щойно вийшов з лялечки, і злязять з нього тоді, коли той перебрався на нову купу гною. Пасивне розселення течією води поширене в основному в комах, личинки яких переносяться товщею води. Таке розселення називають ще “дрейфом”.

Демографічне значення розселення, як важливого демографічного процесу, заслуговує на підвищену увагу екологів. Наприклад, інтенсивне розселення колорадського жука в Європі в середині нашого століття завдало значної шкоди сільському господарству.

Спостерігається активне й пасивне занесення тварин людьми із найрізноманітніших кліматичних зон у міські острівні місцезростання (склади, теплиці, будинки, культури кормових рослин, озеленення).

На відміну від рослин, точний час завезення і походження тварин не завжди відомий. Давно, наприклад, оселився в Європі американський тарган *Periplaneta americana*. Лише в 1959 р. в Центральній Європі помітили завезеного з Японії жука-водолюба *Cryptopleurum sultilae*, який, напевно, зараз поширюється.

Одним із способів розселення є *інвазія*, або *експансія* виду, тобто *заселення особинами певного виду нових територій, які не були до цього зайняті його популяцією*. Це розширення ареалу, зайнятого видом. Прикладом інвазії можуть бути спалахи хвороб, таких, як грип. У 1918 р. ця хвороба, яка переносилась вірусом грипу, охопила всю Європу, обминувши лише Гренландію і Лабрадор, забравши понад 10 млн життів, тобто більше, ніж п’ятирічна перша світова війна.

Виділяють два джерела екологічної інвазії: перше — континентальна ізоляція з часів крейдяного періоду, яка унеможливила оптимальне використання екологічних умов певного біологічного виду; друге — інтенсивний розвиток комунікацій на планеті.

4.4. ВЗАЄМОДІЯ ОРГАНІЗМІВ ВСЕРЕДИНІ ПОПУЛЯЦІЇ І ЗА ЇЇ МЕЖАМИ

4.4.1. ВЗАЄМОДІЯ ЯК ДВИГУН ДИНАМІКИ ПОПУЛЯЦІЙ

Динамізм популяції, який є запорукою життєдіяльності і життєздатності організмів, проявляється у взаємодії окремих особин як всередині власної популяції, так і з особинами інших популяцій. Розглянемо чотири процеси, які включають взаємодію між організмами, породжуючи природний відбір: конкуренцію, хижацтво, паразитизм і мутуалізм.

“Вірогідно, — пишуть М.Бігон, Дж.Харпер і К.Таунсенд, — вплив хижаків відіграє суттєву роль в еволюції їх жертв, а паразити впливають на еволюцію своїх господарів”. Як передбачив Ч.Дарвін, якщо процес еволюції є значною мірою наслідком взаємодії між організмами, тобто між хижаками і жертвами, паразитами і господарями, між організмами, які приносять взаємну користь, і між конкурентами, то можна очікувати, що екологічні й еволюційні процеси переплетені якнайтісніше.

Вивчаючи біотичні фактори, подані в третьому розділі, ми вже розглядали взаємодію як фактор середовища. Тепер нас цікавить це явище з еколого-популяційних позицій. Взаємодія живих організмів є своєрідним двигуном динамічного розвитку популяцій, а його пальним, зрозуміло, є біотичні й абіотичні ресурси.

4.4.2. КОНКУРЕНЦІЯ

Наведемо два визначення конкуренції, сформульовані американцями Р.Уіттекером і Р.Ріклефсом. “Конкуренцією, — пише Уіттекер, — вважаємо ситуацію, коли дві особини або дві видові популяції не мають достатньої кількості ресурсу середовища. Використання ресурсу однією особиною або одним видом зменшує споживання його іншою особиною або іншим видом, ріст і виживання визначаються нестачею цього ресурсу (вплив конкуренції можуть відчувати відразу обидва види)”. Р.Ріклефс додає: “Конкуренцію можна визначити як використання якогось ресурсу (їжі, води, світла, простору) якимось організмом, який тим самим зменшує доступність цього ресурсу для інших організмів. Якщо конкуруючі організми належать до одного виду, то взаємовідносини між ними називають *внутривидовою конкуренцією*, якщо ж вони належать до різних видів, то їх взаємовідносини називають *міжвидовою конкуренцією*”.

цією. В обох випадках ресурс, який споживається однією особиною, не може бути використаний іншою особою”.

Дійсно, коли лисиця спіймає кролика, то для інших лисиць з популяції хижака стає однією порцією корму менше, причому не лише для лисиць, але й для рисі, яструбів та інших хижаків, які також хочуть вполювати кролика. Отже, обидва визначення базуються на одній концепції: *внутривидова і міжвидова конкуренція призводить до збіднення якогось ресурсу, незалежно від того, хто його споживає*. В умовах степового лісорозведення лісівники зустрічаються з жорсткою конкуренцією за вологу, в якій часто перемагають не дерева, а трав'яні види, що веде до висихання лісонасаджень. Згодом у цій конкурентній боротьбі гинуть і окремі трав'яні види, які не можуть діставати вологу із нижчих горизонтів.

4.4.2.1. Внутривидова конкуренція

Розрізняють чотири осовні ознаки внутривидової конкуренції. По-перше, при внутривидовій конкуренції ресурс, за який особини борються, має бути обмеженим. У зв'язку з цим створюється ситуація для *експлуатаційної й інтерферентної* конкуренції. Перша полягає в тому, що всі особини одночасно експлуатують ресурси, але кожна з них використовує те, що залишилося від конкурента. У другому випадку одна особина не дає іншій зайняти існуюче місцезростання і використати її ресурси.

Першу форму конкуренції називають *жорсткою*, а другу — *суперництвом*. Приклад жорсткої конкуренції — це експеримент із зеленою падальною мухою, коли при досягненні певної граничної щільності особин культура повністю гинула. Суперництво можна проілюструвати на прикладі закладки гнізд: на наявні 100 дупел, які є в лісі, претендує 200 пар дуплогніздувальних птахів. Отже, сто пар птахів не зможуть влаштувати гнізд і не дадуть потомства. Другий можливий варіант — еміграція на іншу територію. Цю форму конкуренції називають ще *ідеальною*, або *безкомпромислою*. По-друге, конкуруючі особини одного і того ж виду не є рівноцінними. Наприклад, сильний ранній росток може затінити низькорослий екземпляр, який з'явився раніше.

По-третє, вплив конкуренції на будь-яку особину тим сильніший, чим тісніша взаємодія конкурентів. Отже, слід вважати, що наслідки внутривидової конкуренції залежать від щільності.

По-четверте, кінцевим наслідком конкуренції є зменшення вкладу особини в наступне покоління, тобто порівняно з тим вкладом, який міг би бути зроблений за відсутності конкурентів. Виходячи з цього положення будують прогностичні моделі розвитку популяції.

Всі ці ознаки внутривидової конкуренції, виявлені в процесі довготривалих спостережень в природі і лабораторіях, підтверджують думку Ч. Дарвіна про гостроту боротьби за існування, оскільки вона не тільки постійно загрожує життю багатьох особин, але й призводить до повної загибелі популяції через загальне пригнічення усіх особин.

Для того щоб зрозуміти складний механізм внутривидової конкуренції, доводиться вивчати умови середовища і його ресурси, які є гарантом довготривалого і благополучного існування популяції, зростання її продуктивності та постійного відтворення. А тому йдеться про вивчення екологічної ніші популяції.

Термін *екологічна ніша* був уперше вжитий американцем Д.Грінне-лом у 1917 р. при характеристиці місцезростання пташки пересмішника (*Toxostoma redivivum*) — мешканця заростей чагарника чаппаралі. Згодом у 1933 р. його співвітчизник Ч.Елтон дав нове визначення цього поняття: *екологічна ніша являє собою не лише певні умови середовища, але й спосіб життя і спосіб добування їжі*. За образним висловлюванням Ю.Одума (1975), місцезростання — “адреса” організму, а екологічна ніша — його “професія”.

В 1952 р. англійський еколог Дж.Хатчинсон увів поняття *багатовимірної ніші*, під якою розумів систему з багатьма координатами екологічного простору в екосистемі, де проживає і відтворює себе особина (або популяція). Американський еколог Е.Піанка (1981) визначає *екологічну нішу як загальну суму адаптацій організмової одиниці до певного середовища*. Як і у випадку терміна “середовище”, ми можемо говорити про нішу особини, популяції або виду. Різниця між оточуючим середовищем і нішою організму полягає в тому, що цей термін відбиває здатність організму засвоювати своє середовище і вказує шляхи його фактичного використання.

Тривале вивчення і аналіз екологічних ніш різних популяцій дали змогу виділити два типи — *фундаментальний* (передконкурентний, або потенційний) і *реалізований* (постконкурентний, або фактичний). Фундаментальна ніша графічно зображається як паралелепіпед (рис.4.22), сторони якого є одночасно межами толерантності виду до деяких екологічних факторів ($x_1, x_2, x_3, \dots, x_n$). Спрощена “періодична таблиця ніш” для наземних організмів зображена на рис.4.23,а, спеціалізація ніш болютих птахів — на рис.4.24.

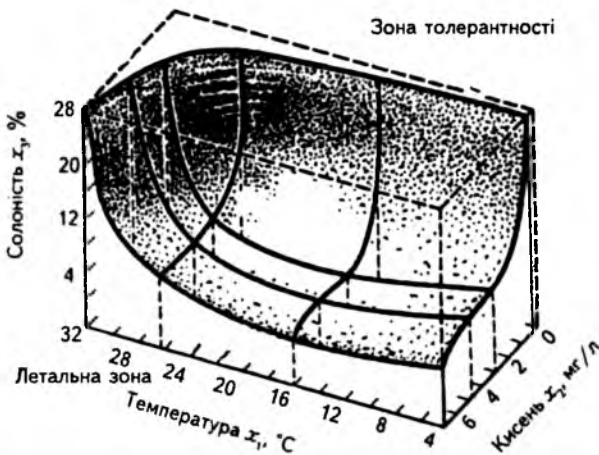


Рис. 4.22. Фрагмент власної ніші омара *Homarus* в тривимірному просторі екологічних факторів (x_1, x_2, x_3) за координатами:
 x_1 — температура;
 x_2 — вміст кисню;
 x_3 — солоність.

Кормові ніші

	Первинні продуценти	Травоїдні	М'ясоїдні
Континуум $r \rightarrow K$ -відбору	Однорічні рослини	Гусениці Тлі Личинки мух Дорослі метелики	Богомоли Стрекози
	Чагарники	Лемінги Білки крилани	Дрібні куницеви
	Багаторічні рослини (головним чином дерева)	Олень Антилопа Бізон Папуги	Пуми Вовки Соколи Орли

Рис. 4.23. Спрощена "періодична таблиця ніш" для наземних організмів з прикладами. Переривчасті діагональні лінії розділяють рослинної або м'ясоїдних тварин, які використовують або двовимірний, або тривимірний простір. Подібні класифікації, мабуть, можна з успіхом будувати і на основі багатьох інших вимірів ніш, наприклад часу активності.

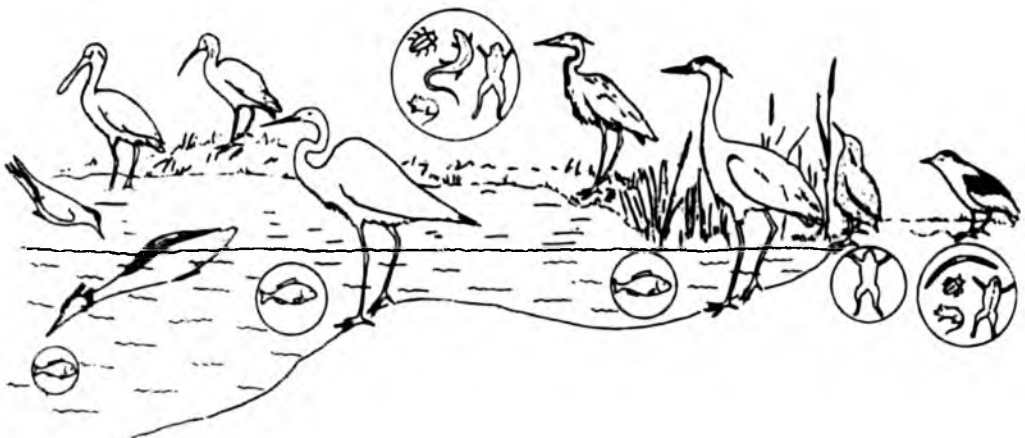


Рис. 4.24. Спеціалізація ніш болотяних птахів на обмеженій ділянці поверхні.

Розрахунок багатовимірної ніші вимагає великої кількості даних, які в природних умовах, враховуючи їх взаємозалежність, полікоординатність, нелегко одержати. Тому в екології часто використовують часткові ніші, в яких беруть до уваги лише окремі фактори середовища (наприклад, у відомій едафічній сітці П.С.Погребняка родючість ґрунту і його вологість). Розрізняють трофічні, едафічні, гідрологічні, математичні та інші види ніш. В одних організмів (стеноеків) вони вузькі (вільха чорна вимагає не лише більш родючих і зволжених ґрунтів, але й проточної води), в інших (евріеків) — широкі (сосна, яка трапляється як піонерний вид на бідних дюнних пісках і в багатих едафічних умовах судібров).

Поняття екологічної ніші стосується не лише популяції, але й конкретного організму. Це особливо видно на прикладі впливу щільності популяції на її динаміку, що часто спостерігають лісівники. Надмірна густина самосіву під пологом насадження чи сіянців у розсаднику призводить до того, що окремим особинам, особливо генетично слабшим або таким, що ростуть у дещо гірших умовах, не вистачає простору, поживних речовин чи світла.

Зазначимо, що кожна рослина для нормального забезпечення потреб розвитку вимагає певного ростового простору, величина якого залежить від виду, віку рослини і якості умов місцезростання. А.К.Каєндер ще у 20-х роках з'ясував, що сосна у фінських лісах у 50 років вимагає 2 м², у 75 — 3,8 м², у 124 — 11 м², а у віці 150 років — 15 м² простору росту. В умовах більш суворого клімату цей самий вид вимагає більшого простору, ніж у м'якшому. Надмірне загущення рослин зумовлює гостру внутривидову конкуренцію, що відбивається в цілому на рості і розвитку дерев (див. рис.3.31) і призводить до можливого випадання з популяції особин, які виявляються нежиттєздатними.

Класифікація Крафта, — писав видатний російський лісівник-еколог Г.Ф.Морозов ще на початку ХХ ст., — свідчить про якесь нове явище, про якусь, очевидно, боротьбу за існування, яка відбувається між деревними рослинами у лісі через ґрунтову поживу і т.п. У нашому прикладі деревця гинуть через нестачу світла, вологи та інших подібних причин не тому, що світла, вологи, ґрунтової поживи було мало взагалі, а тому, що інші сильніше розвинуті організми, які перебувають поряд, забирають світло, вологу, ґрунтову поживу і т.п.

Внутривидову конкуренцію в особин можна розрахувати за допомогою рівняння Йоди, де середню масу і площу на одну особину знаходимо таким чином:

$$w = Cd^{3/2} = C/d^{3/2}, \quad d = 1/a, \quad (4.5)$$

$$y = wd = \frac{C}{\sqrt{d}}. \quad (4.6)$$

Середня величина, яка припадає на одну віддаль (a), обернено пропорційна щільності (d); середня маса на одиницю площі (y) є середньою масою рослини (w), помноженою на щільність; C — константа.

Для видів, які належать до експлуатаційного типу конкуренції, або конкуренції захоплення (*scramble competition*), наслідки зростання чисельності популяції можуть зумовлювати збільшення смертності через зупинення росту особин. Оскільки деякі тварини у дорослому віці мають фіксовані розміри тіла (туфелька), то для них ємність середовища може впливати головним чином на кількість особин, а не на їх розміри.

Розмір тварин, якщо вони мають невизначений ріст, який не зупиняється ще й у віці статевої зрілості (риби), визначається запасами корму. Якщо в першій ставок — говорить Р. Уїттекер, — випустити 100 мальків, а в другий 50, то розміри риби в першому можуть бути невеликими, тоді як у другому — у два рази більшими. Однак загальна маса риби може бути майже однаковою в обох ставках. Розміри рослин ще більше пристосовані до конкуренції за ресурси, які вони споживають. Із двох дерев одного виду і віку одне, яке росло весь час в затінку, у 100 років може бути завтовшки 5 см, а те, що виросло в умовах достатнього світла, — 50 см.

Здатність рослин змінювати розміри, — підкреслює Р. Уїттекер, — створює вірогідність парадоксальних наслідків конкуренції — зменшення щільності популяції зі збільшенням ресурсу середовища. Наприклад, у теплиці на двох ділянках однакової площі висіяно однакову кількість насіння. Перша ділянка отримує добрив у два рази більше, ніж друга. Рослини на краще удобреній ділянці ростуть швидше і мають більші розміри, а найрозвинутіші серед них особини виявляються сильними конкурентами (за світло, воду, поживні речовини) для тих, що ростуть повільно. Смертність при цій конкуренції захоплення висока, і до стадії зрілості доживає лише невелика кількість крупних рослин. Щільність і середня маса рослини пов'язані між собою експоненційною, або логарифмічною, залежністю. Середня площа, яка припадає на одну рослину (і обернено пропорційна щільності), змінюється як квадрат лінійних розмі-



Рис. 4.25. Щільність і середня маса рослин. Вплив конкуренції показало для популяції *Erigeron canadensis*, що вирощені на ґрунтах з п'ятьма рівнями родючості (від високого H до низького L), створених шляхом внесення добрив N-P-K-Mg у співвідношенні 5:4:3:2:1. Обидві осі логарифмічні.

рів, таких, як діаметр або висота, тоді як середня маса рослини змінюється як куб лінійних розмірів. Виявляється, — підкреслює Р.Уїттекер, — середня маса рослини змінюється як ступінь $3/2$ від середньої площі на одну рослину, або як ступінь $3/2$ від величини щільності, що бачимо з рівнянь (4.5) і (4.6). Зміна щільності і маси рослин при п'яти рівнях родючості ґрунтів показані на рис.4.25. На графіку із логарифмічним масштабом на обох осях щільність і середня маса рослин у стадії стиглості, розміщених на п'яти ділянках, представлені прямою лінією із нахилом, близьким до $3/2$.

Внутривидова конкуренція має чимало негативних наслідків: вона не лише збіднює ресурси, що супроводжується затримкою в рості або збільшенням смертності, але й призводить до токсикації (інтоксикації) навколишнього середовища, самоагресії або канібалізму, соціальної та репродуктивної нездатності. В цій ситуації популяція може збільшуватися доти, доки її чисельність не стає надмірною.

4.4.2.2. Міжвидова конкуренція

Еволюція кожної окремої популяції відбувалася у взаємодії з іншими популяціями, з якими вони утворювали певні угруповання. Одновидове угруповання може існувати лише в ідеальній ізоляції від зовнішнього світу і, мабуть, не довго. Життєвий потенціал виду, який дожив до наших днів, сформувався в процесі тривалої міжвидової боротьби за існування. Конкурентні стосунки є одним з найважливіших механізмів регулювання видового складу кожного угруповання, просторового розміщення видів та їх чисельності.

✓ Американські вчені Е.Піанка (1981), А.Лотка (1922) і В.Вольтерра (1926, 1931) були першими, хто розробив порівняно міцну, хоч і дуже спрощену, теоретичну основу вивчення конкуренції. Їхні рівняння конкуренції сильно вплинуло на розвиток сучасної екологічної теорії і є позитивним прикладом математичної моделі важливого екологічного явища. Крім того, це рівняння дало поштовх розробці декількох інших дуже корисних понять, які концептуально з ними не пов'язані (поняття коефіцієнтів *конкуренції*, *матриць угруповань* і *дифузної конкуренції*).

Розглянемо рівняння конкуренції Лотки–Вольтерра. Це, по суті, видозмінене відоме вже нам логістичне рівняння Верхлюста–Пірла, причому обидва базуються на однакових припущеннях. Проаналізуємо це рівняння.

Конкурують два види, які характеризуються величинами щільності N_1 , N_2 і мають в разі відсутності один одного граничну щільність насиченості K_1 , або K_2 . Логістичне рівняння для виразу змін щільності (N) у часі:

$$\frac{dN}{dT} = rN \cdot \left(\frac{K - N}{K} \right). \quad (4.7)$$

Нехай кожен з видів 1 і 2 мають свою швидкість росту (r_1 і r_2) і граничну чисельність (k_1 і k_2), а коефіцієнти конкуренції (a_1 і a_2) характеризують вплив одного виду на інший, тоді

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \cdot \left(\frac{K_1 - N_1 - a_1 N_2}{K_1} \right); \quad (4.8)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \cdot \left(\frac{K_2 - N_2 - a_2 N_1}{K_2} \right). \quad (4.9)$$

Результати кожної реакції визначаються значенням коефіцієнта конкуренції і граничної чисельності:

$$a' < k^1 / k \quad a > k^1 / k^1 \text{ (виживає тільки вид (4.8));} \quad (4.10)$$

$$a' > k^1 / k \quad a < k^1 / k^1 \text{ (виживає тільки вид (4.9));} \quad (4.11)$$

$$a' > k^1 / k \quad a > k^1 / k^1 \text{ (виживає або перший, або другий вид);} \quad (4.12)$$

$$a' < k^1 / k \quad a < k^1 / k^1 \text{ (виживають обидва види).} \quad (4.13)$$

Як бачимо, рівняння не приводять до єдиного висновку і свідчать, що різні наслідки конкуренції залежать від співвідношень a^1 , a^2 , k^1 , k^2 . Із чотирьох можливих варіантів три передбачають, що один із видів буде згасати. Останній випадок (4.13) цікавіший: два види можуть вижити при сумісному урівноваженому існуванні. Це трапляється у випадку роздільного вирощування видів у культурі, де один вид лімітується лише своєю власною внутривидовою конкуренцією в одній частині культури, а інший, поряд, своєю (наприклад, шкілка дерев чи чагарників). У цьому випадку можлива стійка конкуренція, оскільки види поділяють простір культури між собою таким чином, що кожен з них вдало конкурує у своїй власній частині культури.

Між рослинами і тваринами існують дві відміни, які мають велике значення для вивчення конкуренції. По-перше, лише в незначній кількості рослин період генерації триває менше року, тому у багатьох випадках екологи рослин не мають можливості здійснювати тривалі експерименти, які б дали змогу продемонструвати конкурентне виключення. По-друге, на ріст і виживання рослин великий вплив мають різноманітні умови, в яких вони живуть. Наприклад, в умовах великої скупченості ріст рослин сповільнюється, і вони не досягають повного розвитку, хоч і можуть продукувати насіння. На відміну від цього популяції тварин звичайно відповідають на перенаселеність підвищенням смертності і затримкою росту.

Основою для спостережень конкурентних стосунків можуть служити три пробні моделі, які описують: 1) *недосконалу конкуренцію*, коли міжвидова конкуренція є лімітуючим фактором, але не веде до повної елімінації (усунення) одного з конкурентів з арили взаємодії; 2) *досконалу конкуренцію*, описану моделями Гаузе і Лотки-Вольтерра, коли один вид поступово елімінується в процесі конкуренції за загальний ресурс; 3) *наддосконалу конкуренцію*, коли ефект подавлення дуже силь-

ний і проявляється негайно, наприклад, під час виділення антибіотиків (алелопатія). Наочним прикладом такої “надсильної” конкуренції може бути також хижацтво.

Для кращого розуміння міжвидової конкуренції варто зупинитися на таких поняттях, як співіснування і конкурентне виключення, екологічне заміщення видів, екологічна компресія і вивільнення, співіснування і розподіл ресурсів, а також еволюційна дивергенція.

Співіснування і конкурентне виключення — одне з надзвичайно цікавих і слабо вивчених екологічних явищ. Дослідження їх в польових умовах і в лабораторії дають протилежні дані про природу. Спостерегаючи за життям рослинного і тваринного світу, ми частіше стаємо свідками того, як співіснують види, а не як вони борються за існування. На Шацьких озерах, що на Волині, поряд плавають зі своїми виводками кілька видів крижнів, дикі гуси, лебеді, які живляться рибою. В свіжій грабовій бучині на Розточчі поблизу Львова живуть поряд, співіснуючи, 19 видів дерев, 24 чагарників і чагарничків, 72 трав'яних рослин. Насправді це далеко не так: конкурентна боротьба за використання ресурсів, а отже, за існування точиться безперервно, але в природі вона не так помітна, як в умовах лабораторії.

Г.Ф. Гаузе першому вдалося в лабораторії створити умови для співіснування двох схожих видів, правда, використовуючи одне і те ж поживне середовище. Культуру двох видів туфельок вирощували в двох варіантах (рис.4.26): види жили порізно і сумісно. В першому випадку (А) перша і друга туфельки (*Paramecium aurelia*, *P. caudatum*, *P. bursaria*) розмножувалися і підтримували постійну чисельність попу-

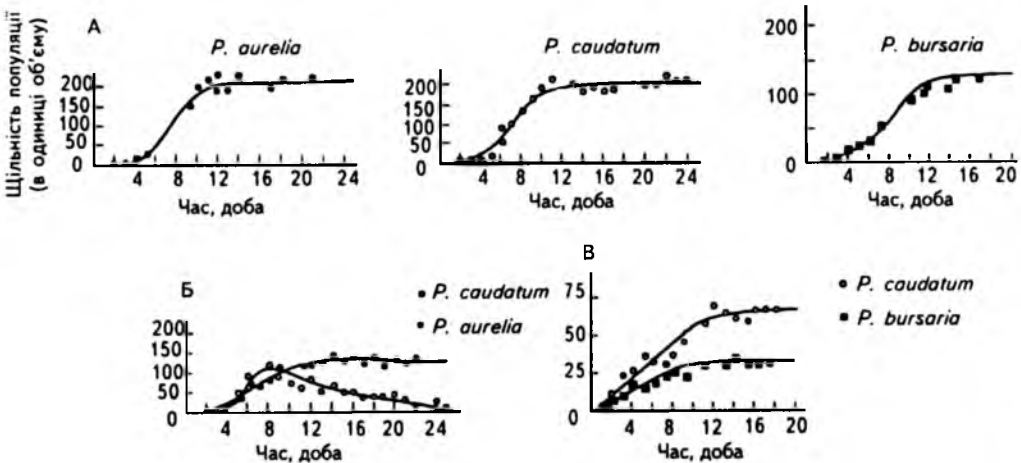


Рис. 4.26. Конкуренція у *Paramecium*:

А — в монокультурі *P. aurelia*, *P. caudatum* і *P. bursaria* розмножуються і підтримують постійну чисельність популяції. Б — при сумісному вирощуванні *P. aurelia* витісняє *P. caudatum*.

В — при сумісному вирощуванні *P. caudatum* і *P. bursaria* співіснують, але при більш низьких рівнях щільності, ніж в монокультурі. (Дані з роботи Gause, 1934; за Clapham, 1973).

ляції. При сумісному вирощуванні (Б) *P. aurelia* витісняла *P. caudatum*. При сумісному вирощуванні (В) *P. caudatum* і *P. bursaria* співіснують, але при нижчих рівнях щільності, ніж у монокультури.

Згодом аналогічні дослідження Г.Ф.Гаузе здійснив і з борошняним хрущиком (*Tribolium*). Ці дрібні жуки весь свій життєвий цикл можуть завершити у банці з борошном, яка служить для них одночасно і місцем зростання, і кормом для личинок та імаго. Коли в це однорідне середовище помістили два різних види хрущика, то виявилось, що один з них переміг і успішно розвивається, витіснивши іншого.

Результати лабораторних експериментів з конкуренції привели до формулювання принципу конкурентного виключення, який ще називають законом Гаузе: *два види не можуть співіснувати, якщо вони залежать від одного і того ж лімітуючого середовища*. Підкреслюємо — лімітуючого середовища, оскільки лише ті ресурси, які лімітують ріст популяції, можуть створювати основу конкуренції.

Екологічне заміщення видів. Приклад з мучним хрущиком дає можливість простежити ще одне цікаве явище — екологічне заміщення видів. Коли два види цього жука (*T. costaneum* і *T. coninum*) вирощувати разом у пшеничному борошні, то при невисокій температурі і низькій вологості *T. costaneum* витісняє *T. coninum*, а в теплому і вологому середовищі *T. costaneum* сам виявляється витісненим. Отже, вид може проявити конкурентну здатність в субоптимальних умовах; наслідок конкуренції не залежить від того, як функціонує даний вид в умовах відсутності конкуренції, а визначається відносною продуктивністю видів при сумісному вирощуванні. На користь такого висновку свідчить той факт, що вид, який перемагав у конкуренції при будь-яких поєднаннях температури і вологості, не завжди виявлявся найпродуктивнішим, коли його вирощувати в ізоляції при тих же умовах.

Конкуренція пов'язана зі специфічною взаємодією між видами, яка рідко проявляється при окремому спостереженні за кожним з них. Прикладом цього явища може служити сумісне і роздільне зростання двох видів дуба — звичайного (*Quercus robur*) та скельного (*Q. petraea*). В свіжих типах можна побачити ці два види поряд, в сухих типах, особливо з кам'янистою підстилаючою породою, дуб звичайний заміщається дубом скельним.

Екологічне вивільнення й екологічна компресія — явища, протилежні за своїм змістом. Екологічне вивільнення полягає в усуненні конкурента і одержанні таким чином додаткових ресурсів. Чимало прикладів екологічного вивільнення одержано лісівниками, які вивчали вплив рубок догляду на формування якісної деревини. Вилучаючи особини, які відстали в рості, а також “небажані” види, створюємо сприятливі умови (освітлення, вологості, мінеральної поживи) для “бажаних” видів.

Екологічна компресія зумовлена введенням конкурента. Явища екологічної компресії часто спостерігаються на віддалених від материка островах з їх обмеженим видовим складом як рослин, так і тварин. Коли сюди потрапляють види, які були витіснені з материка, вони швидко

адаптуються до нових умов місцезростання з незначною різноманітністю конкурентів і швидко поширюються (кролі і кактуси в Австралії).

Співіснування і розподіл ресурсів. У попередніх варіантах конкуренція розглядалася як виключення і успіх, елімінація і виживання, переваги і подавлення. Цими термінами описуються процеси, які спостерігались в угрупованнях у минулому, тоді як співіснування — стан, який маємо сьогодні. Упродовж десятиріч екологи вивчають умови, необхідні для співіснування видів. Математичний аналіз міжвидової конкуренції свідчить, що якщо даний вид обмежує своєю чисельністю популяції іншого виду, і навпаки, то між такими двома видами можливе співіснування. Ці умови виконуються у тому випадку, якщо кожний вид використовує дещо інший ресурс, ніж інший. Відомо, що види уникають екологічного перекриття, розподіляючи між собою наявні ресурси відповідно до їх розмірів і форми, хімічного складу, місця, де вони трапляються, а також їх сезонності.

Як бачимо, наслідок конкуренції значною мірою залежить від того, як конкуруючі види використовують (вдало чи невдало) надзвичайно неоднорідне середовище, яке переважно складається з окремих ділянок ("плям") зі сприятливими і несприятливими умовами. Стійкість до несприятливих умов дає можливість окремим видам знаходити поживу в той час, коли інші гинуть. Конкуруючі види, як правило, не трапляються в одному місцезростанні і поділяють між собою не лише кормові ресурси, але й простір. Наприклад, кожен із п'яти видів американських славок (*Dendroica*), які гніздяться в американському штаті Мен, годується на різних частинах дерев і характеризується деякими відмінностями відшукування комах серед гілок і листя (рис.4.27).

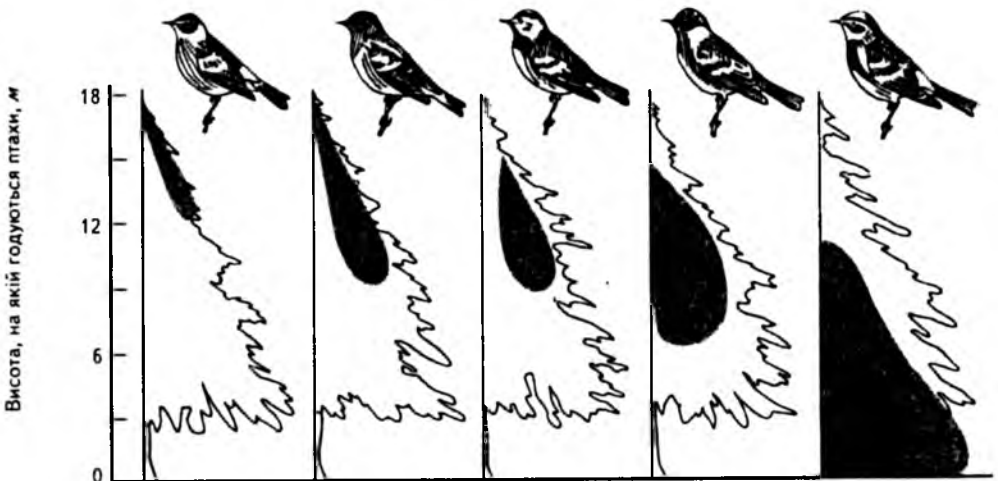


Рис. 4.27. Локалізація місць годування п'яти видів американських славок (*Dendroica*) у смрекових лісах штату Мен.

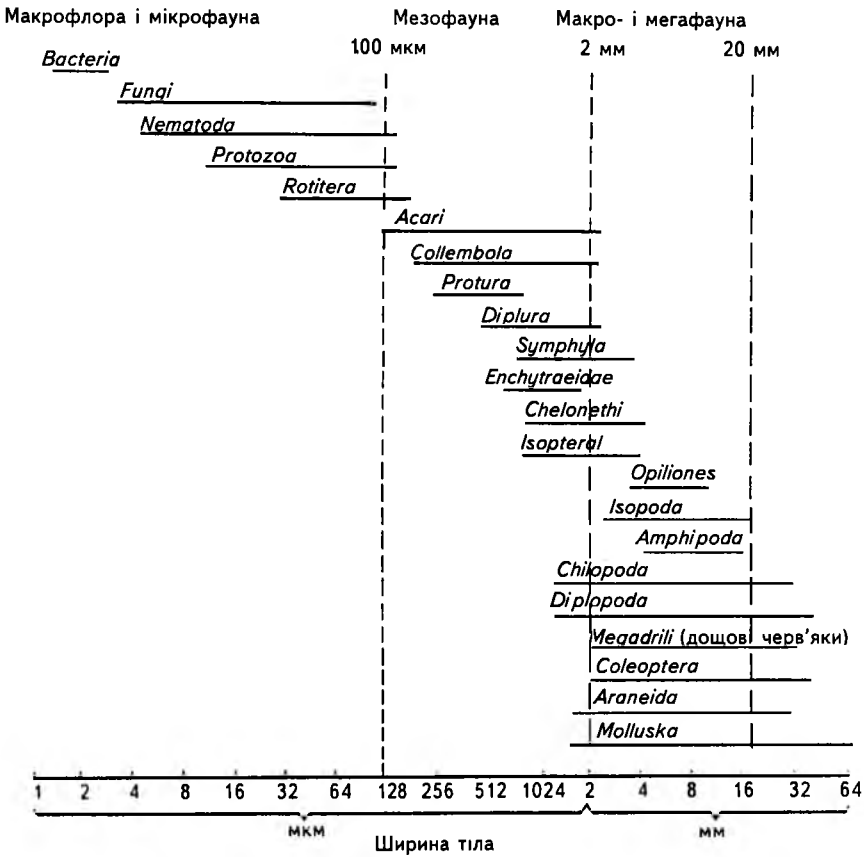


Рис. 4.28. Класифікація організмів за шириною тіла із харчових мереж наземних редуцентів. Повністю хижаками є такі групи: *Opiliones* (сіпокощі); *Chilopoda* (багатоніжки); *Araneida* (павуки).

Важливим засобом “заспокоєння” лімітуючої конкуренції, яка врешті-решт переходить у співіснування, є кормова спеціалізація, яка часто базується на розмірах жертви: більший хижак поїдає більшу жертву, менший — меншу (рис.4.28, 4.29).

Англійський еколог Д.Лек (1971) описав співіснування п’яти видів синиць у широколистяних лісах поблизу Оксфорда і дійшов висновку, що протягом більшої частини року вони відокремлені із-за розділеності їхніх кормових ділянок, відміни в розмірах комах і міцності насіння, яким вони живляться. Екологічна відокремленість пов’язана з відмінністю в масі синиць, розмірах і формі дзьоба. Незважаючи на подібність синиць (рис.4.30), кожний вид по-різному використовує свої кормові ресурси. Велика синиця годується переважно на землі, поїдаючи комах довжиною понад 6 мм, лісові горіхи, жолуді, насіння пшениці, букові горішки. Болотяна гаїчка тримається вище, ніж велика синиця, але нижче голувої синиці, годується у чагарнику, в нижніх ярусах дерев і на траві ко-

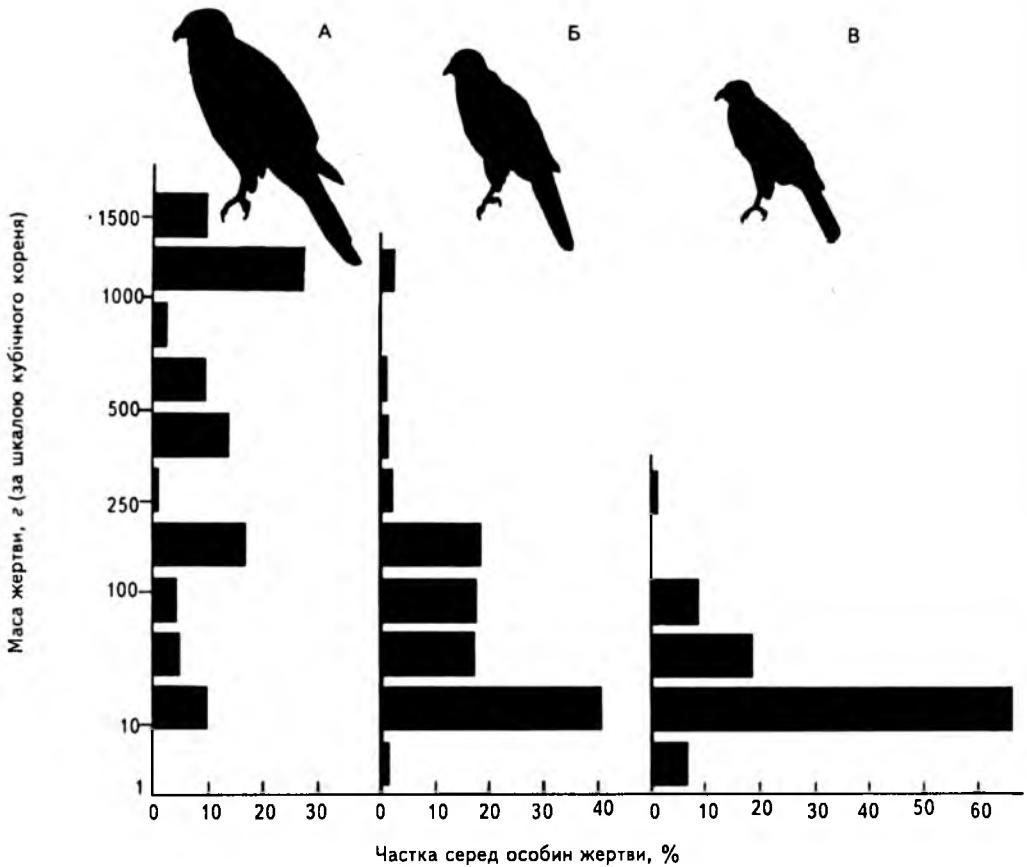


Рис. 4.29. Відмінності у величині жертви, яку поїдають три поширені види яструбів (*Accipiter*), пристосовані до полювання за дрібними птахами та ссавцями: А — тетере- в'ятник (*A. gentilis*); Б — яструб (*A. cooperi*); В — смугастий яструб (*A. striatus*).

махами розміром 3–4 мм, насінням лопуха, бруслини, жимолості та кислиці. Вертка невелика голуба синиця годується переважно в кронах дубів, оскільки мала маса та спритність дають їй змогу втримуватися на дрібних гілочках і листках. До її раціону входять комахи, розміри яких звичайно не перевищують 2 мм. Вона дістає їх з-під кори. Як правило, голуба синиця не живиться насінням (за винятком березового). Московка, на відміну від лазорівки, тримається частіше всього великих гілок дуба або ялини, які відходять від стовбура. Живиться переважно комахами довжиною менше 2 мм. І нарешті, буроголова гаїчка, яка дуже подібна до болотяної гаїчки, годується на березі, бузині і трав'яному покриві; на відміну від болотяної гаїчки практично не трапляється на дубах, поїдає дуже мале насіння.

М. Бігон, Дж. Харпер і К. Таунсенд (1991) подають три можливі варіанти пояснення такого співіснування видів.

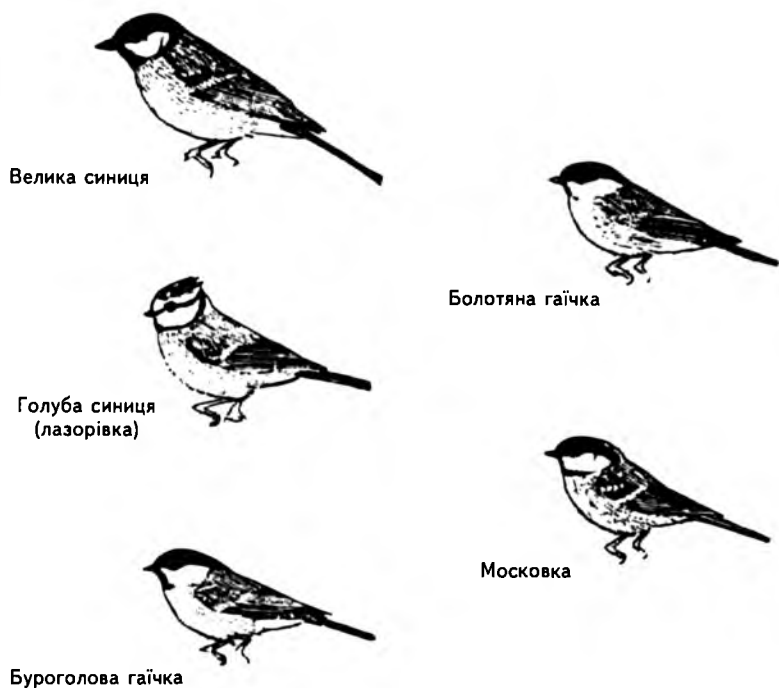


Рис. 4.30. Види синиць, які живуть у широколистяних лісах Англії (поблизу Оксфорда).

Перше базується на так званій “поточній конкуренції” (*current competition*). Наприклад, синиці є конкуруючими видами. Їх співіснування є наслідком роздільності екологічних ніш. Однак у випадку відсутності конкурента вони можуть розширити свої ніші, тобто освоювати фундаментальні ніші.

Друге — це еволюційно зумовлене уникання конкуренції, яке Коннел (Connell, 1980) назвав “привидом конкурентного минулого”. П’ять згаданих вище видів синиць, домівкою яких стали ліси поблизу Оксфорда, давно вже “притерлися” між собою, і їх конкуренція залишилася в далекому еволюційному минулому. Їхні фундаментальні екологічні ніші вже давно перекриваються.

Третє пояснення також можна обґрунтувати тією ж ситуацією з синицями. В ході своєї еволюції ці види синиць по-різному і незалежно один від одного реагували на природний відбір, оскільки це різні види, які мають різні ознаки. Однак вони не конкурують у даний момент і ніколи не конкурували в минулому, тому що просто виявились різними.

Немає сумніву в тому, що ці три пояснення, взяті разом чи зокрема, не можуть однозначно витлумачити якийсь із наведених прикладів співіснування видів. Еколог має провести чимало аналітичних розрахунків, щоб встановити, яке із трьох пояснень може бути ймовірним для конкретної ситуації.

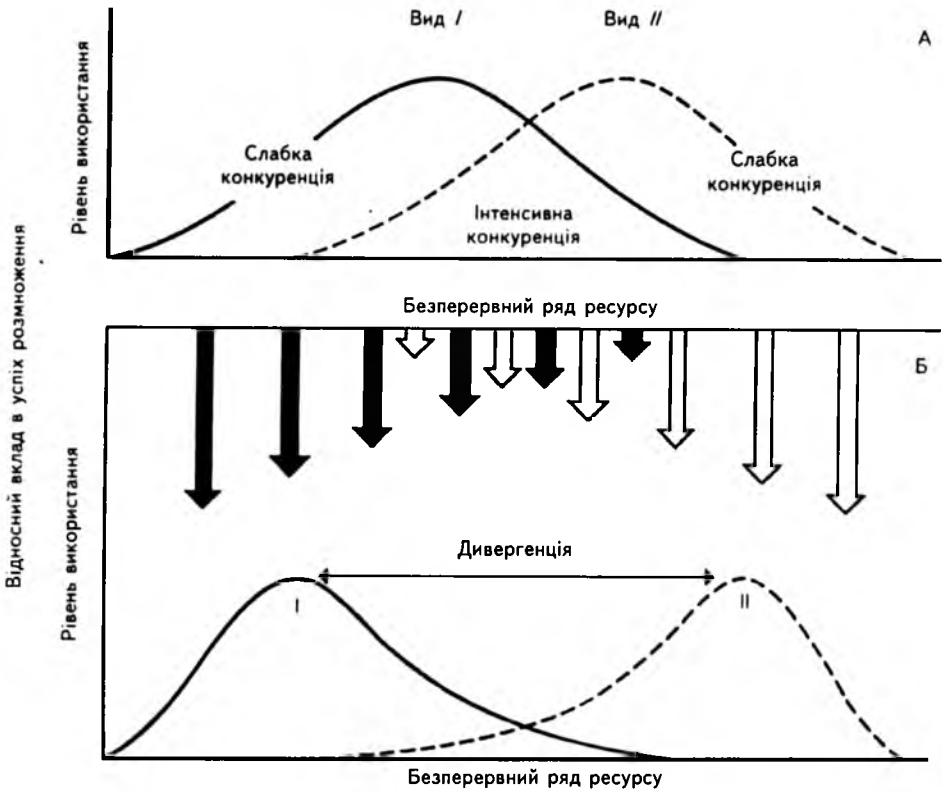


Рис. 4.31. Схема еволюційної дивергенції між популяціями, зумовлена впливом міжвидової конкуренції на виживання і розмноження особин, пристосованих до поїдання жертви різних розмірів.

Еволюційна дивергенція. При співіснуванні подібних видів міжвидова конкуренція сприяє розвитку екологічної дивергенції (роз'єднання), яка зменшує можливості перекриття під час використання ресурсів. При неповному перекритті ареалів двох видів міжвидова конкуренція впливає на еволюцію у зоні перекриття, але не в інших місцях.

На рис.4.31,А зображені дві криві, які ілюструють рівень використання видами 1 і 2 жертв різних розмірів. Припустимо, що діапазон розмірів жертви, яку поїдає кожний з цих видів, перекривається. В межах найбільшого перекриття відбувається найбільша конкуренція. Особи виду I (крива I), які поїдають жертву розміром менше середнього, за своєю еволюційною пристосованістю переважають популяцію в цілому, оскільки на їх продуктивність конкуренція впливає менше. Те ж стосується і особин виду II (крива II), які поїдають жертву розміром більше середніх величин. Диференційне розмноження і диференційне виживання, зумовлені міжвидовою конкуренцією, призводять до екологічної дивергенції видів (рис. 4.31,Б), між котрими точиться інтенсивна конку-

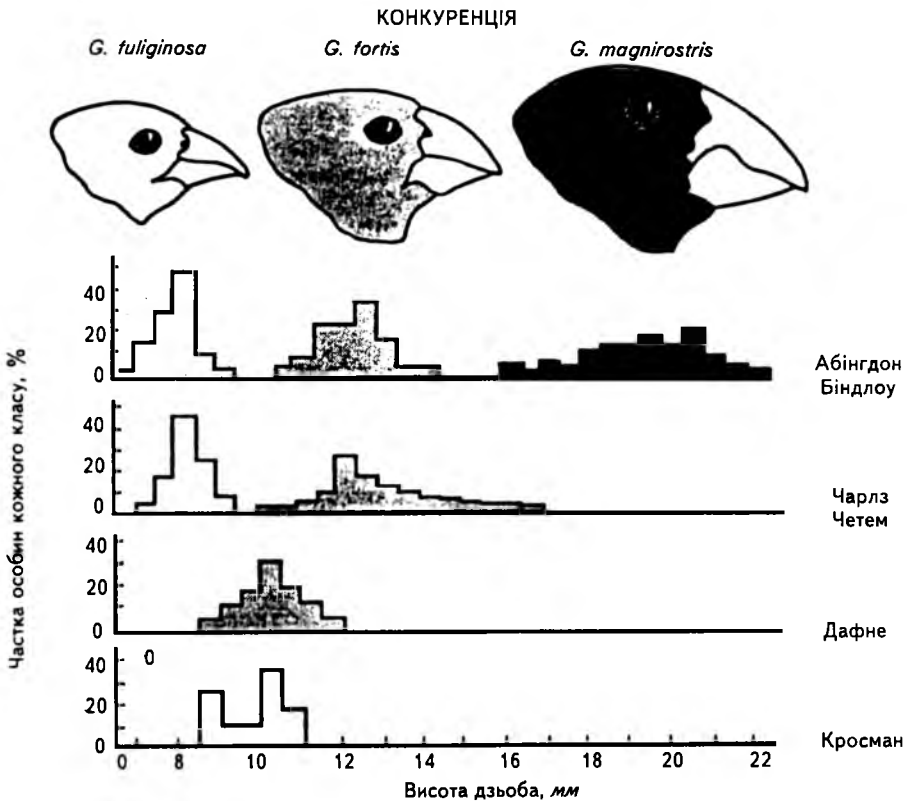


Рис. 4. 32. Співвідношення особин з дзьобами різного розміру в популяціях земляних в'юрків (*Geospiza*) на деяких з Галапагоських островів.

ренція. Якщо розміри жертви, яку вживають три види, одного діапазону, то вид, який має середні розміри, пристосовується до її поїдання.

Про еволюційну дивергенцію можна говорити в тих випадках, коли вид у присутності конкурента виявляє зовнішні ознаки або особливості поведінки, які відрізняються від таких в умовах відсутності конкуренції. Це явище, яке називають зміщенням ознак (наприклад, різні розміри дзьоба), ще раз свідчить, що конкуренція може зумовити еволюційну дивергенцію (рис.4.32).

Конкурентне виключання й еволюційна дивергенція зменшують міжвидову конкуренцію, забезпечуючи тим самим ефективне використання ресурсів і підтримку загального потоку енергії та поживних речовин в екосистемі на найвищому рівні, який лише можливий при даному складі угруповання.

4.4.3. ХИЖАЦТВО

Якщо конкуренція проявляється у взаємному впливі конкуруючих видів, то хижацтво — це односторонній процес, який характеризує стосунки між хижаком і жертвою.

Хижак — це тварини або рослини, які полюють і поїдають жертву. Як правило, вони мають широке коло живлення, можуть мобільно переключатися з одної здобичі на іншу — доступнішу та чисельнішу. Якщо конкурентне виключення і еволюційна дивергенція, зводячи до мінімуму гостроту конкурентних стосунків, стабілізують структуру трофічних рівнів, то адаптації, сприятливі чи не сприятливі для хижака і жертви, не обов'язково ведуть до стабільності угруповання. З екологічної точки зору стосунки хижак — жертва є сприятливі для одного виду і несприятливі для іншого. Водночас обидва види формують такий спосіб життя і таке чисельне співвідношення, які врешті-решт забезпечать їм нормальне співіснування (популяції вовка і оленя).

Особливістю хижацтва є те, що в цих стосунках один вид витрачає багато кмітливості і енергії, щоби схопити і з'їсти жертву, а інший вид — щоби втекти. Перший і другий у процесі тривалої еволюції екологічно адаптувалися: хижак розвинув такі якості, як гострота органів чуття, блискавична реакція і швидкий біг та інше, жертва, в свою чергу — захисне (камуфляжне) забарвлення, панцирі, шипи, голки, отруйні викиди тощо. Співвідношення особин популяції хижака і жертви, як правило, є таким, що забезпечує безмежно тривале співіснування видів, а отже, і біологічну регуляцію популяцій.

Типовими хижаками, наприклад серед ссавців, є котятчі, вовк, лисиця, горностай, куниця, тюлені, моржі; поміж птахів — орел, яструб, сокіл; поміж риб — щука, окунь, форель. Є хижі рептилії (крокодил, алігатор), комахи і навіть гриби. Хижаки часто пов'язані переходами з паразитами, і багато комах займають проміжне становище між ними. Наприклад, оса, яка паразитує, може відкладати яйця в гусеницю. Яйце стає личинкою, яка живе в тілі гусениці і живиться її тканинами доти, доки не вб'є її. Личинки ос перетворюються в лялечку, з якої пізніше з'явиться оса. Остання є одночасно і паразитом, і хижакком єдиної жертви. Здавалось би, проста схема: хижак з'їдає жертву, а отже, скорочує чисельність популяції останньої із відповідними наслідками. Однак наслідки цього впливу проявляються не відразу, а можливо, через багато років. Тому виникає багато питань щодо способів впливу хижаків на їх жертви і наслідків взаємостосунків для угруповання в цілому. Наприклад, доки хижаки стабілізують популяцію жертви або, навпаки, зумовлюють коливання її чисельності.

Чи обмежують хижаки популяцію жертви, утримуючи її на нижчому рівні, ніж дозволяє ємність середовища? Якщо хижаки настільки ефективні, що можуть скорочувати популяцію жертви, то як вони утримуються від надмірного її виїдання? Як впливають хижаки на конкуренцію між видами жертви? Чи спрямована діяльність хижаків на одержання

максимального прибутку? Іншими словами, чи “пасуть” вони популяцію жертви? Відомий вчений і педагог Р.Ріклефс відразу дає відповідь на ним же поставлене питання: “На сучасному рівні наших знань ми не можемо дати певну відповідь на ці питання; частково це пояснюється тим, що немає такої відповіді, яку можна було б застосувати до всіх хижаків”.

Спробуємо згрупувати окремі особливості взаємодії хижак–жертва, які суттєво впливають на функціонування угруповання. З усіх зарубіжних і вітчизняних авторів це найкраще зробив сам Р.Ріклефс, розглянувши в своїй праці такі проблеми: вплив хйжака на популяцію жертви, цикли хижак–жертва; фактори, які забезпечують стабільність системи хижак–жертва; функціональна і чисельна реакції жертви; модель рівноваги системи хижак–жертва тощо. Окремо виділено питання взаємостосунків рослиноїдних тварин і популяцій рослин.

4.4.3.1. Вплив хижаків на популяцію жертви. Модель Лотки–Вольтерра

Для з'ясування цієї проблеми використаємо лабораторні досліди Г.Ф.Гаузе (рис.4.33), який в культуру до тієї ж туфельки (*Paramecium caudatum*) вводить невеликого за розмірами хижака — дідінія (*Didinium nasutum*) із найпростіших. Він живиться туфельками, розмножується, і його нове покоління продовжує їх поїдати до тих пір, доки не загине остання. Однак після цього від голоду гине і сам хижак. У наступному досліді вчений знаходить спосіб заховати частину туфельок, яких ще не встиг вбити дідіній. Залишившись без корму, хижак гине. Натомість розпочинається вже відомий нам сигмовидний ріст туфельок, яким не загрожує хижак.

Як модель міжвидової конкуренції, так і модель для хижака і жертви були створені в 20-х роках Лоткою і Вольтерра. Складається вона з двох компонентів: C — чисельність популяції консумента (хижака) і N — чисельність або біомаса популяції жертви чи рослин.

Спочатку розглянемо варіант, коли за відсутності хижака популяція жертви буде зростати за експоненціальною кривою:

$$\frac{dN}{dt} = rN . \quad (4.14)$$

Зрозуміло, що хижаки знищують жертв зі швидкістю, яка визначається частотою зустрічей особин хижака і жертви, а частота зустрічей зростає в міру збільшення чисельності хижака (C) і жертви (N). Проте точна кількість зустрінутих і з'їдених жертв буде залежати від ефективності, з якою хижак знаходить і ловить жертву, тобто від a^1 — “ефективності пошуку” або “частоти нападів”. Отже, швидкість поїдання жертви буде $a^1 \cdot C \cdot N$, або ж

$$\frac{dN}{dt} = rN = a^1 \cdot C \cdot N . \quad (4.15)$$

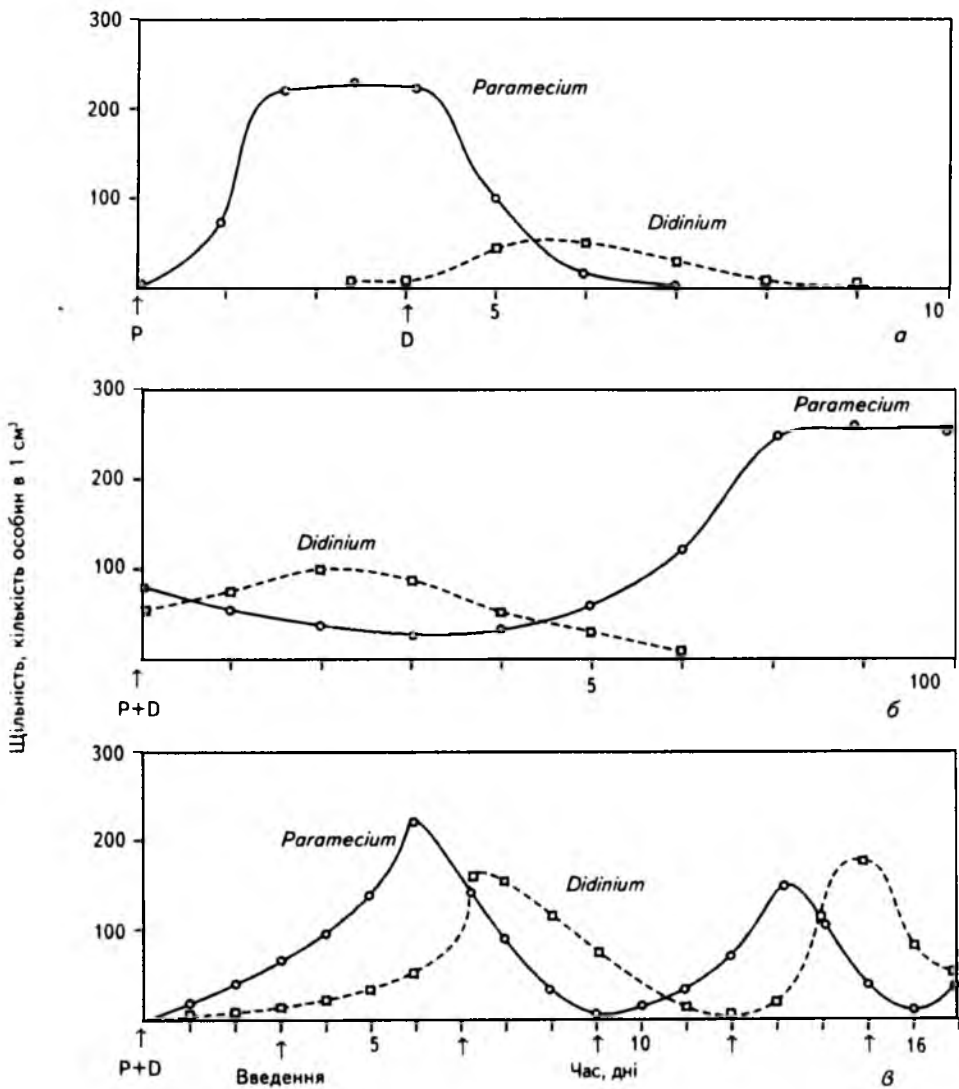


Рис. 4.33. Взаємодія за типом хижак-жертва між *Paramecium* і *Didinium*: а – введення *Paramecium* (P) і *Didinium* (D) в культуру за відсутності сховища для *Paramecium*; б – *Paramecium* і *Didinium* виносяться одночасно (P+D) плюс осад, що відіграє роль сховища для *Paramecium*; в – *Paramecium* і *Didinium* вводяться одночасно кожні три дні, що запобігає вимиранню одного з видів і сприяє виникненню циклічних коливань системи хижак-жертва. (За: G.F.Gause, 1934, зі змінами).

Настає певний момент, як і у випадку з тифелькою і дідінієм, коли через відсутність їжі окремі особини хижаків втрачають масу, голодують і гинуть. Припустимо, що у нашій моделі чисельність популяції хижаків внаслідок голодування буде зменшуватися експоненціально:

$$\frac{dC}{dt} = -q \cdot C, \quad (4.16)$$

де q — смертність. Загибель компенсується народженням нових особин зі швидкістю, яка, як береться до уваги в даній моделі, залежить лише від двох параметрів: 1) швидкості споживання їжі, $a' \cdot C \cdot N$; 2) ефективності f , з якою ця їжа переходить у потомство хижака. Отже, народжуваність хижака дорівнює $f \cdot a' \cdot C \cdot N$, і в цілому

$$\frac{dC}{dt} = f \cdot a' \cdot C \cdot N - q \cdot C, \quad (4.17)$$

Рівняння 4.15 і 4.17 і становлять модель Лотки–Вольтерра.

Властивості цієї моделі можна дослідити, побудувавши ізокліни — лінії, які відповідають постійній чисельності популяції. З допомогою таких ліній визначають поведінку взаємодіючих популяцій хижак–жертва. У випадку із популяцією жертви (рівняння 4.15)

$$\frac{dN}{dt} = 0, \quad r \cdot N = a' \cdot C \cdot N, \quad \text{або } C = \frac{r}{a'}.$$

Оскільки r і a' константи, ізокліною для жертви буде лінія, для якої величина C є постійною (рис. 4.34, а).

Для хижаків ситуація буде аналогічною (4.17):

$$\frac{dC}{dt} = 0, \quad f \cdot a' \cdot C \cdot N = q \cdot C, \quad \text{або } N = \frac{q}{f \cdot a'}, \quad (4.18)$$

тобто ізокліною для хижака буде лінія, вздовж якої N постійна (рис. 4.34, б).

Ці рівняння надзвичайно прості для виявлення реальної взаємодії хижак–жертва, оскільки в основному спрямовані на виявлення циклічних коливань чисельності обох популяцій і не беруть до уваги можливе існування стабільної популяції.

4.4.3.2. Цикл хижак–жертва

Якщо помістити обидві ізокліни на одному рисунку (рис. 4.34, в), то наглядно побачимо взаємодію популяцій, коливання їх чисельності, які часто мають вигляд тісно пов'язаних між собою циклів. У кожному циклі, як тільки збільшується популяція жертви, починає рости і популяція хижака (рис. 4.34, г). Вона перевищує чисельність жертви, а для підтримування стабільності популяції “переїдає” свій кормовий ресурс, понижуючи розмір популяції жертви. Цієї ситуації Гаузе домагався, додаючи час од часу до культури невелику кількість хижаків, створюючи таким чином їх запас. Між іншим, подібна ситуація спостерігається досить часто й у природі, коли місце вимерлих особин (хижака чи жертви) займають компоненти з інших місцезростань.

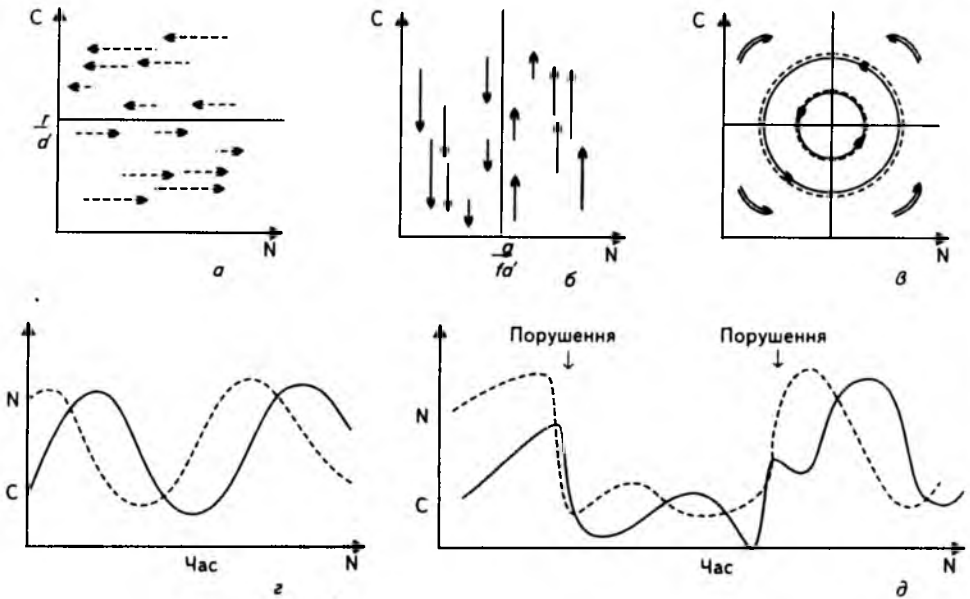


Рис. 4.34. Модель Лотки-Вольтерра для системи хижак – жертва: *a* – ізокліна для популяції жертви. При низькій щільності хижака (C) чисельність жертви (N) зростає, а при більш високій зменшується; *b* – ізокліна для популяції хижака. При високій щільності жертви чисельність популяції хижака зростає, а при низькій зменшується (a). При об'єднанні ізоклін у системі хижак-жертва виникають необмежені взаємопов'язані коливання чисельності, які подібні до тих, які показані на рис. *г*. Однак для цих коливань (*д*) характерна нейтральна стабільність: при відсутності порушень вони тривають необмежено довго, але після кожного порушення, що призводить до нового рівня чисельності, починається нова серія нейтрально стабільних циклів.

Як зауважують вчені, картину, одержану на моделі, не варто сприймати надто серйозно. Для неї характерна “нейтральна стабільність”, котра означає, що популяція необмежено довго здійснює один і той же цикл коливань до тих пір, поки якийсь зовнішній вплив не змінить їх чисельність, після чого популяції здійснюють нові цикли необмежених коливань (рис.4.34,б). Насправді середовище, без сумніву, міняється і чисельність популяцій буде “змінюватись на новий рівень”. Отже, популяція, котра веде себе відповідно до моделі Лотки-Вольтерра, буде відчувати нестійке коливання.

Циклічні коливання в системі хижак-жертва вивчали, вирощуючи квасолеву зернівку в культурі разом з хижакком – жуком-їздцем. Виявилось, що регулярні циклічні коливання популяції хижака і жертви нерідко не співпадають по фазі. Траплялося це тому, що їздець відкладає яйця на личинки жука, якими живляться вилуплені із цих яєць личинки паразита. Тому величезна кількість жертви впливає на чисельність дорослих їздців у наступному поколінні, після того як личинки цих перетинчастокрилих перетворюються в дорослих особин. Це й призводить до запізнення в часі і до посилення коливань чисельності популяцій.

Використання для інтерпретації циклів у природі рівняння Лотки–Вольтерра, наприклад, стосовно вже згаданих коливань чисельності зайця–біляка і його хижака — рисі, має певні труднощі, які полягають в тому, що вік рисі в першій репродукції більший, ніж зайця, а оскільки рисі притаманна менша швидкість росту популяції порівняно з популяцією зайця, то вірогідно, що популяція хижака не дожене у своєму рості популяції жертви.

4.4.3.3. Стабільність системи хижак–жертва

Виходячи з даних експериментальних досліджень і теоретичного аналізу динаміки популяцій, виділено чотири фактори, які сприяють *стабілізації* стосунків хижак–жертва: 1) неефективність хижака (або втеча жертви); 2) екологічні обмеження, які накладаються зовнішнім середовищем на ту чи іншу популяцію; 3) наявність у хижака альтернативних кормових ресурсів; 4) зменшення запізень у реакції хижака.

В літературі досить часто трапляються дані про стабільні чи зважені стани. Приклад австралійської евкалиптової листоблішки (*Cardiaspina albitextura*), яка належить до рівнокрилих, свідчить про те, як встановлюється рівновага при низькій щільності популяцій. Ця ситуація виникає у випадку, коли зменшення щільності забезпечується хижакими другого порядку, наприклад птахами. Порушення стійкості рівноваги пов'язане із внутривидовою конкуренцією і знищенням листя дерева-господаря, яке призводить до зменшення плодючості та виживання. Різкий перехід від невірноваженого до врівноваженого стану може відбутися тоді, коли хижак із невеликим запізненням відреагує на збільшення щільності дорослих листоблішок.



Рис. 4.35. Зміни чисельності чапель (*Ardea cinerea*) в Англії і Уельсі (визначались за кількістю зайнятих гнізд) добре узгоджуються зі змінами умов оточуючого середовища (особливо суворими зимами).

На стабільність коливань, як зазначено вище, значною мірою впливають умови середовища та кормові ресурси. Наприклад, чисельність чапель (*Ardea cinerea*), які гніздяться в Уельсі, коливається десь в межах 4000–4500 пар, але після особливо суворих зим популяція помітно скорочується до 2000–3000 пар (рис.4.35). Чаплі, які живляться рибою, не можуть забезпечити себе достатньою кількістю корму, коли ставки і озера покриває лід. Правда, популяція швидко відновлює свою чисельність.

4.4.3.4. Функціональна і чисельна реакції

Канадський еколог Г.Холдінг назвав залежність швидкості споживання окремою особиною їжі від щільності популяції *функціональною реакцією*. Дійсно, від щільності жертви, її кількості та розміщення залежатимуть витрати часу хижака на полювання на неї. Як бачимо з рис.4.36, споживання богомоллом жертви спочатку відбувається пропорційно зростанню її чисельності, але при високій щільності жертви рівень споживання нарешті врівноважується. Досягнення функціональної реакції окремими особинами такого плато пояснюється двома факторами. По-перше, в міру того як хижак споживає все більше жертви, час, який витрачається на вбивання і поїдання здобичі, скорочує час, що залишається для полювання. В кінцевому наслідку розподіл часу між цими функціями досягає рівноваги і виїдання здобичі стабілізується. По-друге, хижак насичується, їх шлунки весь час переповнені, а тому не можуть спожити корм швидше, ніж вони в стані його перетравити і засвоїти.

Функціональна реакція багатьох хижаків зростає повільніше при більш низьких, ніж при високих щільностях жертви. Подібну затримку пояснюють двома причинами: 1) ефективність полювання при низьких щільностях жертви зменшується, оскільки ця невелика кількість

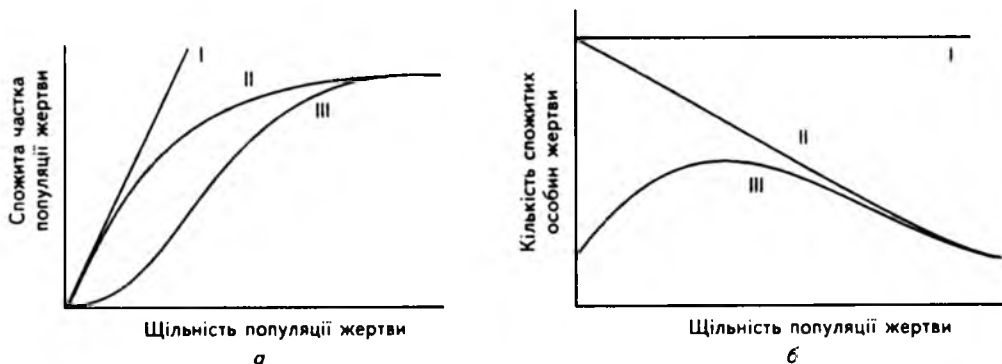


Рис. 4.36. Функціональна реакція хижаків на збільшення популяції жертви.

I — хижак виїдає деяку постійну частку популяції жертви незалежно від її щільності; II — рівень хижацтва знижується, оскільки насичення хижака встановлює верхню межу поглинання їжі; III — реакція хижака запізнюється при низькій щільності жертви, що зумовлено низькою ефективністю полювання або відсутністю образу шуканого (*a* — функціональна реакція виражається як кількість спожитих особин; *б* — знижена частка популяції).

особин жертви може знайти собі найкращі схованки; 2) хижак, полюючи за своєю жертвою, користується її образом. Коли ж образ важко розпізнати, а це трапляється при низькій щільності особин жертви, функціональна реакція хижака сповільнюється.

Чисельна реакція — це реакція хижака на зростання чисельності популяції жертви збільшенням власної чисельності за рахунок росту народжуваності або ж імміграції особин цього виду з інших місцевостей. При цьому багато хижаків збираються у тих місцях, де їх жертва стає численною. Наприклад, щільність популяції каштанових деревних кропив'янок, які харчуються гусеницями смерекової листовійки-брунькоїда, при локальних спалахах чисельності комах сягає 120 пар на 40 га, а в роки без спалаху чисельності щільність кропив'янок становить усього 10 пар.

4.4.3.5. Модель рівноваги системи хижак–жертва

Подібно як показники народжуваності та смертності розташовані в основі моделі *росту чисельності популяції*, так показники поповнення (за рахунок розмноження чи імміграції) та виїдання жертви розташовані в основі *моделі рівноваги системи хижак–жертва*. Якщо поповнення перевищує виїдання, то показник жертви збільшується, і навпаки, якщо виїдання перевищує поповнення, то він скорочується (рис.4.37). Точки перетину кривих поповнення і виїдання є одночасно точками стійкої рівноваги для популяції жертви. Таких точок три: верхня та нижня є точками стійкої рівноваги, поблизу яких відбувається регуляція чисельності популяції; середня — це точка нестійкої проміжної рівноваги, через яку



Рис. 4.37. Швидкість виїдання популяції жертви і її поповнення в гіпотетичній системі хижак–жертва. Чорним показано чисте зростання чисельності жертви, а білим — її скорочення. Коли виїдання перевищує поповнення, популяція жертви скорочується, і навпаки (показано стрілками). Точки *a* і *c* відповідають точкам стійкої рівноваги для популяції жертви; точка *a* відображає регуляцію чисельності популяції хижакими; точка *c* — регуляцію харчовими та іншими ресурсами; *k* — координатна вісь.

популяція проходить на шляху від однієї точки стійкої рівноваги до іншої.

Точка рівноваги відповідає ситуації, за якої популяція жертви регулюється головним чином кормовими й іншими ресурсами середовища, а вплив хижаків має другорядний характер. У точці *a* хижаки доводять чисельність популяції жертви до рівня, який менший від ємності середовища.

До речі, вплив хижаків на популяцію жертви у точці *a* досить нестійкий. Якщо сильні морози або іззовні занесена хвороба зменшать популяцію хижака і втримають її на низькому рівні протягом тривалого часу, за яким популяція жертви встигне перейти за точку *b*, то зростання її чисельності буде тривати незалежно від того, відбудеться чи не відбудеться відновлення популяції хижака. Ця ситуація досить часто трапляється в сільському господарстві, де шкідник, чисельність якого звичайно втримується на безпечному для посівів рівні хижаками і паразитами, дає раптово загрозливий спалах. Після такого спалаху хижаки (наприклад, птахи) вже не в змозі регулювати популяцію шкідника доти, доки яка-небудь подія в середовищі (хоча б внесення пестицидів) не знищить чисельність цієї популяції, тобто не поверне її в сферу впливу хижака.

Користуючись діаграмою швидкостей виїдання і поповнення жертви (рис.4.37), можна прогнозувати наслідки різних рівнів впливу хижака на чисельність популяції жертви (рис.4.38). Неefективні хижа-

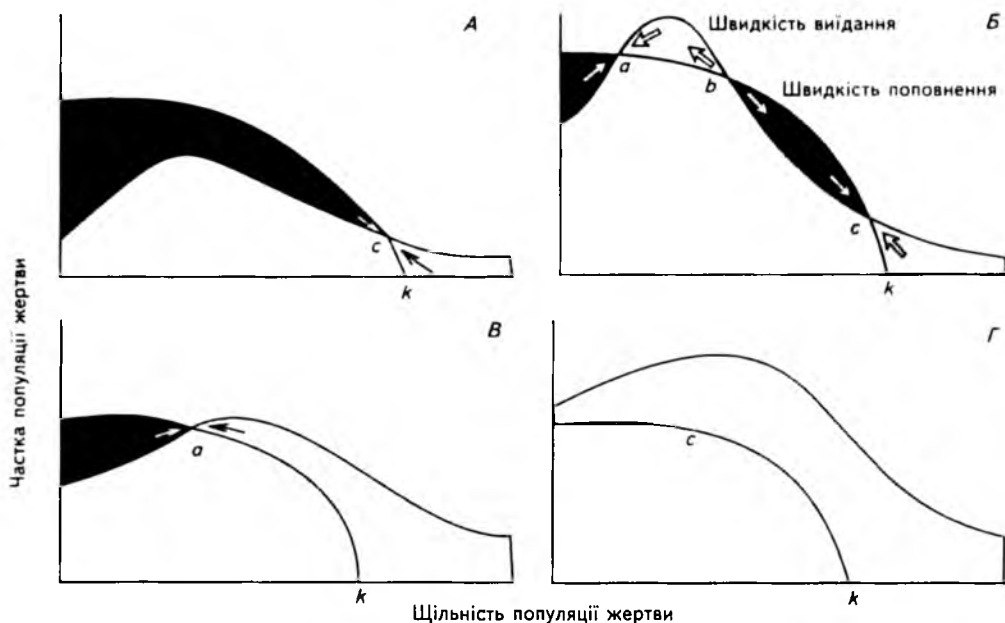


Рис. 4.38. Криві виїдання і поповнення популяції жертви при різних інтенсивностях хижацтва. Чорним вказано чисте зростання чисельності жертви, а білим — її скорочення. Інші пояснення в тексті.

ки не можуть регулювати популяції жертви при низькій її щільності: вони несуттєво зменшують чисельність жертви, але її популяція залишатиметься поблизу рівня рівноваги, який встановлюється наявними в середовищі ресурсами (рис.4.38, А, точка с). Зростання ефективності хижаків при низькій щільності жертви може привести до регулювання з боку хижака у точці а (рис.4.38, Б).

Якщо функціональні та чисельні реакції достатні для підтримки щільностей хижаків або ж якщо чисельність жертви порівняно з рівнем хижаків обмежена низькою ємністю середовища, то хижаки можуть ефективно регулювати популяцію жертви в будь-яких обставинах, і тоді точка рівноваги зникає (рис.4.38, В). Розглянемо і таку ситуацію, коли внаслідок інтенсивного хижацтва популяція жертви виїдається до повного зникнення (рис.4.38, Г) (точка рівноваги відсутня). Подібну ситуацію можна створити в лабораторних умовах, оскільки в природному середовищі це можливо лише тоді, коли хижак має якийсь альтернативний корм. У біологічних методах боротьби зі шкідниками, на думку екологів, ефективність використання хижаків і паразитів даного шкідника можна підвищити, постачаючи їх якою-небудь альтернативною жертвою.

4.4.3.6. Рослиноїдні тварини і популяції рослин

З рослин починається трофічний ланцюг живлення, яким перебігає потік речовин і енергії. Тому необхідно, щоб екологи добре знали механізми взаємодії у першій ланці цього ланцюга: рослина–рослиноїдна тварина. На цьому відрізку трофічного ланцюга фактично виступають два суб'єкти діяльності — хижак і паразит. Перший поїдає рослину цілком (часто у вигляді насіння і проростків), другий общипує траву чи об'їдає листя, обгризає кору та гілки. Начебто не зовсім виправдано рослиноїдів називати хижаками чи паразитами, але їхня поведінка нагадує взаємодію у тваринному світі.

У процесі еволюції рослини створили механізми захисту, які допомагають їм врятуватися від зазіхань рослиноїдних тварин. Це, зокрема, такі морфолого-фізіологічні способи захисту, як товста кора, шипи, шпичаки, отруйні волоски і різноманітні отрути — від стрихніну до кураре.

Вважають, що двостороння взаємодія хижак–жертва, яка характеризується сповільненістю реакції хижака на збільшення чисельності жертви, за своєю природою є нестабільною. Лише система з трьох компонентів, яку змоделивав Р.М.Мей і де в якості третього компонента виступає довгоживучий хижак-рослиноїд, відрізняється відносною стабільністю.

Хижаки, обмежуючи ріст популяцій частини видів, відіграють роль регуляторів в угрупованні, а отже, дають змогу для існування широкого представництва видів рослин. До речі, це можна простежити на прикладі пасовища: припинення випасу веде до швидкого росту домінуючих трав і випадання з травостану багатьох другорядних видів.

Р.Уіттекер наводить цікавий приклад зі звіробоем (*Hypericum perforatum*) — рослиною, токсичною для рогатої худоби, яка була завезена із

Європи в західні штати США. Там звиробій став головним бур'яном пасовищ, які займали мільйони акрів. Жук (*Chrysolina qudrigemina*), який живиться цим бур'яном, був також завезений з Європи і так швидко розмножився, що фактично винищив звиробій. Останній трапляється лише в затінку, під покривом лісу, де він став недоступним для масового ушкодження. Внаслідок цього популяція жука *Chrysolina qudrigemina* істотно скоротилась.

Спостереження дали змогу Р. Уїттекеру зробити такі висновки:

1. Рослина-жертва виживає, якщо має укриття від хижака.
2. Відносна стабільність рослини підтримується хижакком, який запобігає вибухонебезпечному розростанню популяції рослини на пасовищі.
3. Тварина-хижак, популяція якої у змозі наздогнати в рості популяцію рослин, здійснює ефективну боротьбу з цією рослиною в межах пасовища.
4. Сучасний розподіл рослин зумовлює хижак, а не стійкість рослини до середовища.

5. Механізм контролю майже непомітний. Якщо б не спостерігалися вибухові зниження чисельності рослин, то ми б узагалі не знали причин, які регулюють дану популяцію або обмежують її, наприклад, лісами.

Травоядні, особливо крупні ссавці, споживають близько 30–60% лучної рослинності. Експерименти із загородженими і незагородженими лучними ділянками, які здійснювали в Каліфорнії (США), свідчать, що мишоподібні гризуни (полівки) помітно зменшують чисельність і продуктивність насіння своїх кормових рослин. Перевагу на загороджених ділянках, як виявилось, полівки надають однорічним рослинам, практично не споживаючи багаторічних трав. У свою чергу, на огорожених ділянках спостерігається конкурентне витіснення однорічними кормовими злаками багаторічних, що свідчить про значну роль полівок у формуванні структури рослинних угруповань.

Як відомо, рослиноїдні тварини рідко споживають понад 10% лісової рослинності. Однак періодичні спалахи чисельності коконопрядів, непарних шовкопрядів та інших комах призводять до повної дефоліації цілих лісів. Дефоліації осиковидної тополі коконоїдами у штаті Міннесота у рік їх виникнення зумовили сповільнення росту дерев майже на 90%, а в наступному — на 15%. Згодом через 10 років виявилось, що близько 30% дерев, які зазнали дефоліації, загинули.

4.4.3.7. Таксономічна і функціональна класифікації хижаків

Вивчаючи різні варіанти взаємодії в системі хижак–жертва, бачимо, що одні хижаки живляться тваринами, інші — рослинами, а треті — відразу обома типами організмів. На цій конкуренції базується так звана таксономічна *класифікація*. Згідно з нею першу групу хижаків називають м'ясоїдними, другу — рослиноїдними, а третю — всеїдними.

Функціональна класифікація включає чотири різновиди хижаків: а) хижаки; б) хижаки з пасовищним типом живлення; в) паразитоїди; г) паразити (мікро- і макропаразити).

Справжні хижаки вбивають свою жертву і з'їдають її повністю або ж частково. Це не тільки такі відомі хижаки, як тигри, вовки, орли, але й гризуни, які живляться насінням, а також мурашки, кити, що фільтрують планктон.

Хижаки з пасовищним типом живлення упродовж свого життя, як і перша група, з'їдають багато жертв (повністю або частково). Як правило, їх вплив на жертви є шкідливим. Сюди належать крупні травоядні хребетні, такі, як бізони, буйволи, олені, антилопи, вівці, а також свійська велика рогата худоба. Однак, відповідно до визначення, до хижаків із пасовищним типом живлення належать і мухи, які ссуть у них кров.

4.4.4. ПАРАЗИТИЗМ

Враховуючи особливості функціональної дії паразитів, розглянемо їх окремо. *Паразит* — організм, який живе на поверхні або в органах і тканинах інших організмів (живителів), живиться за їх рахунок, одержуючи від них готові речовини, та завдає їм певної шкоди. Розрізняють *ендопаразитів*, що селяться всередині живителя, і *ектопаразитів*, що існують на поверхні організму живителя. Виділяють також *облігатні* та *факультативні* форми паразитизму.

Паразити, подібно до хижаків з пасовищним типом живлення, поїдають лише частини своєї жертви (господаря). З того часу, — підкреслює Р. Уїттекер, — як паразит став постійно залежати від свого господаря як джерела живлення, йому стало не вигідно убивати його. На відміну від справжніх хижаків і хижаків із пасовищним типом живлення, які вбивають велику кількість жертв, паразит тісно пов'язаний зі своєю жертвою-господарем. Типовим прикладом паразита є туберкульозна паличка, яка "роз'їдає" легені ослабленого людського організму. Стосовно дерева, наприклад берези, паразитом є гриб — березовий трутовик, який своїми гіфами висмоктує з неї поживні соки.

Паразитоїдами називають групу комах, головним чином перетинчастокрилих (*Hymenoptera*), а також багатьох двокрилих (*Diptera*), в яких дорослі самки і їхні личинки вирізняються подібністю поведінки. Комахи-паразитоїди відкладають яйця в тіло іншої комахи або ж на його поверхню, тоді як комахи-господарі, як правило, ще не досягли дорослого віку. На їх тілі (або на їх поверхні, або поряд) із вилупленого яйця з'являється личинка, яка починає інтенсивно поїдати свого молодого господаря. Таким чином, господар гине, не досягши зрілого стану — в стадії лялечки або й раніше (яскравим прикладом такої поведінки є оса *Chrisis ignata*, яка паразитує на бджолах).

Паразитоїди тісно пов'язані з певним організмом господаря (подібно до паразитів), вони не призводять до швидкої загибелі господаря (подібно до паразитів і хижаків із пасовищним типом живлення), однак

з часом господар неминуче загине (цим паразитоїди нагадують справжніх хижаків). Виділення паразитоїдів у окрему групу є цілком виправданим: за деякими даними до них належить близько 25% усіх видів, які живуть сьогодні на нашій планеті. Оскільки один вид комах має як мінімум одного паразитоїда, а останній — свого власного паразитоїда, то це свідчить про величезну кількість паразитоїдів.

Екологи добре вивчили природу цієї групи комах, використовують їх для боротьби зі шкідниками. Ю.Одум (1986) наводить приклад використання одного з видів хижого кліща, який ефективно контролює чисельність рослиноїдного кліща на посадках суниці у Каліфорнії. Водночас автор звертає увагу на неефективність використання неспеціалізованих хижаків, а часто й на непередбачене лихо, яке можуть спричинити некваліфіковані заходи біологічного захисту. Наприклад, мангусты, яких завезли на острови Карибського басейну для боротьби зі щурами на плантаціях цукрової тростини, почали масово поїдати птахів, які гніздилися на землі. Чисельність цих птахів зменшилась більше, ніж чисельність щурів.

4.4.5. АЛЕЛОПАТІЯ, АБО АНТИБІОЗ

Алелопатія — один із прикладів аменсалізму. Це явище взаємного антагонізму серед рослин, яке виявляється у виділенні хімічних речовин, отруйних для іншого виду і не шкідливих для виду, що їх виділяє. Хімічні виділення є продуктами метаболізму — обміну речовин: ефірні олії, фітонциди, глюкозиди, які часто називають *колінами*. Найчастіше алелопатія проявляється у конкурентному витісненні одного виду іншим. Ще в давнину помітили, що під горіхом, як правило, не росте трав'яна рослинність. Подібну властивість проявляє дуб звичайний (*Quercus robur*) і особливо дуб північний (*Quercus borealis*). Пирій та інші бур'яни витісняють культурні рослини. Листя каштанів, яке розкладається, виділяє токсичні речовини, здатні пригнічувати ріст сіянців багатьох рослин.

Алелопатія суттєво впливає на швидкість рослинних сукцесій і на видовий склад стабільних угруповань. Хімічні виділення можуть впливати двояко: в одних випадках вони зменшують видову різноманітність, в інших (за рахунок адаптивних пристосувань, які складаються в умовах диференціації ніш) підтримують високу видову різноманітність.

Не завжди рослина виділяє токсини за допомогою коріння. Вважають малоймовірним, наприклад, що шавлія витісняє із угруповання інший вид саме цим способом. Дослідники спостерігали, що довкола групи рослин шавлії утворюється гола ділянка, яка відокремлює ці рослини від сусідніх ділянок, вкритих травою. Коріння, як виявилося, доходить лише до оголеної ділянки і його не можна вважати агентом негативного впливу на цю територію. Виявляється, що листя шавлії продукує леткі терпени (клас органічних сполук, до яких належить камфора), які, на думку Р.Ріклефса, впливають на рослини, що ростуть поблизу, безпосе-

редньо через атмосферу. Сильні дощі виводять ці токсини із атмосфери в ґрунт, знижуючи антибіотичну дію шавлії на інші види. Цим зумовлюється відсутність безпосередньої хімічної конкуренції в регіонах з вологим кліматом. Водночас терпени, які виробляє шавлія і які подавляють ріст інших рослин, у процесі еволюції вироблялися не як засіб конкуренції, а як аттракторний (приваблюючий) засіб для його опілювачів, зокрема бджіл.

Алелопатія відома не лише в світі вищих рослин, але й серед мікроорганізмів. Наприклад, гриб мікроміцет *Penicilium* пригнічує розвиток багатьох бактерій своїми хімічними інгібіторними виділеннями.

4.4.6. ПОЗИТИВНА ВЗАЄМОДІЯ: КОМЕНСАЛІЗМ, ПРОТООПЕРАЦІЯ, МУТУАЛІЗМ

Життя організмів характеризується не лише боротьбою, але й і багатьма формами взаємовигідного існування, яке склалося в процесі еволюції. Це, як зазначено вище, коменсалізм, протООперація і мутуалізм.

Позитивні взаємодії популяцій розглянемо в тій послідовності, в якій вони формувалися в процесі еволюції: коменсалізм (перевагу чи користь має одна популяція), протООперація (користь одержують обидві популяції) і мутуалізм (користь одержують обидві популяції, причому вони повністю залежать одна від одної).

Коменсалізм полягає передусім в односторонньому наданні притулку одним видом іншому. Характерним є те, що вид, який одержав для себе певну користь, не завдає помітної шкоди своєму доброзичливому господарю. Так поводить себе, наприклад, мальок ставриди під куполом медузи чи в мантийній порожнині каракатиці. Чимало коменсалів призвичаїлись жити в чужих норах, гніздах, дуплах, а також у мурашниках і термітниках, використовуючи середовище тварин-партнерів зі стабільним і сприятливим мікрокліматом.

Значно поширене прикріплення одних рослин до поверхні інших, причому перші використовують їх як опору (рослини-епіфіти). До епіфітів, зокрема, належать лишайники, які прикріплюються до кори дерев. У водяних угрупованнях рослини і тварини покриті плівкою з мікроорганізмів. Окремі види водяних тварин народжуються на поверхні інших, наприклад, на клешнях раків живуть п'явкоподібні черви, рибки-прилипки влаштовуються на тілі акул; деякі креветки живуть в сплетіннях отруйних шупалець актиній.

ПротООперація (взаємкорисне об'єднання двох популяцій, зв'язки яких *необлігатні* (необов'язкові)). Питанням протООперації багато уваги приділяв В.Оллі, який вважав, що початкові стадії кооперації трапляються в природі повсюди. Класичний приклад протООперації — взаємодія крабів і кишковопорожнинних, які, сидючи на спині краба, маскують його, оберігаючи таким чином від ворогів. Яка ж їм вигода від крабів? Передусім вони використовують крабів як транспортний засіб, а головне — їм потрапляє чимало об'їдків від столу партнера. Однак ні

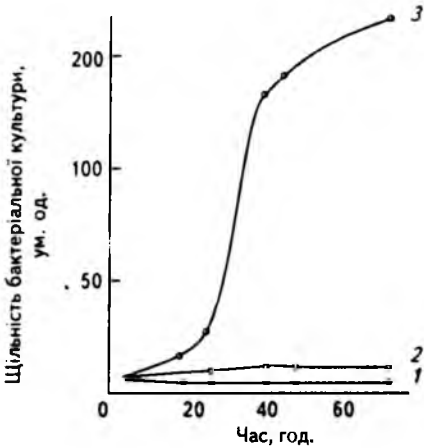


Рис. 4.39. Мутуалізм між *Lactobacillus arabinosus* 17-5 і *Streptococcus faecalis* R, що вирощують на синтетичному середовищі, позбавленому фенілаланіну і фолієвої кислоти:
 1 – *S. faecalis* (штам, що потребує фолієвої кислоти);
 2 – *L. arabinosus* (потребує фенілаланіну);
 3 – обидва види при спільному культивуванні.

краб, ні кишковопорожнинні не перебувають у повній залежності один від одного.

Вважають, що на останньому етапі еволюції, який триває і сьогодні, *розвивається залежність однієї популяції від іншої*. Таку категорію взаємодії називають *мутуалізмом*. У цих умовах зв'язок популяцій сприятливий для росту і виживання обох популяцій, причому в природі жодна з них не може існувати без іншої (рис.4.39). Мутуалізм ще називають *облігатним* (обов'язковим) *симбіозом*. Типові приклади мутуалізму трапляються лише у тому випадку, коли якийсь гетеротроф стає повністю залежним від автотрофа стосовно корму, а існування останнього автотрофа залежить від мінерального обміну, захисту й інших важливих функцій гетеротрофа. Такими є симбіотичні стосунки бобових рослин з азотофіксуючими бактеріями, які знаходяться в бульбочках, прикріплених до

коріння рослин. Рослини постачають бактерії “збалансованою їжею”, а бактерії живлять рослини азотом.

Поширеними є також *мікоризні зв'язки*, побудовані на взаємних стосунках вищої рослини і гриба. Гіфи гриба утворюють не лише чохла на дрібних всмоктуючих корінчиках рослини, але й глибоко проникають у тканину і навіть клітини коріння. Частина гіфів розгалужується в ґрунті чи мертвому відпаді. Все це сплетіння гіфів гриба є складною системою, яка поглинає неорганічні поживні речовини, щоби передати їх рослині, яка, в свою чергу, віддає певну частину поживи грибам.

16

4.4.7. РЕДУЦЕНТИ І ДЕТРИТОФАГИ

Першими, хто “накидається” на трупи рослин і тварин, є бактерії і гриби, спори яких присутні повсюди: у повітрі, ґрунті і воді, на поверхні, а часто й всередині тваринних і рослинних організмів до їх смерті.

Ці організми називають *редуцентами*. Вони перетворюють у процесі своєї життєдіяльності складні органічні речовини на прості неорганічні сполуки, завершуючи таким чином повернення їх зі сфери біоти в абіотичне середовище. Бактерії і гриби використовують різні речовини, головним чином амінокислоти і цукри. Проте вони, не маючи ряду ферментів, “обходять” структурні матеріали, такі, як целюлоза, лігнін, хітин і каротин.

Користуючись наявністю великої кількості доступного кормового ресурсу, популяції редуцентів, особливо так звані “цукрові гриби” (*Penicilium*, *Mucor*, *Rhizopus*), розвиваються на трупах. У міру поїдання цього ресурсу чисельність популяції мікроорганізмів різко падає. Проте після неї залишається величезна кількість спор, які очікують нової нагоди поживитися і продовжити свій рід.

Прикладів ранніх стадій поширення популяцій редуцентів можна навести безліч. Візьмемо для прикладу відомі чотири типових випадки, поширені в побуті, а також у промисловості. Першими поселеннями на прокислому хлібі стають такі гриби, як *Penicilium* і *Mucor*, які розвиваються на крохмалі та цукрі. Першими квітковий нектар заселяють, як правило, дріжджі (простіші цукророміцети), які можуть поширюватися на зрілі плоди або давати бурхливий ріст в соках, внаслідок чого одержуємо добре відомі продукти бродіння — вино і пиво.

Як відомо, приготування силосу чи квашеної капусти залежить від бактерій, які метаболізують розчинні або легкорозчинні вуглеводи. В цьому процесі беруть активну участь головним чином молочнокислі бактерії, які при анаеробному бродінні вживають розчинені цукри і утворюють органічні кислоти (в основному молочну). В кислотному середовищі внаслідок зниження рН нижче рівня, при якому активізуються інші редуценти, рослинна маса заквашується.

Рослини, які використовують для виробництва волокна, замочують (льон, джгут, конопля). В процесі вимочування стебел мікроби, розкладаючи рештки м'яких рослинних тканин, звільняють від них волокна. Цей процес здійснюється передусім бактеріями, які проникають через пошкоджені ділянки і розмножуються в м'яких тканинах, що легко розпадаються, розкладаючи пектинові і геміцелюлозні оболонки клітин, ще не зміцнені целюлозою або лігніном.

Редуценти швидко справляються з цукрами (розчинними вуглеводами), успішно розщеплюючи їх. Подальші процеси розщеплення сповільнюються і тоді в них включаються мікроорганізми, які спеціалізуються на розщепленні целюлози і лігніну та руйнуванні складних білків, пробки та кутикули (рис.4.40). Процеси розкладу залежать від швидкості, з якою гіфи гриба проникають з клітини в клітину, руйнуючи їхні оболонки, “збудовані” з лігніну та целюлози. Характерно, що одні редуценти спеціалізуються на розщепленні лігніну, інші — на розщепленні целюлози. Наприклад, відома бура і біла гниль деревини є продуктом діяльності спеціалізованих редуцентів: перша руйнує целюлозу, залишаючи бурого кольору лігнін, друга — лігнін, залишаючи білу целюлозу.

Складні процеси руйнування рослинних решток (проникнення і розклад трупів тварин є нескладною для редуцентів справою: їхні клітини не містять целюлози і лігніну) спрощуються, якщо їх роздрібнити. Цим займаються *детритофаги* — організми, які живляться *детритом* — мертвою органічною речовиною, частково мінералізованою.

Проте детритофаги як корм використовують не лише детрит, більшість з них живиться і детритом, і мікроскопічними рослинами. Їх кла-

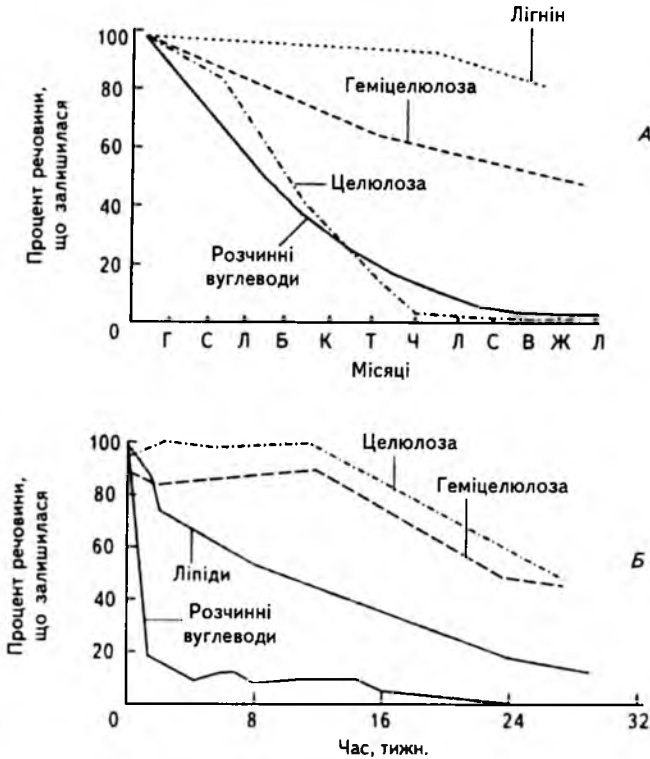


Рис. 4. 40. Зміни у складі дубового листового опаду при його розкладанні в різко відмінних умовах: А — розкладання листа *Quercus cerris* в лісовій підстилці в Угорщині протягом року; Б — розкладання листа *Quercus alba* в невеликому струмку в Північній Америці протягом 28 днів експерименту. Кількість речовини виражена в процентах від вихідної кількості.

сифікують головним чином залежно від розмірів, хоча розміри — це просто довільно вибрана ознака для класифікації. Справа в тому, що розміри є важливою характеристикою організмів, яким доводиться добиратися до харчових ресурсів, використовуючи нори або проповзаючи в щілини і ходи у листяній підстилці або ґрунті. Наприклад, до складу *мікрофауни* (включаючи спеціалізованих тварин, які живляться мікроорганізмами) входять найпростіші (туфелька, інфузорія), нематоди і коловертки. До основних груп *мезофауни* (ширина тіла від 100 мкм до 2 мм) належать ґрунтові кліщі (*Acari*), *ногохвісточки* (*Collembola*) і енхітреїди (*Enchytraeidae*). *Макрофауна* (ширина тіла від 2 до 29 мм) і, нарешті, *мегафауна* (>20 мм) включають мокриць (*Isopoda*), багатоніжок (*Diplopoda*), дощових черв'яків (*Megadrili*), равликів, слизнів (*Mollusca*) та личинок деяких мух (*Diptera*) і жуків (*Coleoptera*). Ці тварини першими подрібнюють рослинні рештки та формують ґрунтову структуру. В лісових ґрунтах помірної зони на 1 м² виявлено 1000 видів тварин, причому чисельність нематод і найпростіших перевищу-

нала 10 млн, ногохвісток і ґрунтових кліщів — 100 000, інших безхребетних — близько 50 000.

Відносне значення мікрофауни і макрофауни в наземних угрупованнях змінюється в меридіальному напрямку. Макрофауна в основному зосереджена в зоні тропічних лісів, а мікрофауна — у тундровій зоні. В лісах помірної зони найвищою є чисельність популяцій ґрунтових кліщів, ногохвісток і енхітреїд, які належать до мезофауни.

Таким чином, *редуценти* (бактерії і гриби) і *детритофаги* (тварини, які живляться мертвим матеріалом) на відміну від хижаків і паразитів не контролюють швидкості, з якою їхні ресурси стають доступними або відновлюються. Вони повністю залежать від різних факторів (старіння, хвороби, боротьба, затінення), які сприяють вивільненню ресурсу, що забезпечить їхню життєдіяльність.

За допомогою математичної моделі можна визначити вплив ресурсу (R) на швидкість відновлення:

для м'ясоїдних, рослиноїдних і паразитів

$$\frac{dR}{dt} = F(R) - a \cdot P,$$

де $F(R)$ — функція ресурсу R ; P — кількість хижаків; a — показник ефективності, з якою особини знаходять і добувають корм; для мутуалістів

$$\frac{dR}{dt} = F(R) - \delta \cdot M,$$

де M — кількість мутуалістів; δ — показник, що характеризує сприятливий вплив, який виявляють окремі мутуалісти на зміну доступності ресурсів їхнім партнерам; для редуцентів і детритофагів

$$\frac{dR}{dt} = F(R).$$

Як бачимо, в цьому випадку немає члена, який би включав консументів, оскільки вони безпосередньо не впливають на швидкість зміни доступних ресурсів. Це рівняння свідчить, що між популяцією консумента і ресурсом немає зворотного зв'язку. Водночас можна спостерігати непрямий вплив, наприклад, через вивільнення поживних речовин із лісової підстилки, що розкладається, на прискорення продукування деревами нового відпаду, який утворить нову підстилку. Справді, якраз у процесі регенерації поживних речовин популяції редуцентів і детритофагів відіграють визначальну роль.

Зазначимо ще одне явище, яке об'єднує консумента і ресурс з детритофагом. Це явище *капрофагії* — поїдання — повторного пропускання через кишковий тракт власних чи чужих фекалій. Таке пристосування

спрямоване на повне використання поживних речовин рослинного корму. Наприклад, у м'яких фекаліях (з'їдених перший раз) кроля міститься 28,5% протеїну, а в твердих (кінцевих) — усього 9,2%.

Власні екскременти поїдають багатоніжки, а личинки комара і гілковусого рачка поїдають екскременти один одного. На поїданні екскрементів тварин спеціалізується багато комах-капрофагів — мухи, жуки-гноювики і деякі інші.

Цінність екскрементів для їх консументів полягає в тому, що вони, пройшовши через кишковий тракт, збагатилися кишковою мікрофлорою. М'які фекалії травоядних гризунів — це майже незмінений вміст сліпої кишки, збагачений мікроорганізмами і продуктами їхньої життєдіяльності — вітамінами, білковими речовинами. Ця частина кишкового тракту є не чим іншим, як своєрідним “бродильним казаном” для переробки целюлози. Потрапляючи з фекаліями знову до шлунка, мікроорганізми гинуть під впливом шлункового соку і переробляються, постачаючи організм травоядних гризунів назамінними амінокислотами.

4.4.8. КОЕВОЛЮЦІЯ

У найширшому розумінні цього слова *кoeволюція* означає сумісну еволюцію двох (і понад) таксонів, які об'єднані тісними екологічними зв'язками, але не обмінюються генами. Еволюція одного таксона частково залежить від еволюції іншого, тобто більшість різноманітних форм популяційних взаємодій (від хижацтва і конкуренції до мутуалізму і протокооперації) належить до коеволуції.

Цікавий приклад складних коеволуційних стосунків — це стосунки між червоними білками (*Tamiascirus*) і шишконосними деревами, плодами яких вони живляться. Дослідження здійснював американський еколог Сміт на північно-західному узбережжі Тихого океану. Як виявилось, в процесі коеволуції дерева виробили декілька засобів ефективного захисту від хижаків — білки: 1) шишки можуть утворюватись у недоступних для білок місцях і мати пристосування, які заважають білкам розкривати або забирати їх; 2) кожна шишка може містити невелику кількість насіння, і це створює певні труднощі для білки, оскільки їй доводиться витратити на збір насіння багато зусиль і часу; 3) насіння може мати товсту оболонку, внаслідок чого білки будуть витрачати більше часу і енергії на їх добування; 4) кожне насіння може мати мало енергії; 5) випадання насіння може відбуватися до того, як молоді білки, що народилися в поточному році, почнуть ними живитися; 6) періодичні неврожаї шишок можуть різко зменшити чисельність білок, а отже, і інтенсивність хижацтва в майбутньому році.

Таким чином, хижацтво білок має глибокі еволюційні наслідки для формування особливостей розмноження хвойних дерев, включаючи анатомію шишок, їх розміщення на дереві, кількість насіння в одній шишці (мінливість їх кількості на одну шишку), час осипання шишок, товщину насінневого покриву і коливання урожаю шишок у різні роки. Еволюція



Рис. 4.41. Гіпотетична модель поповнення насіння залежно від відстані до материнського дерева. Поблизу від дерева все насіння вишишується насішпеїдними хижаками. У міру віддалення від материнського дерева імовірність виживання насіння зростає, оскільки його щільність і щільність хижака зменшується. Незважаючи на зменшення кількості насіння з віддаленням від материнського дерева, точка максимального поповнення знаходиться на певній відстані від дерева:

1 — кількість насінин; 2 — імовірність їх виживання; 3 — крива поповнення.

захисних механізмів у хвойних, у свою чергу, зумовила виникнення різноманітних пристосувань у білок, таких, як прискіпливий вибір шишок і їх запасання.

Цікавим виявилися дослідження коеволюції рослиноїдних і захисної тактики рослин. Встановлено, що помітні, поширені рослини вимушені в процесі коеволюції виробляти засоби захисту, як, наприклад, жорстке листя з низьким вмістом води або поживних речовин тощо. У багатьох рослин насіння захищено токсичною і (або) твердою оболонкою, деяке насіння отруйне. Однак поживність насіння в процесі еволюції призвела до появи ефективних його споживачів. У багатьох видів більшість насіння падає неподалік від материнської рослини і в міру віддалення від дерева їх кількість монотонно зменшується. В місцях концентрації насіння відбувається найбільше його "поїдання" (рис.4.41).

4.5. ПРОДУКТИВНІСТЬ І ЕНЕРГЕТИКА ПОПУЛЯЦІЇ

4.5.1. ПОТІК ЕНЕРГІЇ ЧЕРЕЗ ПОПУЛЯЦІЮ

Як було зазначено, середовище існування особини має забезпечити її життєві потреби: у середовищі вона знаходить передусім потрібну для життя енергію і матерію. Справа в тому, що особина впродовж активного життя непомітно пов'язана з середовищем якраз потоком енергії і матерії, котрий надходить разом з кормом із середовища до особини, в

якій ці два компоненти і матерія нагромаджуються у вигляді біомаси. Одночасно частина енергії та матерії після певних перетворень особиною надходить до середовища у вигляді продуктів обміну речовин і тепла. Цей процес має назву *біологічної продуктивності організму*. Той самий процес, що й у випадку однієї особини, вирішує долю життя, приросту біомаси, народжуваності і тривалості життя конкретної популяції рослин чи тварин. Потік енергії і матерії через популяцію називають *біологічною продукцією популяції*.

Для того, щоб створити нову матерію — продукцію, необхідний корм (C). Наступний процес засвоєння особиною частини матерії у вигляді корму становить бруто продукції, або ж асиміляції (A). Частина засвоєної продукції йде на побудову тіла особини, яке називають біомасою (продукція нетто P). Наявна в кормі енергія використовується на життєві процеси особини (пересування, втеча, погоня, переживування корму і т.п.), а також розсіюється у вигляді теплової, хімічної (наприклад, газовиділення), світлової, електричної енергії. Оскільки всі організми беруть енергію з окисленої органічної субстанції (вуглецю), її мірилом є *інтенсивність дихання особин* (респірація (R), від лат. “респіро” — дихання).

У тварин неперетравлений корм, а також фекальні рештки (кал, сеча або урина), які виділяються в середовище (FU), є не що інше, як різниця між спожитою їжею і асиміляцією ($FU=(C-A)$).

Подібно до тварин рослини виділяють корінням і надземними органами продукти асиміляції: вуглекислий газ, токсичні метаболіти, а також невикористані метаболізмом сполуки. Як ми вже знаємо, ці виділення можуть бути для інших організмів шкідливими (алелопатія), корисними (біостимуляція) або ж можуть не приносити ні шкоди, ні користі. Крім згаданих виділень, які утворюються внаслідок засвоєння корму, тварини і рослини виділяють ще різноманітні слизи. Всі вони разом (фекалії, сеча, слиз і т.п.) і будуть становити *непродуктивні відходи життєдіяльності особин* (FU).

Розглянемо загальні рівняння енергетичного балансу для особин і популяції, сформульовані польським біологом К.Петрусевичем (1978):

$$\begin{aligned} C &= P + R + FU; \\ A &= P + R = C - FU; \\ P &= A - R = C - FU - R. \end{aligned}$$

Однак слід зауважити, що ці рівняння енергетичного балансу певною мірою спрощені і мають теоретичний характер. Якщо б навіть вдалося в лабораторних умовах контролювати всі названі параметри, наряд чи можна було б домогтися такого ідеального балансу.

4.5.2. ПРОДУКТИВНІСТЬ ПОПУЛЯЦІЇ

Розглядаючи ідею продуктивності в екології, К.Петрусевич наводить такий приклад. Якщо в певний момент T_1 маємо, наприклад, 10 особин (N_1), а в момент T_2 їх виявилось $N_2=20$ особин, то це означає, що різниця $N_2 - N_1 = \Delta N = 10$. Це може бути у випадку народження 10 особин і відсутності відпаду або у випадку народження 25 особин і загибелі 15, а також при народженні 100 особин і загибелі 90.

Таким чином, різниця стану, підкреслює К. Петрусевич, говорить нам дуже мало або й зовсім нічого про те, який був доплив особин до популяції. Отже, збільшення особин у популяції і є її продукцією, вираженою в особинах. Однак кожна особина має свою масу, а отже, сумарна маса особин популяції являє собою масу популяції, яка може виражатися в одиницях маси – тоннах, центнерах, кілограмах, грамах чи міліграмах.

У першому і другому випадках у енергетичному балансі особин продукція складається з двох елементів: приросту чи зменшення біомаси і одночасно продукції потомства. Причини спаду динаміки є різні: натуральна смертність, втрати, які несе популяція внаслідок її експлуатації іншими популяціями на певному трофічному щаблі.

Часто доплив і відплив з популяції зображають у вигляді водяного стовпа з різними варіантами вхідного і вихідного отворів (рис.4.42). Надходження води до резервуару (p) ілюструє продукцію популяції, а розхід (e) – елімінацію (втрати, відпад, винесення особин за межі популяції). Висота водяного стовпа (h) ілюструє щільність популяції. В такому випадку втрати e є функцією продукції і щільності популяції: $e = f(p, h)$. Коли потік є сталий, то ширина вхідного і вихідного отворів може бути чи великою, чи малою, а пропорція водяних стовпів залишається однаковою $h_1 = h_2$. Цей випадок добре ілюструють наведені на початку розділу варіанти зміни чисельності популяції при загальному її збільшенні на 10 особин. В іншому випадку врівноважений стан забезпечується більшим допливом і меншим відпливом біомаси.

Як бачимо, цей багатоконпонентний і динамічний процес тяжко вкла-

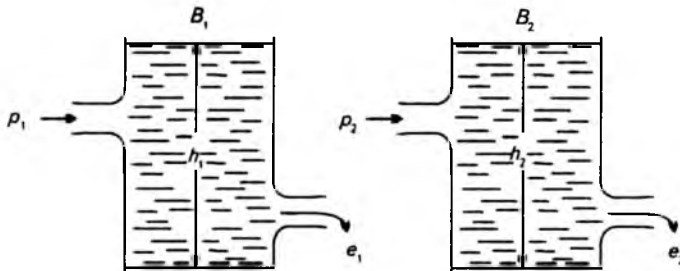


Рис. 4.42. Врівноваження взаємного стану біомаси (B), продукції (p) і відпаду (e). Цей стан біомаси може утримуватися як при високому рівні продукції системи, так і при низькому.

сти в рамки простого рівняння, яке краще всього могло б розв'язуватися в умовах, коли можна було б припинити відпад і провести обміри біомаси. Однак у природі (як і в лабораторії) цей динамічний процес зупинити не можна, як не можна зупинити життя.

У звичайних умовах загальну продукцію популяції можна зобразити приростом біомаси (ΔB) і елімінацією або відпадом (E):

$$P = \Delta B + E.$$

Зауважимо, що найвищий рівень продуктивності популяції у випадку найменшого відпаду. В природі трапляються такі випадки в агроценозах, коли кількість організмів експлуатуючої популяції усувається методами хімічного захисту, забезпечуючи можливість максимального приросту експлуатованої популяції.

В рівнянні Р. Вігерта, Ф. Еванса (1964) оцінюється первинна продукція з урахуванням впливу, який на неї має явище детрифікації рослинного матеріалу:

$$Y_1 = (b_n - b_0) + (a_n - a_0) + \sum_{i=1}^n x_i,$$

де Y_1 — вся продукція біомаси в межах $t_2 - t_1$; b_n, b_0 — стан рослинної біомаси в часі $t_2 - t_1$; a_n, a_0 — кількість відмерлого рослинного відпаду

в межах часу $t_2 - t_1$; $\sum_{i=1}^n x_i$ — кількість рослинного опаду, розкладеного

в межах $t_2 - t_1$.

Обмір первинної продукції природних угруповань охоплює, крім оцінки станів біомаси, кількість усього матеріалу та з'ясування темпів розкладу мертвого матеріалу.

В популяціях, які в річному циклі дають лише одне покоління, а межі розроджуваності є короткі, оцінка продукції може бути проведена в межах початкового виходу особин (N_0) та їх наступної редуції. Прикладом такого виду є бурякова стонка, яка проходить чотири личинкові стадії, під час яких живе на листях буряка, годуючись ними. Стадія лялечки перебуває в ґрунті, а доросла особина знову живе на листях буряка аж до настання холодів, після чого заривається в землю на зимування. Оцінка повної чисельності особин у популяції можлива з урахуванням відкладених яєць. Оцінка росту чисельності у різних стадіях личинки можлива на підставі кривої редуції (рис. 4.43). Продукція, створена в окремих стадіях личинки, є функцією термічних умов середовища. Загальна продукція популяції в стадії личинки (P) дорівнює

$$P = \sum_{L_i}^{L_2} \cdot B \frac{N_1 - N_0}{2},$$

де ΔB — приріст біомаси на даній стадії личинки; N_0, N_1 — початкова і кінцева чисельність особин у даному стані личинки; L_1, L_4 — чергові стадії личинок.

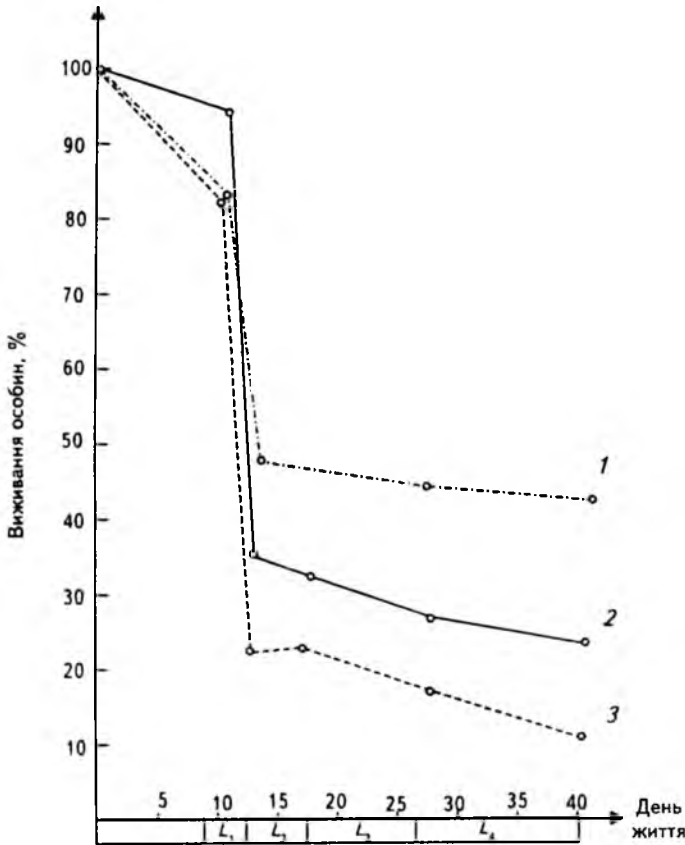


Рис. 4.43. Хід природного розмноження буревої стопки на посівах буряка в західній частині Польщі:

1 — в кінці червня, 2 — в липні, 3 — на початку серпня,
 L_1 - L_4 — чергова стадія личинки.

Загальна продукція, яка обіймає повний цикл розвитку виду, дає достатньо даних про приріст біомаси і стан енергії, закладеної в літньому жуку, який з'являється в серпні й інтенсивно жирує на посадках буряка до викопування або до повного з'їдання листа.

У популяціях, в яких декілька поколінь виступає одночленно, а розвиток має тривалий характер, основним способом визначення продукції є дослідження *обороту особинами*. Обороти популяції називають ротацією біомаси в межах певного часу:

$$Q = P/V, \text{ звідки } P = B \cdot Q.$$

Можна цей оборот виразити в особинах:

$$Q_N = v/N,$$

де v — чисельність особин, яка була в популяції; N — її середня чисельність.

Оборот, як і інші параметри продуктивності (P, A, R, C, FU), розглядають у певних часових межах (звичайно за рік, за сезон). Звідси витікає загальне визначення продукції: *це повна кількість органічної матерії, створена в даному (певному) часі, не використана на дихання ($P=A-R$), незалежно від того, чи залишилася ця матерія в популяції на кінець даного часу ($P = \Delta B + E$), чи буде винесена.*

Наведемо п'ять різних варіантів математичного виразу продукції за К.Петрусевичем:

1) $P = A - R$ (сальдо нетто між допливом енергії і коштом на її утримання);

2) $P = C - R - FU$ (сальдо нетто вжитого корму і фекалій разом з уринами (сечею) та кошту утримання);

3) $P = \Delta B + E$ (приріст біомаси разом з відпадом);

4) $P = Pr + Pg$ (продукція зростає внаслідок росту тіл і розроджуваності);

5) $P = B \cdot Q$ (середня біомаса в обороті).

Отже, біомаса, створена популяцією за одиницю часу, є продукція нетто цієї популяції. На цю продукцію накладаються два процеси: приріст чисельності особин, випродукованих популяцією, а також приріст біомаси цих особин.

4.5.3. ЕКСПЛУАТАЦІЯ ПОПУЛЯЦІЇ

Проблема експлуатації популяції має як теоретичне, так і практичне значення. Це, зокрема, створення основ охорони видів, яким загрожує винищення, а також ведення мисливського господарства і рибальства.

Якщо йдеться про види, котрі потребують посиленої охорони, то виходять з положення, що скорочення чисельності, а також загроза повного винищення популяції є наслідком експлуатації виду консументами, які її використовують як корм. Часто такі проблеми вирішували обмеженням популяції-експлуататора, але ці дії не завжди приводили до позитивного наслідку. Наприклад, в одному з районів штату Арізона (США) у 1905 р. налічувалось близько 4 тис. оленів і дві популяції хижаків — пуми і вовка, які експлуатували популяцію оленя як корм. Однак інтенсивне полювання на цих хижаків призвело до того, що їхня чисельність, починаючи приблизно з 1918 р., стала скорочуватися. Буквально впродовж десятка років поголів'я оленів зросло до 100 тис., але потім почало стрімко падати і в 1939 р. налічувало лише 10 тис. особин. Однією з причин такого спаду стало порушення рівноваги в пасовищній екосистемі: витоптані травостої не могли витримати такий потужний прес та задовольнити кормові потреби дорослого поголів'я, кількість якого колись успішно регулювали хижакі.

В експлуатаційних рядах популяцій спостерігається і такий: рогіз-карась-щука (хижак першого порядку) — людина (хижак другого порядку).

Наслідки експлуатації одної популяції іншою можна представити як нетто кормового ланцюга:

$$E_{\text{нет}} = \frac{\text{корм, споживаний хижаком}}{\text{корм, доставлений для споживання}} \cdot 100 \quad (4.19)$$

Підставивши у формулу дані у калорійному обчисленні, одержимо продуктивність нетто кормового ланцюга.

Компенсувати збитки від експлуатації популяція може трьома шляхами: а) підвищенням народжуваності; б) зниженням смертності; в) підвищенням біомаси в циклі розвитку особин.

4.6. КОНЦЕПЦІЯ ДЕМОЦЕНУ І ПОНЯТТЯ ВИДУ

Як зазначено вище, моноцен, в якому взаємодіють організм і середовище, є нижчою формою організації живого. Життя організму обмежене часом, життя ж популяції в даному середовищі (демоцен) часто існує тривалий період.

Явища, які розвиваються в межах демоцену, пов'язані з трьома головними цілями еволюційної стратегії популяції: 1) забезпечення тривалості популяції в часі; 2) здобуття переваги над конкурентами; 3) опанування внутрішніх і зовнішніх сил, які загрожують популяції знищенням. Ці цілі реалізуються шляхом створення гомеостатичного механізму регулювання життєдіяльності популяції.

Ще у XVIII ст. французький матеріаліст Бюффон (1707–1788) у своїй знаменитій “Природній історії тварин” писав: “Жива істота, хоч би жила вічно, ще не творить виду. Мільярд живих істот однакової будови, які б жили вічно, не дають ще виду. Вид живе єдино в часі, а явище виду нерозривно пов'язане зі знищенням особин і творенням нових”. Вид з'являється тоді, коли особини залишають після себе нове покоління собі подібних.

К. Петрусевич (1978) відзначає чотири критерії виду:

- 1) морфологічний — особини різних видів, морфологічно розбіжні;
- 2) географічний — кожен вид має ареал поширення;
- 3) генетичний — особини одного виду необмежено плодовиті; особини різних видів у природі не схрещуються або ж дають безплідне потомство;
- 4) екологічний — кожен вид має специфічний спосіб використання і пристосування до середовища, займає певну екологічну нішу.

Кожен вид пристосований до свого життєвого середовища. Наприклад, бук лісовий (*Fagus sylvatica*) — вид, географічний ареал якого охоплює значну частину території Європи (від Великобританії до Заходу України, а вчені знаходять його сліди на правому березі Дніпра), складається із багатьох популяцій, пристосованих до свого середовища (популяції бука — далматинські, альпійські, моравські, татринські, карпатські, розточанські тощо).

Морфологічна і генетична специфікації виду повинні мати власти-

вий йому спосіб користування середовищем, а отже, реалізації єдності популяція–середовище (популяція бука на лесових рівнинах, на горбистих карбонатних схилах Карпат, Татр чи Криму). Проблемами пристосування популяцій виду до середовища плідно займалася школа Станіслава Шварца з Єкатеринбурга, яка відійшла від відомого теоретичного постулату: кожен вид пристосований до середовища (якщо б не був пристосований, то давно б загинув). Вчені довели, що вид може пристосуватися до умов середовища, включаючи різні механізми регуляції організму (збільшення серця, нирок, печінки).

Становлення виду є процесом пристосування, який не зупиняється. “Спеціалізація, — пише К.Петрусевич, — акт становлення виду, є станом адаптації; підвид чи популяція може тільки достосувати свої можливості до умов, які змінюються. Новий вид пристосовується іншим способом, змінюючи тип метаболізму, біохімічні реакції на інші, енергетично економічніші. Форма (підвид, популяція) широко розміщеного виду достосовує (адаптує) свої можливості до даних умов.”

Таким чином, демоцен — це система, що являє собою популяцію певного виду, який “довірив” останній продовження роду в певних, часто незвичних умовах середовища. Сосна звичайна має свої популяції і на дюнних згорбленнях, і на скельних розсипах, і на болотах. І кожна з них гідно несе свою “безстрокову вахту” в ім’я невмирущого життя на Землі.

Розділ 5

БІОЦЕНОЛОГІЯ (СИНЕКОЛОГІЯ)

5.1. БІОЦЕНОЗ ЯК ПРИРОДНА СИСТЕМА

Період існування життя на Землі сягає близько 3 млрд років, тобто становить майже 2/3 її історії. Протягом цього часу планета огорнулася, за образним висловлюванням В.І.Вернадського, плівкою життя, званою біосферою. На кожному клаптику Землі, де існує життя, на суші й у воді, трапляються різні види рослин, тварин і мікроорганізмів, які в межах однієї ландшафтної зони об'єднуються в подібні угруповання лісів, лук, боліт, озер. Вони утворюють природні системи, в межах яких певним умовам місцезростання відповідають специфічний склад флори і фауни, а також мікроорганізмів, які взаємодіють між собою.

Завдяки взаємодії рослин, тварин і мікроорганізмів біоценоз стає дещо більшим, ніж просто сума складових частин. Це складне природне угруповання, яке разом зі середовищем називають *плеоценом*. Біологічним компонентом плеоцену є біоценоз, середовище існування якого називають *біотопом* (від грецьк. *біос* — життя, *топос* — місце).

Іншими словами, біоценоз — це своєрідна комунальна квартира популяцій. Одні популяції в цій оселі домінують, інші відіграють якусь другорядну роль, а окремі — немов ті волоцюги, що випадково потрапили в цю компанію та й затрималися в ній надовго. Погляньте на березовий гай — це типове угруповання, де панує популяція берези, яка дає змогу існувати під її кронами багатому різнограв'ю з популяцій тонконога, грястиці, дзвіночків, перстачу. В особливому становищі тут перебуває гриб підберезовик, плодовим тілом якого ласують слимаки. Слимаків у полі зору пильно тримають швидкі синиці. Не проминуть вони і дощового черв'яка, який полюбає ритися в дернистому ґрунті березового гаю, перемелюючи змертвілі рештки гілок і листя.

Як бачимо, популяція адаптується не лише до абіотичного, але й до біотичного середовища, в якому вона має як друзів, так і ворогів. Оточення (дерева, кущі, трави, тварини, мікроорганізми) популяції сосни у свіжому борі значною мірою відрізняються від оточення її родички, що росте в сфагновому болоті. Популяція дуба звичайного в діброві займає панівне становище, тоді як у суборі вимушена виконувати другорядну роль у другому ярусі, віддавши перший ярус своїй супротивниці — сосні звичайній.

Багатокomпонентність угруповання, його емерджентні властивості і значна самодіяльність видів ускладнюють визначення біоценозу, а також

утруднюють їх межування (що надзвичайно важливо в практичній діяльності).

Аналіз структури і процесів, які відбуваються в біоценозах, є методом біоценологічних досліджень, які в сфері екології становлять синтетичний розділ, тісно пов'язаний з науками про середовище.

5.2. ВИЗНАЧЕННЯ БІОЦЕНОЗУ

Біоценоз (від грецьк. *біос* — життя, *коїноз* — спільний) — це сукупність рослин, тварин і мікроорганізмів, які заселяють дану ділянку суші або водоймища і характеризуються певними стосунками між собою і пристосованістю до оточуючого середовища. Отже, під біоценозом розуміють стійку систему сумісно існуючої біоти (автотрофних і гетеротрофних організмів). Таким чином, біоценоз — це конкретна спільність живих організмів на певному просторі суші або акваторії. Цей простір з конкретними умовами місцезростання і є біотопом.

Однак повернімося до визначення “біоценоз”, яке було запропоноване у 1877 р. К.Мобіусом — дослідником угруповань устриць і взаємодіючих з ними організмів. За його словами, біоценоз — це “об'єднання живих організмів, яке відповідає за своїм складом, кількістю видів і особин деяким середнім умовам середовища; об'єднання, в якому організми пов'язані взаємною залежністю і зберігаються завдяки постійному розмноженню в певних місцевостях... Якщо б одна з умов відхилилась на деякий час від звичайної середньої величини, змінився б увесь біоценоз... Біоценоз міг би також змінюватись, якби кількість особин одного виду збільшувалась або зменшувалась завдяки діяльності людини, або ж один вид повністю зник із угруповання, або, нарешті, до його складу ввійшов новий...”

Р.Дажо, аналізуючи підходи К.Мобіуса до визначення біоценозу, зробив такі зауваження. По-перше, Мобіус відносить до біоценозу всю масу тварин і рослин, які присутні в банці з устрицями, включаючи макроскопічні та мікроскопічні форми, що є, підкреслює автор, цілком логічним. Однак у практиці вивчення всіх компонентів є просто неможливим, найчастіше вивчають якусь певну групу видів, котрі є характерним віддзеркаленням впливу на це угруповання умов місцезростання.

По-друге, види, які утворюють біоценоз, пов'язані один з одним взаємозалежністю. Це відрізняє біоценоз від скупчення (взаємної залежності немає, наприклад, пташиний базар) і від згуртування (де існує інтраатракція — взаємопритягування: наприклад, зграя вовків). Взаємозалежність компонентів біоценозу є такою, що зміни, які стосуються тільки одного виду, можуть відбитися на усьому біоценозі і навіть зумовити його розпад. Це не тільки паразитизм, коменсалізм, симбіоз і навіть хижацтво, але й більш складні взаємовідносини, що зачіпають значно більше форм і відбуваються на віддалі.

По-третє, біоценоз перебуває в безпосередній залежності від комплексу факторів зовнішнього середовища, тоді як згуртування являє собою закриту систему, відносно незалежну від оточуючого середовища (наприклад, коливання температури у вулику є незначним завдяки інтенсивній роботі крилець бджіл, які перетворюють механічну енергію в теплову). Існування ж скупчення залежить лише від одного фактора середовища, яким є його центр (водне плесо).

По-четверте, не можна погодитися з визначенням біоценозу як угруповання, що перебуває в стабільній рівновазі та стійкості в часі. Про стабільність організму можна судити, виходячи лише з масштабів людського життя. Якщо ж тривалість біоценозів оцінюють за геологічною часовою шкалою, то зникнення біоценозів буде залежати від багатьох факторів, зокрема циклічності клімату. Виділяють біоценози стійкі, тривалість яких сягає сотень років (буковий ліс), і циклічні (гриби, комахи в стовбурі дерева). Слід вважати застарілим уявлення Мобіуса про біоценоз як місце розмноження особин, оскільки такий біоценоз функціонував у специфічному морському середовищі. Р. Даждо вважає синонімом біоценозу такі терміни, як *асоціація, угруповання*.

З екологічної точки зору критеріями виділення біоценозів і плеоценів (біогеоценозів) є видовий склад флори і фауни, часова тривалість системи та просторових меж. Угруповання можна назвати біоценозом лише тоді, коли воно відповідає таким критеріям (Троїан, 1978):

1. *Має характерний видовий склад*. Існує дві характерні групи видів: а) домінантні види, які творять зовнішній вигляд біоценозу (очеретовий, сосновий, ковиловий, сфагновий, вересковий), причому кожен з них має свою особливу, неповторну зовнішність; б) субдомінантні види, які хоч і не виділяються так виразно, як перша група, але завдяки вузьким стенотипам, як правило, віддзеркалюють своєю присутністю умови місцезростання. Характерні види вказують на ці специфічні умови середовища, хоча часто не є видами-домінантами. Наприклад, коли ми згадуємо про барвінок, то бачимо діброву, в якій домінує дуб.

2. *Має необхідний набір видів*. Біоценоз є системою, в межах якої реалізується обіг матерії й енергії, який здійснюється між компонентами біоценозу і середовища. Тому біоценозом може називатися лише така система, яка містить усі елементи, необхідні для реалізації обігу матерії. Першочерговим джерелом такого обігу є автотрофи, або продуценти. До другої групи належать гетеротрофи, які живляться продукованою рослинами чи тваринами органічною матерією (рослиноїди, хижакі і паразити). Третю групу становлять деструктори — мікроорганізми, які перетворюють органічні зв'язки в неорганічні. Всі групи організмів забезпечують те, що ми називаємо *повночленністю* біоценозу. Відсутність окремих членів у тій чи іншій системі не дає права називати її біоценозом, а лише частиною біоценозу, або ж *неповночленним* біоценозом.

3. *Характеризується певною тривалістю в часі*. Біоценоз з його видовим складом є системою стійкою і довговічною, однак його мешканці мають різну тривалість життя. Наприклад, у мікробів вона триває хви-

лини, в дрібних безхребетних — дні, в крупних — роки, а лісові дерева живуть сотні років. Окремі біоценози тропічних лісів вирізняються геологічною історією, тоді як на місцях згарищ чи евтрофних озер розвиваються цілком юні біоценози.

4. *Має свою територію і межі.* Простір, на якому функціонує окремий біоценоз, вирізняється однорідністю й особливістю умов біотопу. Малі біоценози можуть існувати на кількох метрах квадратних (джерело з його особливим тваринним і рослинним світом), тоді як діброви українського Чорного лісу, наприклад, простяглися на сотні квадратних кілометрів зі сходу до заходу. Головним у визначенні межі біоценозу є повночленність і реалізація обігу матерії.

Виділити межі між двома біоценозами нескладно, якщо їх абіотичні та біотичні чинники помітно відрізняються (озеро і лука, ліс і поле, болото і лука річної заплави). Однак і в межах цих біоценозів, якщо уважніше їх дослідити, можна побачити дрібніші повночленні утворення. Найчастіше межі біоценозу визначаються з урахуванням характерних життєвих форм (дерева, чагарники, лісові, лучні чи степові трави), тобто членуванням фітоценозу. Фітоценози вивчає молода наука *фітоценологія*, а зооценози — *зоосоціологія*. Складність у вивченні біоценозів полягає в тому, що тваринні організми можуть мігрувати у сусідні фітоценози і тому не можна стверджувати, що певному рослинному угрупованню обов'язково відповідає якесь одне угруповання тварин. Одне рослинне угруповання може служити кормовою базою для кількох видів консументів, і навпаки, один вид тварин може годуватися в декількох різнотипних рослинних угрупованнях. Тому вивчення біоценозів вимагає глибоких досліджень не лише флори і фауни, але і функціонування окремих чинників біоценотичної системи.

5.3. КЛАСИФІКАЦІЯ БІОЦЕНОЗІВ

У процесі вивчення біоценозів склалися різні підходи до їх класифікації, зокрема: 1) географічний (середовищний); 2) історико-періодичний; 3) структурно-фізіономічний; 4) функціональний; 5) екосистемний (Троjan, 1975).

1. *Географічний (середовищний)* полягає у членуванні біоценозів за фізико-географічними зонами, які, в свою чергу, характеризуються за кількістю променистої енергії, що надходять на земну поверхню. Другим чинником, від якого залежить розвиток рослинності як автотрофного блоку біоценозу, є атмосферні опади, кількість яких неоднакова в різних кліматичних зонах.

2. *Історико-періодичний підхід* дає змогу виділити біоценози за періодом існування їх на Землі. Найтриваліший період існування мають океанічні біоценози (кілька мільйонів років). Вік суходільних і прісноводних біоценозів є значно коротший. Найстаріші з озер і лісів існують з кінця третинного періоду. До них належать озеро Байкал, а також тропічні і субтропічні ліси.

Водночас біоценози суші Північної Європи, Азії та Америки належать до дуже молодих, оскільки вони з'явилися і розвивалися після відступу льодовика, тобто близько 10 000 років. Виходячи з точки зору адаптації, можна зауважити, що старі біоценози краще адаптовані, ніж молоді, хоча це не означає, що в старих біоценозах є більше видів, ніж у молодих. Більша різноманітність в молодих біоценозах виражається більшою кількістю родин, родів і різновидів.

3. *Структурно-фізіологічний підхід* витікає з характерної будови рослинного покриву та особливостей представників тваринного світу: тропічні ліси з мавпами, африканські савани з жирафами, американські прерії з бізонами, тундра з оленями і т.п.

4. *Функціональний підхід* опрацьований ще слабо. Перші спроби розробки такої класифікації зробили російські вчені Перельман, Родін і Базилевич. Складність їх розробки полягає в міграційній нестабільності гетеротрофів, що ускладнює визначення обсягу кругообігу матерії.

5. *Екосистемний підхід*. Розрізняють *мікроекосистеми* (наприклад, біоценоз-стовбур мертвого дерева), *мезоекосистеми* (ліс або став) і *макроекосистеми* (океан).

Враховуючи, що більшість біомаси припадає на рослинність, основні класифікаційні підходи базуються якраз на цьому елементі біоценозу. Термін біоценоз використовується безвідносно до величини угруповання: *наземний, прісноводний чи морський*. Виділяють за величиною три рівні угруповань: біоми, асоціації та синузії.

Біоми, або ж рослинні формації чи комплекси, являють собою однорідні угруповання, які не залежать від складу рослинності. Вони займають значний простір і регулюються макрокліматом (африканська савана з акаціями, баобабами, населена крупними травоядними жирафами, антилопами, зебрами; діброви Лісостепу і букові ліси Карпат з їх багатогою характерною фауною тощо).

Асоціація. Біоми неоднорідні за своїм складом і в них завжди можна виділити локальні, добре окреслені угруповання видів. Це і є асоціації, тобто біоценози в певному розумінні цього слова. Буковий ліс з його флорою і фауною становить біоценоз. Біоценози — це і лісосмуги, і плодово-ягідні сади, і заплавні луки з їх розмаїттям тваринного світу, і плантації зернових і просапних культур.

Синузії — це мікроасоціації. Біогрупа берези з кількох дерев у буковому лісі, поверхня скелі з мохами і лишайниками, зарості днища закинутого кар'єру — це *мікроасоціації*, які є ареною життя рослинних і тваринних організмів.

У геоботаніці (фітоценології) до більш дрібних одиниць, ніж синузії, належить ярус (горизонт), який вирізняється вертикальним поширенням. У лісі виділяють деревний, чагарниковий і трав'яний яруси.

Сукупність організмів, що займають обмежене місцезростання і не поділяються на яруси та горизонти, називають *консорціями* (стовбур дерева з його фауною і флорою, потік з рослинами і тваринами, що його заселяють).

Перехід від одного біоценозу до іншого може бути поступовим. Однак у всіх випадках існує перехідна зона. Якщо це перехід від одного біому до іншого, то він може мати протяжність декілька десятків кілометрів (такою є перехідна зона між смугою хвойних лісів Канади і північно-американських прерій). Перехід від одної асоціації до іншої може мати всього кілька метрів. Цю перехідну зону називають *екотон*ом.

До екотону належить, наприклад, перехід від поля до лісу, вкритий чагарником (узлісся). Фауна екотону як у видовому, так і в чисельному відношенні є багатшою за фауну сусідніх біоценозів, оскільки тут відбувається переміщення видів. У цьому проявляється так званий *крайовий ефект*, або *ефект узлісся*. Його повинні завжди враховувати як екологи, так і лісівники, охороняючи, оберігаючи і збагачуючи узлісся.

5.4. ВЛАСТИВОСТІ БІОЦЕНОЗІВ

У часових і просторових межах існування біоценозу спостерігаємо ряд особливостей, які стосуються організації процесів, що в ньому відбуваються, а також внутрішніх і зовнішніх зв'язків. Визначальними для подальшого вивчення біоценозу були праці Тенслі (1935) і Тінеманна (1944). П.Трояном виділено п'ять основних властивостей біоценозу: а) єдність біотопу і біоценозу; б) організаційні основи біоценозу; в) основи автономії біоценозу; г) основи екологічної рівноваги; д) основи екологічної сукцесії.

Єдність біотопу і біоценозу. Всі абіотичні і біотичні компоненти, що входять до складу плеоцену (біогеоценозу), пов'язані між собою таким чином, що явища, які з'являються в одних елементах системи, впливають на процеси і стани в інших її складових. Біотоп впливає на біоценоз, який, в свою чергу, діє на стан біотопу.

Організація біоценозу. Види, що входять до складу біоценозу, пов'язані між собою біоценотичними залежностями, внаслідок яких утворюється специфічна організаційна структура, що спирається на багатосторонні зв'язки між окремими компонентами, зокрема на кормові та конкурентні (продуценти, консументи, автотрофи, гетеротрофи, редуценти).

Автономія біоценозу. Територіальна відокремленість, внутрішня організація, а також взаємозв'язок і взаємозалежність усіх компонентів творять автономію плеоцену і його біоценозу. Автономія плеоцену нерозривно пов'язана з його організацією, у випадку порушення організації настає дезінтеграція системи і її розпад. Наприклад, рекреаційна дигресія приміських лісів або ж забруднення їх полютантами веде до розпаду лісових біоценозів.

Екологічна рівновага. Плеоцен як природна система перебуває в стані динамічної рівноваги. В процесі еволюції природний комплекс адаптувався до умов місцезростання і вивести його з цієї рівноваги можуть лише якісь зовнішні (посуха, пожежа, інвазія шкідників, людська діяль-

ність) чи внутрішні (демографічна ситуація і різкий спад народжуваності виду або повальна смертність) фактори.

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. Букові праліси приполонинної смуги Закарпаття являють собою таку сукцесію.

Отже, біоценоз — це просто сума видів, що його утворюють, але й сукупність взаємодій між ними. Емерджентні властивості, які він має, проявляються лише завдяки цій взаємодії. Приклад емерджентних властивостей діброви — це видове розмаїття, межі подібності конкуруючих видів, структура кормової мережі, біомаса і продуктивність угруповання.

Таким чином, *екологія біоценозів (синекологія)* — наука про емерджентні властивості структури і функції багатовидових біологічних об'єктів.

5.5. СТРУКТУРА БІОЦЕНОЗУ

5.5.1. ПРОСТОРОВА НЕОДНОРІДНІСТЬ БІОЦЕНОЗІВ

Усі біоценози суші і вод 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 місцезростань, які колонізували організми. Заселенням біотопу організмами починається цикл змін у середовищі, спричинений активністю біологічних компонентів.

Просторову структуру біоценозу можна розглядати в декількох різних аспектах: поверховість, чи ярусність, біоценозів; розмежування біоценозів, що має два типи структури (перша є характерною для водних екосистем з їх шарами більшої і меншої освітлюваності водної товщі; друга більше відповідає біоценозам суші, між якими утворюється перехідна зона, названа екотонем).

Неоднорідність середовища і біоценозів, яка трапляється у вигляді окремих біоценотичних зон, розглядається вченими як явище мозаїчності і становить предмет окремих досліджень структури (рис.5.1).

5.5.2. ВЕРТИКАЛЬНА СТРУКТУРА БІОЦЕНОЗУ

Особливу ярусну структуру водних і наземних біоценозів формують різні умови освітлюваності, які зумовлюють одночасно і ефективність утворення первинної продукції біоценозу. Сформована в просторі і часі ярусність первинного рослинного середовища створює ефективні умови для функціонування відповідних ярусів зооценозів.

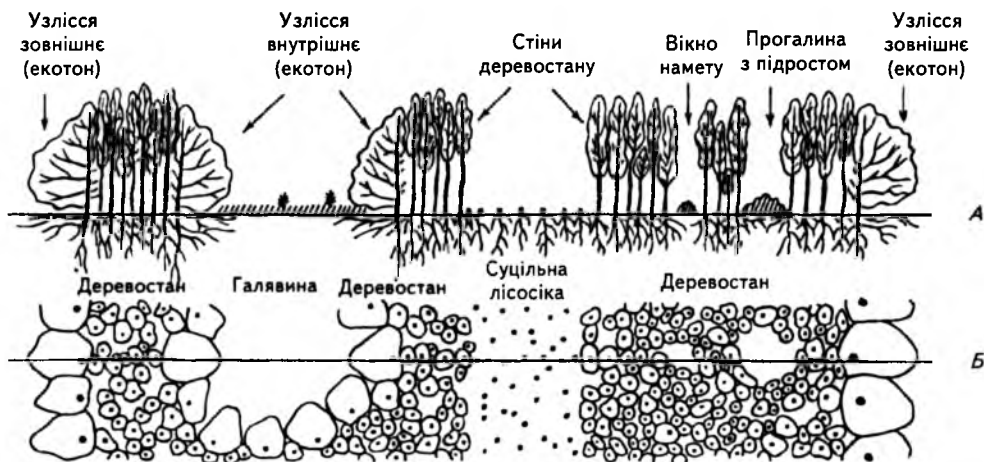


Рис. 5.1. Вертикальна (А) і горизонтальна (Б) структури лісового біоценозу.

Основним фактором, котрий творить градієнт вертикального розчленування середовища, є кількість фотосинтетичної енергії, що надходить у різні яруси екосистеми. Для водних біоценозів це і є *первинний фактор* розшарування товщі води. Поглинання сонячної енергії цими шарами є надзвичайно інтенсивним. В океанах і морях виділяють фотичний шар, глибина якого сягає 400 м від дзеркала води. Товщина шару води, в якій сонячне світло є в кількості, що перевищує компенсаційну точку фотосинтезу рослин, становить приблизно 80 м. Обстеження фотичного ярусу виявили помутніння води, причиною якого часто є численність і активність організмів у поверхневих її шарах.

Градієнт проникнення сонячних променів у біоценози суші має *вторинний характер* і залежить від розвитку рослинності й особливо проявляється в лісових біоценозах. Деревний ярус, в якому реалізується більшість фотосинтетичних процесів, охоплює головний ярус крон. Він є віддалений на декілька або й десятки метрів від поверхні землі. Існуючі під наметом верхнього ярусу світлові умови залежать від біологічних властивостей видів дерев, які домінують у даному типі лісу. В тропічних і хвойних лісах кількість сонячного проміння, що досягає земної поверхні, непомітно змінюється в річному циклі. Причина полягає в малій зміні листяного шару й ажурності крон. У листяних лісах ця *стратифікація* (від лат. *стратум* — шар, *фаціо* — роблю) більш помітна у зв'язку із сезонною зміною листяного покриву.

Лісова піднаметова трав'яна рослинність найкраще розвивається навесні. Згодом, коли листя разом з гілками утворюють щільний намет, розвиток цього ярусу затримується, оскільки ці умови витримують лише тіньолюбні види. В лісах зі сталим листяним покривом трав'яний ярус менше змінюється протягом річних циклів і залежить головним чином від вертикальної структури намету (одно-, дво- чи триярусного). У

біоценозах суші ярусна структура фітоценозів і зооценозів значною мірою накладається одна на одну. У водних біоценозах спостерігається розмежування фіто- і зооценозів. Наприклад, продуценти — це водні рослини, що живуть у верхніх шарах води, а риби, які ними живляться, селяться на дні водоймищ. Особливо значне розмежування в морських біоценозах, де риbam доводиться кілька кілометрів підійматися з дна моря до своїх “пасовищ” у фотичній зоні.

У вертикальній структурі лісових біоценозів, де стратифікація виражена більш чітко, ніж в інших біогеоценозах суші, налічується чотири основних яруси (хоча можна виділити й більш дрібні):

1. *Ярус крон* розташований найвище у лісових експозиціях. Його товщина і віддаленість від поверхні землі залежать від видового складу дерев. В однородних і одновікових лісових насадженнях шар крон є одноярусний. Багатовидові деревостани зі складною віковою структурою мають дво- триярусний намет (рис.5.2). Намет може мати декілька окремих

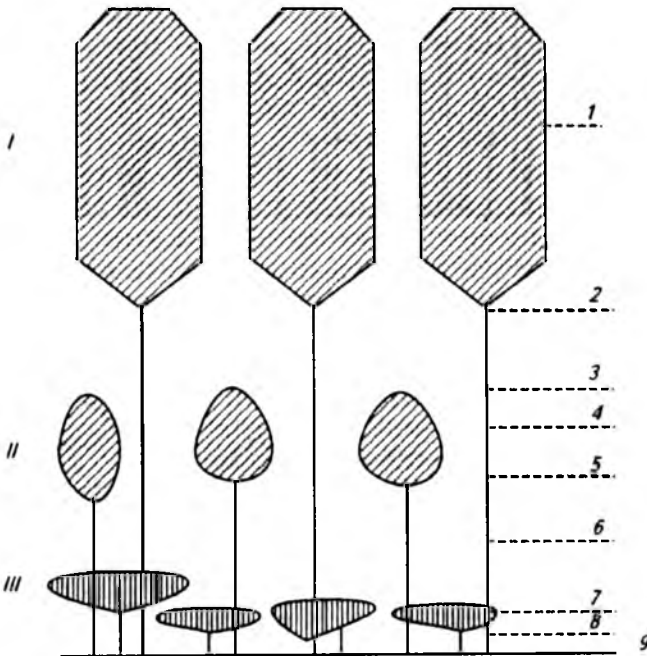


Рис. 5.2. Співвідношення рослинних ярусів та біогеоценотичних горизонтів:

I — перший ярус деревостану (висота 20–22 м); *II* — другий ярус деревостану (висота 10–12 м); *III* — третій ярус угруповання-підлісок (висота 2–3 м); 1 — верхній (“діяльний”) біогеогоризонт фотосинтезу першого деревного ярусу (потужність близько 4 м); 2 — нижній біогеогоризонт фотосинтезу першого деревного ярусу (потужність близько 2 м); 3 — перший стовбурний, або міжнамстовий, біогеогоризонт (потужність 2–6 м); 4 — верхній (“діяльний”) біогеогоризонт фотосинтезу другого деревного ярусу (потужність близько 2 м); 5 — нижній біогеогоризонт фотосинтезу другого деревного ярусу (потужність близько 2 м); 6 — другий стовбурний, або міжнамстовий, біогеогоризонт (потужність 4–7 м); 7 — біогеогоризонт фотосинтезу підліску; 8 — мікродиференційований піднамстовий біогеогоризонт (потужність близько 1 м); 9 — нанодиференційований піднамстовий біогеогоризонт (потужність близько 0,2 м).

ярусів: у субучинах верхній ярус творить сосна, а нижчий, окремий, — дуб, граб. У тропічних лісах шар крон займає до 80% усієї вертикальної структури (рис. 5.3).

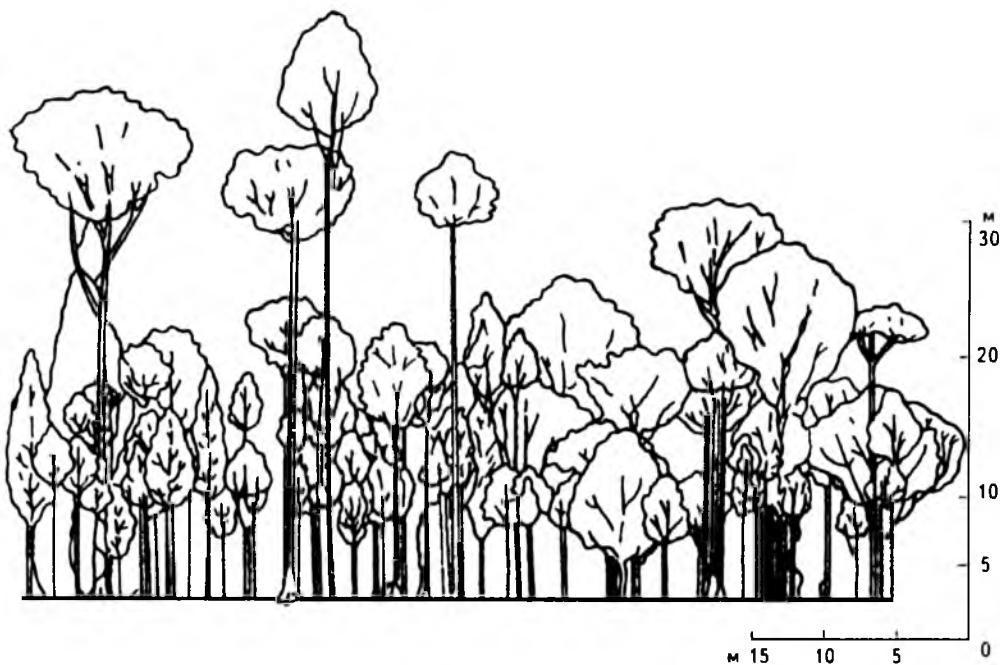


Рис. 5.3. Ярусність у тропічних джунглях (острів Борнео).

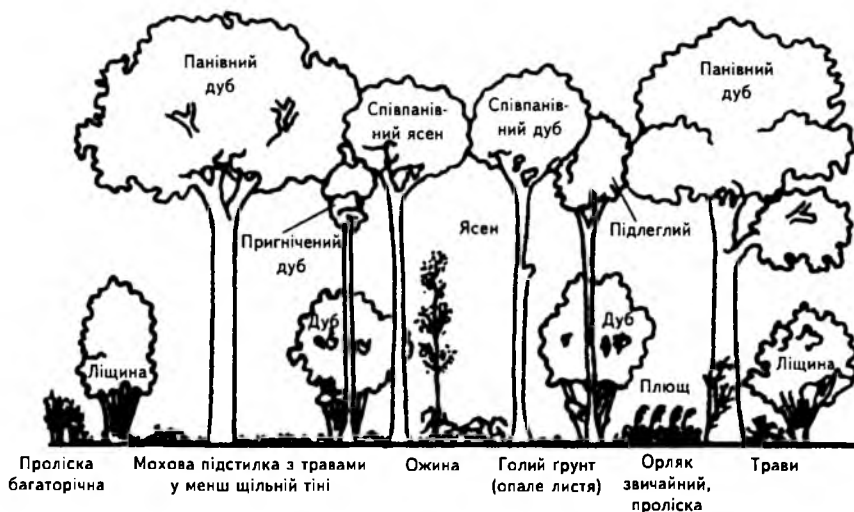


Рис. 5.4. Профільна діаграма дубового насадження з показом групи рослин, що належать до одного біотопу (не в масштабі).

2. *Чагарниковий, або підлісковий, ярус* охоплює як чагарники, так і дерева, які в даних умовах можуть розвиватися у вигляді чагарника.

Групу дерев, утворену з молодого покоління лісу, лісівники називають *підростом* (молоді дуб і ясен на рис.5.4).

3. *Трав'яний ярус* включає однорічні й багаторічні трави, а також чагарники.

4. *Приземний ярус* складається з мохів і лишайників.

Таким чином, *ярусність* — це розчленування фітоценозів на структурні або функціональні горизонти (шари, яруси), які мають різний ступінь зімкнення і відіграють неоднакову роль в асиміляції і акумуляції речовин і енергії, в безпосередньому і опосередкованому впливі на життєдіяльність організмів угруповання. Ярусом називають частину шару рослинного угруповання, в якій розміщені асимілюючі органи рослин — листя, стебла або всмоктуючі ділянки коріння, а також запасуючі підземні органи рослин (коріння, кореневища, цибулини, бульби).

У трав'яних фітоценозах також виділяють яруси (частіше 2–3, а деколи — 4), хоча вони виражені не так чітко, як у лісових. Рослини тут розташовуються залежно від того, де знаходиться основна маса асимілятивних органів. Наприклад, у лучних фітоценозах перший ярус утворюють тимофіївка лучна, грястиця збірна; другий — лисохвіст лучний, конюшини рожева і лучна, герань лучна, тонконіг лучний; третій ярус — так звані низові злаки — тонконіг однорічний, конюшина повзуча, кульбаба лікарська.

Рослини різних ярусів живуть в неоднакових фітокліматичних і ґрунтових умовах, тому вони розрізняються не лише за висотою, але й за екологією та біологією, вимогами до світла, вологи, температурного режиму, способами поширення насіння, плодів. Однак у межах одного ярусу створюються подібні умови, а тому рослини, які тут ростуть, набувають однакових ознак.

Просторове розміщення рослин за ярусами спостерігається як в наземній частині фітоценозу, так і в підземній. Підземні яруси розрізняють за глибиною всмоктуючих частин коріння. Завдяки підземній ярусності коріння різних видів рослин поглинає воду і поживні речовини в різних горизонтах ґрунту. Це дає змогу на одній і тій самій території розмістити велику кількість рослин. Наприклад, в широколистяних лісах коріння дерев сягає глибини 5–6 м, коріння чагарників — 2–3 м, коріння багатьох трав (яглиці, пирію, папоротей та ін.) проникає на глибину понад 100 см, годі як коріння копитняка розташоване в приповерхневих шарах — на глибині 25–40 см.

Ярусність дає змогу значно зменшити конкуренцію між рослинами в фітоценозі і розселитися їм на одній території у великій кількості. Наприклад, у в'язовому лісі, завдяки ярусності, видове насичення майже в чотири рази вище за те, що було в ньому при одному лише деревному ярусі, а екземплярна насиченість вища навіть у 2000 разів.

Антропогенізація лісових і лучних фітоценозів, зокрема ґрунтові дигресії, а також спрощені посадки і посіви культур ведуть до збіднення ярусної структури і видового складу фітоценозів.

Тваринний світ, подібно рослинному, поділяють на два яруси життя (Погребняк, 1968): зооєдафон (види, які живуть в ґрунті) і наземні тварини (рис.5.5). Цей поділ певною мірою умовний. Наприклад, у лісовому біоценозі поряд з видами, весь життєвий цикл яких приурочений лише до одного середовища — підземного (дошові черв'яки, більшість лісових безхребетних, кроти) або наземного (майже всі птахи), є багато й таких, які мешкають в обох його частинах повсякденно (лисиця, вовк, борсук) або ж проходять різні стадії розвитку по чергово то в одному, то в іншому середовищах (багато комах у стадії личинки живуть у ґрунті, а в дорослому віці ведуть наземний спосіб життя). В аридних умовах тварини утворюють систему підземних коридорів, завдяки яким регулюється мікроклімат.

Відомі добові, сезонні та вікові міграції з одного мікробіоценозу в інший. Наприклад, лісові миші значну частину дня проводять у своїх підземних нірках. Підземні нірки ящірок і багатьох змій часто мають вхід не на відкритому місці, а в куртині чагарника, на полювання ж їх мешканці виходять на поверхню землі і за межі чагарника. Багато птахів вдень живляться в чагарнику, а ночують у високопіднятих кронах дерев. Сезонні міграції, пов'язані з ярусами або мікробіоценозами, спостерігаються у ссавців, які впадають у зимову сплячку.

Певним фітоценозам часто відповідають конкретні зооценози. Наприклад, хвойні фітоценози з домішкою берези й осики та рясними заростями ягідних чагарників є домівкою популяції рябчика і тетерука. Горіхоплодонні фітоценози (горіха грецького, ліщини, їстівного каштана, кедрової сосни, а також бука, дуба) заселяють популяції дикого кабана, білки, бурундука, мишей, сойок. Лось, олені та козулі надають перевагу листяним лісам і хащам смеречняків і ялиників з їх багатими кормовими ресурсами — листям, молодими гілочками, травою. Бобри живуть у прибережних лісах з пануванням вільхи, осики й берези, які є не лише їхнім кормовим ресурсом, але й підручним будівельним матеріалом.

Надзвичайно важливу роль у життєдіяльності біоценозу відіграють ґрунтові зооценози, або зооєдафони. За даними О.В.Чекановської (1960), в 1 дм³ ґрунту виявлені такі безхребетні (шт.):

Найпростіші і бактерії	10 ⁹
Немагоди	3·10 ⁴
Кліщі	2·10 ³
Нижчі комахи	10 ³
Інші членистоногі	10 ²
Коловертки	10 ²
Епхитрсії	50
Дошові черв'яки	2

Як бачимо, найбільше ґрунтовий зооценоз представлений дрібними організмами. За масою вони становлять 50–72% ґрунтових організмів. Мікробна маса відновлюється впродовж року 5–20 разів, а тому сумарна продукція живої речовини сягає кількох десятків тонн з 1 га.

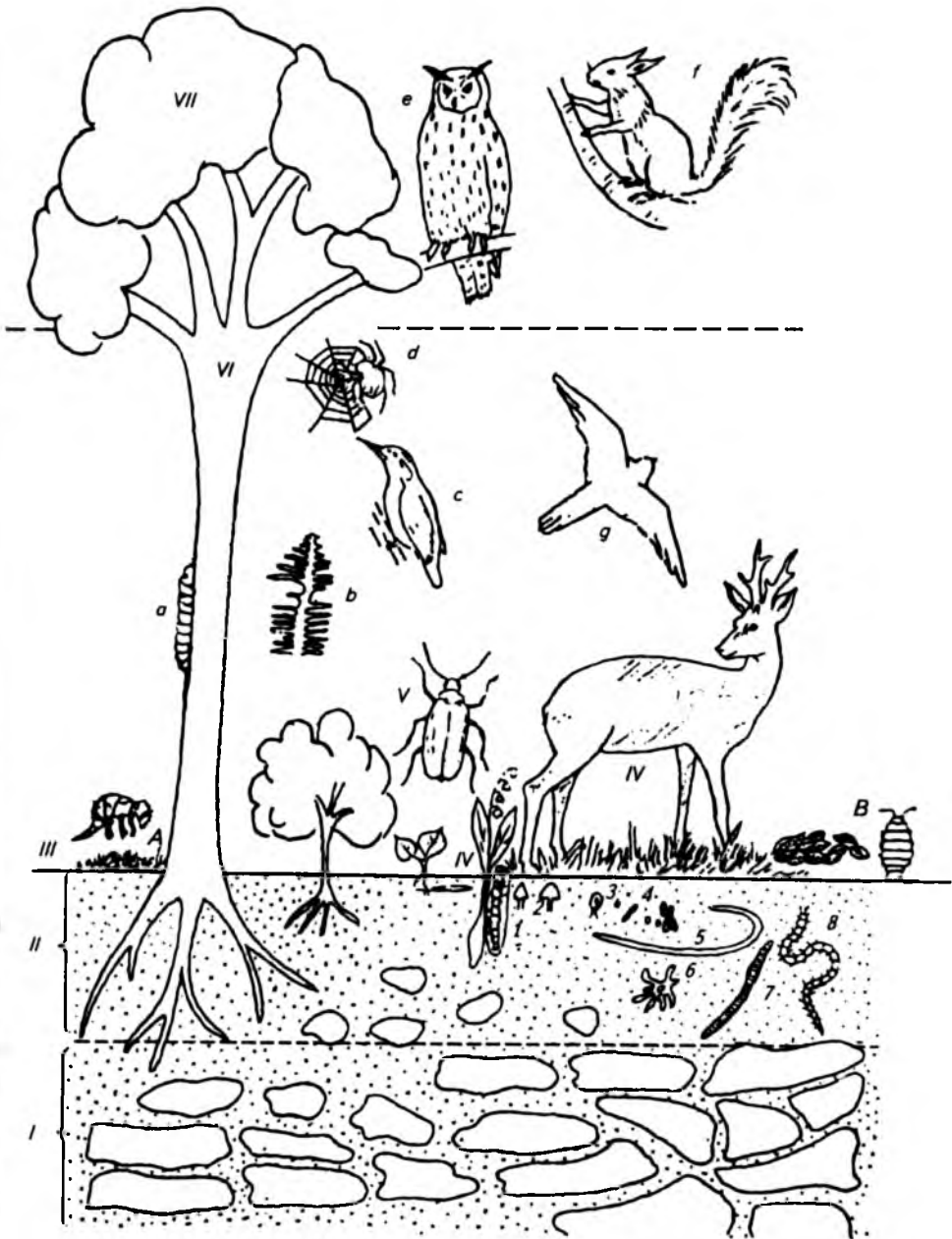


Рис. 5.5. Ярусність у хвойному середньоевропейському листопадному лісі:

- I* – підстеляюча порода; *II* – ґрунт: 1 – лялечка комах; 2 – гриби; 3 – бактеріофаги; 4 – бактерії; 5 – нематода; 6 – амеби; 7 – дощовий черв'як; 8 – багатоніжка;
III – поверхня ґрунту: *A* – подушка моху з ногохвістками; *B* – листовий відпад із стоногами;
IV – трав'яний ярус, козуля; *V* – чагарниковий ярус, *Lytta vesicatoria*;
VI – ярус дерев (на рівні стовбура): *a* – гусінь; *b* – коридори короїдів; *c* – *Certhia familiaris*;
d – павук; *VII* – крона дерева: *e* – пугач; *f* – білка; *g* – сокіл.

У кожному біоценозі його вертикальна структура, або ж ярусність, не є чимось сталим. Ці яруси, заповнені рослинними, тваринними та мікробними формами живої матерії, перебувають у постійному русі: продукують біомасу і накопичують енергію, народжуються і відмирають, піднімаються й опускаються або ж зміщуються латеральними потоками.

5.5.3. ГОРИЗОНТАЛЬНА СТРУКТУРА БІОЦЕНОЗУ

Горизонтальна структура, або *мозаїчність*, біоценозу пов'язана передусім з різноманітністю підстилаючої поверхні: сухіші чи вологіші, родючіші чи пісніші місцезростання, а також потужний чи малопотужний шар ґрунту. Мозаїчність біоценозу розвивається вторинно, оскільки передусім дане місцезростання повинні зайняти рослини. Поодинокі стоячі дерева є місцем заселення окремих видів рослиноїдів монофагів, а також близьких їм видів хижаків і паразитів. Мозаїчність біоценозів може бути пов'язана не лише з умовами місцезростання, але й з особливістю просторового поширення популяцій, які до нього входять, зокрема схильністю до утворення агрегацій. Наприклад, у дібровах трапляються агрегації таких видів, як барвінок, печіночниця, копитняк, а в борах — вересу, брусниці, чорниці.

Як зазначено вище, 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 екогону, є *явище стику*. Полягає воно у збільшенні тут чисельності популяцій стосовно тих, які представлені в обох сусідніх біоценозах. Такими є узлісся, а також порослі деревами і чагарниками нерозорані плато і тальвеги, де скупчується різноманітна рослинність, а також орнітофауна, яка відіграє значну роль у боротьбі зі шкідниками полів.

Аналізуючи структуру біоценозу, виділяють два типи угруповань: *мероценоз* і *стратоценоз*. Мероценози — це угруповання видів, пов'язане з якісно однорідною ділянкою середовища. Такими є, наприклад, купи коров'яків на пасовищах, в яких масово селяться окремі види комах, що поїдають ці екскременти.

Стратоценозами називають угруповання видів, пов'язані з певними ярусами, які входять до складу екосистеми. До таких належать, наприклад, планктон водоймища. Аналогічні стратоценози творять організми, які пов'язані з ярусом крон чи підліском лісового біоценозу.

Для екологів є великою спокусою картографувати угруповання, чітко розмежовуючи їх. Але ця робота з позиції землемірів чи фізгеографів, які фіксують територіальні межі неживих об'єктів з екологічної точки зору, є дуже складною. Здавалось би, що межа озера та суходолу, а отже, межа озерного і суходільного біоценозів, є добре вираженою. Однак це далеко не так. По-перше, хвилі та бризки, сезонна зміна рівня води роб-

лять суходільний берег “залежним” від водної екосистеми, а сам перехід між водоймищем і сушею є ні чим іншим, як *градієнтом проміжних умов*. По-друге, представники тваринного світу, як вже згадувалося, дуже часто “ігнорують” цю межу, перебігаючи чи перелітаючи її, вглиблюючись на десятки, а то й сотні метрів на територію суходолу. Наприклад, личинки багатьох комах живуть у воді, а їх дорослі крилаті особини — на суші або ж у повітрі.

Проте, незважаючи на складність, картографування біоценозів є реальною потребою. Тим більше, що межею біоценозу, згідно з нашими екосистемними уявленнями, є межа фітоценозу.

5.5.4. ВИДОВЕ РІЗНОМАНІТТЯ

Вивчення біоценозу розпочинають з видового складу даного угруповання. Визначення видового складу — це надзвичайно складна і копітка робота, яка вимагає спеціальних знань і великих трудових затрат. Складність її полягає в тому, що угруповання значно різняться між собою *видовим різноманіттям*, яке є одним з основних показників структури біоценозу.

З одного боку, охарактеризувати видовий склад угруповання нескладно: перелічити види, які в ньому виявлені, скласти їх список і, нарешті, дати оцінку видового багатства. З іншого боку, трудність полягає в тому, що не всі ділянки обстежуваного нами угруповання мають однакові кількісні показники видового складу. Кількість встановлених видів буде залежати від кількості пробних площ і їх розмірів. Чим більше буде пробних площ, тим більше таксонів буде виявлено. “Коли ж можна зупинитися? — питають М. Бігон, Дж. Харпер і К. Таунсенд (1989). — І самі дають відповідь: Взагалі — після того, як крива видового багатства вийде на плато” (рис. 5.6). Як свідчать результати досліджень, плато досягається не завжди. Тому видове багатство різних угруповань можна досліджувати, користуючись вибірками однакових розмірів (наприклад, ділянки площею 50 чи 100 м²) і сумарної кількості організмів або модулів на всіх пробних площах.

Р. Уїттекер (1980) розглядає декілька *індексів видового різноманіття*. Зупинимося на деяких з них, передусім з'ясувавши, що це за показник, для чого він використовується. Лісівники, яким часто доводиться таксувати ліс (при відводі для рубок догляду чи головного користування), досить просто, зайшовши, наприклад, у

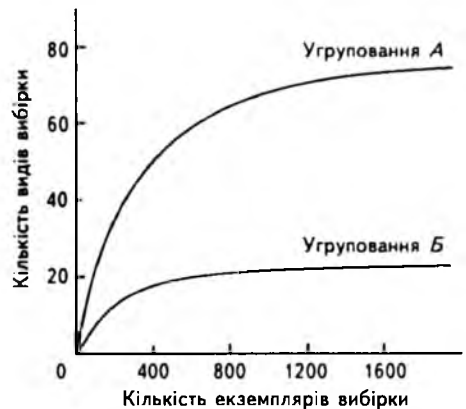


Рис. 5.6. Залежність видового багатства і чисельності окремих організмів у двох гіпотетичних угрупованнях. В угрупованні А видове багатство значно вище, ніж в угрупованні Б.

свіжу бучину, відразу називають склад порід цього насадження: 60% бука, 20% граба, 10% берези і 10% клена гостролистого (6Бк2Г1Б1Кл/г). Це робиться окомірно, але для розрахунку лісосіки треба точно встановити склад і кількість екземплярів дерев, оскільки з цим пов'язаний розрахунок витрат на рубку і вивозку та вартість заготовленої деревини.

Однак у згаданій бучині ростуть не лише дерева, але й кущі і кущики, трави, її заселяють співочі птахи та білки (а вони нас можуть цікавити з точки зору рекреаційного використання лісу). Як мовою математики показати це співвідношення, що має не лише теоретичне, а й суто прикладне значення (частка присутності рослин-медоносів чи рослин і тварин, які занесені до Червоної книги)?

Найпростішим для визначення є *індекс різноманітності* (Уіткер, 1980), де головним виміром є кількість видів S , описаних на площі стандартних розмірів; S — це ще одиниця виміру видового багатства, на відміну від *щільності* популяції.

Кількість видів у вибірках різного розміру для даного угруповання приблизно пропорційна логарифму площі цих облікових ділянок:

$$D = S / \lg A \quad \text{або} \quad S / \lg N,$$

де D — індекс різноманітності; S — кількість видів в описі на площадці стандартного розміру; A — площа облікової площадки, m^2 ; N — загальна кількість особин в описі.

Найкращий для розрахунку є *індекс різноманітності Сімпсона*, оскільки визначає для кожного виду частку його особин або біомаси в загальній кількості, або біомаси вибірки. Якщо частка i -го виду P_i , то індекс різноманітності Сімпсона

$$D = \frac{1}{\sum_{i=1}^S P_i^2}, \quad (5.1)$$

де S — загальна кількість видів в угрупованні (тобто видове багатство). Величина цього індексу залежить і від видового багатства, і від рясності різних видів.

Рівномірність розподілу (вирівняність) можна також кількісно оцінити за допомогою індексу Сімпсона як частку максимально можливої величини D , яка досягається при однаковій чисельності усіх видів. Оскільки $D_{\max} = S$, то рівномірність розподілу

$$(E) = \frac{D}{D_{\max}} = \frac{1}{S \sum_{i=1}^S P_i^2}. \quad (5.2)$$

Цей показник набирає значення від 0 до 1.

Індекс різноманітності Шеннона також залежить від сукупності значень P_i :

$$(H) = - \sum_{i=1}^S P_i \cdot \lg P_i. \quad (5.3)$$

У такому випадку рівномірність розподілу

$$(j) = \frac{H}{H_{\max}} = \frac{\sum_{i=1}^S P_i \cdot \lg P_i}{\lg S}. \quad (5.4)$$

Різні автори використовують різні логарифми (переважно 10 або 2), що слід спеціально брати до уваги при розрахунках H . В табл. 5.1 наведені індекси Сімпсона і Шеннона для ряду гіпотетичних угруповань.

Обидва показники, що легко перевірити, набирають максимального значення, якщо частки усіх видів в угрупованні однакові, тобто

$$\text{при } p_1 = p_2 = \dots p_s = 1/S$$

$$\max D_s(p_1, \dots, p_s) = D_s(1/S, \dots, 1/S) = (S-1)/S,$$

$$(p_1, \dots, p_s) \quad (5.5)$$

$$\max H_s(p_1, \dots, p_s) = H_s(1/S, \dots, 1/S) = \frac{-(1/S \lg(1/S) + 1/S \lg(1/S))}{S \text{ разів}} = -\lg(1/S) = \lg S.$$

$$(p_1, \dots, p_s)$$

Однак, підкреслюють В.Д. Федоров, Т.Г. Гільманов, якщо частка якогось-небудь виду, наприклад j -го, прямує до 1, а решта — до нуля, обидва показники теж прямують до нуля:

$$\left. \begin{aligned} \lim_{p \rightarrow 0} 0(p, \dots, p, \dots, p) &= 0; \\ \lim_{p \rightarrow 1} H(p, \dots, p, \dots, p) &= 0. \end{aligned} \right\} \quad (5.6)$$

Отже, зі збільшенням кількості видів в угрупованні S максимальні значення обох показників, особливо показника Шеннона, збільшуються. Тому для одержання незалежного від кількості видів S характеристик звертаються до нормування шляхом ділення на максимальне значення того чи іншого показника. В зв'язку з цим широко використовують так званий показник *вирівняності*, який розраховують таким чином:

$$E_s(p_1, \dots, p_s) = \frac{H_s(p_1, \dots, p_s)}{H_s^{\max}} = \frac{H_s(p_1, \dots, p_s)}{\lg S}. \quad (5.7)$$

Цей показник набуває значень в інтервалі від 0 до 1.

До біоценозів з низьким видовим різноманіттям слід віднести екосистеми, які перебувають у стадії деградації: рекреаційні ліси та пасовища з високим рівнем вигоптування, урбанізовані біоценози, а також культурні біоценози (лісові культури, посіви та сади, газони). Біоценозів зі середнім різноманіттям (порядку 0,5) порівняно небагато. Групи біоценозів з високою видовою різноманітністю охоплюють природні екосистеми, які не

Таблиця 5.1

Приклади розрахунку індексів різноманіття в чотирьох гіпотетичних угрупованнях

Угруповання 1			Угруповання 2			Угруповання 3			Угруповання 4		
P_i	P_i^2	$P_i \ln P_i$	P_i	P_i^2	$P_i \ln P_i$	P_i	P_i^2	$P_i \ln P_i$	P_i	P_i^2	$P_i \ln P_i$
0,143	0,0205	-0,278	0,40	0,16	-0,367	0,1	0,01	-0,23	0,40	0,16	-0,367
0,143	0,0205	-0,278	0,20	0,04	-0,322	0,1	0,01	-0,23	0,20	0,04	-0,322
0,143	0,0205	-0,278	0,15	0,0225	-0,285	0,1	0,01	-0,23	0,15	0,0225	-0,285
0,143	0,0205	-0,278	0,10	0,01	-0,230	0,1	0,01	-0,23	0,10	0,01	-0,230
0,143	0,0205	-0,278	0,05	0,0025	-0,150	0,1	0,01	-0,23	0,025	0,0006	-0,092
0,143	0,0205	-0,278	0,05	0,0025	-0,150	0,1	0,01	-0,23	0,025	0,0006	-0,092
0,143	0,0205	-0,278	0,05	0,0025	-0,150	0,1	0,01	-0,23	0,025	0,0006	-0,092
$S=7$			$S=7$			0,1	0,01	-0,23	0,025	0,0006	-0,092
			$D=4,17$			0,1	0,01	-0,23	0,025	0,0006	-0,092
$D = \frac{1}{\sum P_i^2} = 6,97$			$E=0,60$			0,1	0,01	-0,23	0,025	0,0006	-0,092
			$H=1,65$			$S=10$			$S=10$		
$E = \frac{P}{S} = 1,00$			$J=0,85$			$D=10,10$			$D=4,24$		
$H = \sum P_i \ln P_i = 1,95$						$E=1,00$			$E=0,42$		
$J = \frac{H}{\ln S} = 1,00$						$H=2,30$			$H=1,76$		
						$J=1,00$			$J=0,76$		

одержують іззовні концентрованої енергії та біогенних матеріалів і живуть лише за рахунок розсіяної енергії сонячного випромінювання (ліси і степи, озера, збагачені стоками водозбірних басейнів). Сюди слід віднести стабільні екосистеми вологих тропіків та дно океану.

Видова різноманітність угруповань змінюється в часі й є наслідком складних процесів імміграції й еміграції видів, які відбуваються в кожній екосистемі з більшою чи меншою інтенсивністю. Нова наука *палеоекологія* дає можливість, вивчаючи викопні рештки тваринних і рослинних організмів, встановити, який був видовий склад угруповань минулого, простежити процес їхньої еволюції. Наприклад, якщо викопні знахідки свідчать про те, що 10 тис. років тому, тобто після останнього льодовикового періоду, на місці сучасних дібров росли смерекові ліси, то в нас є всі підстави вважати, що 10 тис. років тому клімат був холоднішим, оскільки сучасні види смереки адаптовані до холоднішого клімату більше, ніж види дуба.

5.5.5. РОЗПОДІЛ ВИДІВ ЗА ГРАДІЄНТАМИ СЕРЕДОВИЩА

Р. Уїттекер (1980), аналізуючи індивідуалістичну гіпотезу Раменського-Глізона, розвинуту незалежно в Росії та США в 30-х роках, яка заперечувала групування видів в асоціації, робить такий висновок:

1. Конкуруючі види, включаючи рослини-домінанти, взаємно виключають один одного й їх популяції розділені чіткими межами. Види, які відіграють в угрупованні незначну роль, еволюціонували в напрямі формування тісних асоціативних зв'язків з домінантами та вироблення пристосувань для сумісного існування. В цьому випадку вздовж градієнта виникають зони, які різняться між собою, причому кожна зона має свій власний набір пристосованих один до одного видів, який дає змогу провести чітку межу із сусіднім поєднанням видів, також пристосованих один до одного (рис.5.7,а). Ці зони являють собою відносно дискретні (розрізнені) типи угруповань.

2. Конкуруючі види виключають один одного і розділені чіткими межами, однак не об'єднані в групи з паралельним розподілом (рис.5.7,б).

3. Конкуренція в більшості випадків не приводить до формування чітких меж між видовими популяціями. Водночас еволюція видів у напрямі взаємного пристосування відбувається і внаслідок цього формуються групи видів з подібним розподілом (рис.5.7,в). Ці групи характерні для різних типів угруповань, а самі угруповання переходять одне в одне, утворюючи континуум.

4. Конкуренція звичайно не веде до розмежування видових популяцій, а еволюція взаємин видів не зумовлює виникнення чітко виражених груп видів з подібним розподілом. Центри і межі видових популяцій більш-менш рівномірно розсіяні вздовж градієнта середовища (рис.5.7,г).

Цьому висновку передувало вивчення того, як види в природі розміщуються за градієнтами зовнішнього середовища. На закладеній

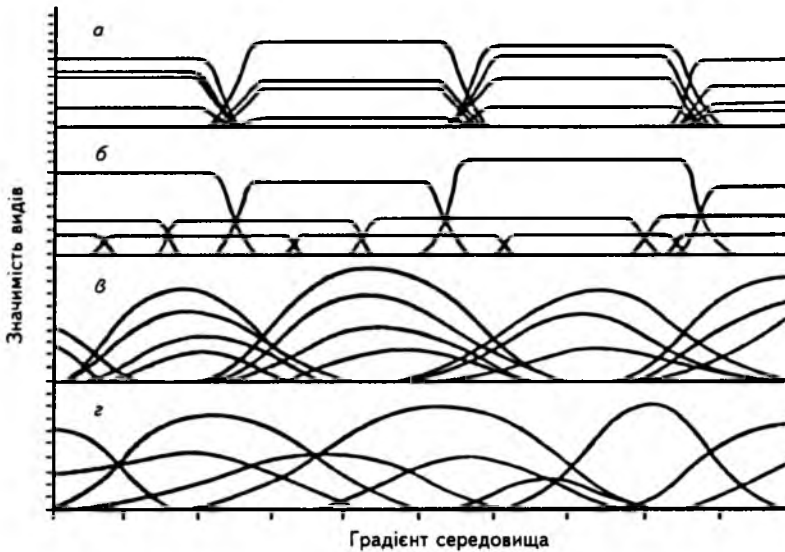


Рис. 5.7. Чотири гіпотетичних типи розподілу видів за градієнтом середовища. Кожна крива на рисунку відображає розподіл однієї видової популяції.

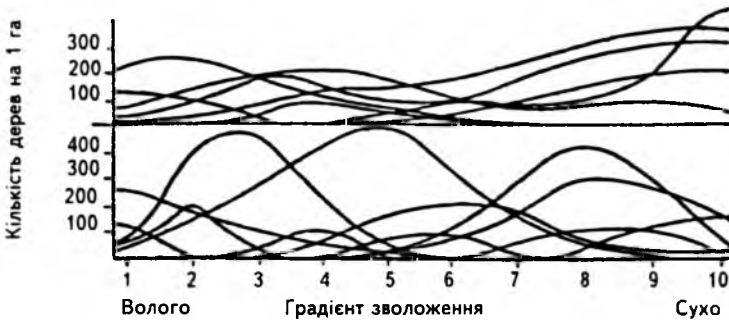


Рис. 5.8. Дійсний розподіл популяцій видів за градієнтом середовища. Популяції видів охарактеризовані щільністю, виміряною як кількість дерев на 1 га з діаметром стовбура 2 см і більше. Описи виконані вздовж топографічного градієнта зволоження у напрямку від вологих днищ ущелин до сухих південно-західних схилів. Дані зібрані в горах Сис-кийу, штат Орегон, на висоті 760–1070 м н.р.м. (верхній графік) і в горах Санта-Каталіна, штат Арізона, на висоті 1830–2140 м (нижній графік)..

трансекті, яка пролягла вздовж досить довгого і рівного схилу гори, кожні 100 м зміни висоти над рівнем моря усереднювали п'ять-шість описів угруповань. Внаслідок цього були одержані дані, які свідчили, що кожний вид розподілений стосовно висотного градієнта до інших видів і типів угруповань. Такі ж описи велись і стосовно топографічного градієнта зволоження. Цей градієнт, який визначається вологістю ґрунту і станом атмосфери, простягається від вологих днищ ущелин до сухих схилів гори (рис.5.8).

Вивчення кривих розподілу популяцій рослин за градієнтами екологічних факторів підтверджує четвертий висновок Уїттекера. Результати спостережень узгоджуються з *принципом індивідуальності видів Раменського–Глізона: кожний вид розподілений по-своєму, відповідно до своїх генетичних, фізіологічних (пов'язаних із життєвими циклом) характеристик, і по-своєму ставиться як до фізичних факторів середовища, так і до інших видів. Таким чином, в природі неможливо знайти і двох видів, які б мали подібний розподіл.*

Спостереження підтверджують також принцип Раменського–Глізона про існування *континууму угруповань*: широке перекриття екологічних амплітуд і розсосередження центрів розподілу популяцій вздовж градієнта середовища ведуть до того, що більшість угруповань безперервно переходить одне в одне, і це трапляється значно частіше, ніж утворення певних чітко розмежованих одне від одного угруповань. Зрозуміло, якщо градієнти зовнішнього середовища є дискретними (порушені пожежами, рубками, випасами, інвазіями і т.п.), то виникає і дискретність угруповань. Така дискретність особливо помітна в сільських і міських ландшафтах, де чітко простежуються межі між полями, садами, смугами, газонами, квітниками.

5.5.6. ЗАКОНОМІРНОСТІ ПРОСТОРОВОГО РОЗМІЩЕННЯ УГРУПОВАНЬ

Розглянута вище популяційна структура угруповань, яка змінюється відповідно до градієнтів умов середовища, дала змогу Р.Уїттекеру обґрунтувати три концепції.

По-перше, це концепція *градієнта угруповання (ценокліна)*, представленого в межах популяцій.

По-друге, це концепція *факторів зовнішнього середовища*, які сильно змінюються в просторі. Наприклад, градієнт висоти над рівнем моря включає зменшення середньої температури і тривалості вегетаційного періоду, збільшення кількості опадів і швидкості вітру і т.п., які зростають з висотою.

Всі ці фактори одночасно впливають на рослини і тварин, і без спеціального експерименту часто нелегко буває вирішити, який з них є найважливішим для даної популяції. *Поєднання факторів середовища, які синхронно змінюються в просторі паралельно градієнтові угруповань і тим самим впливають на популяції, що формують його, називають комплексним градієнтом середовища.*

По-третє, це концепція екокліна (рис.5.9, 5.10), яка розглядається як сукупність *ценокліна і комплексного градієнта середовища*, іншими словами, концепція *градієнта екосистеми*, або ж *біогеоценозу*.

Запропонований Р.Уїттекером екоклінний підхід до вивчення біоценозів дає змогу встановити напрям градієнтів видових популяцій і характер змін параметрів угруповання за градієнтами середовища. Дослідження, метою яких є встановлення стосунків популяцій видів і характеристик угруповань до градієнтів умов середовища, *називають градієнтним аналізом.*

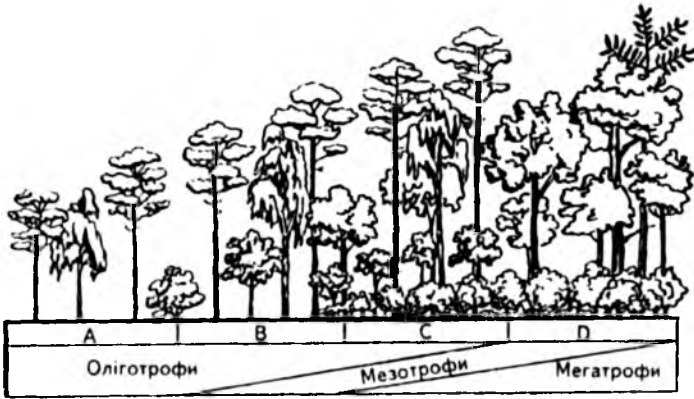


Рис. 5.9. Залужність складу і продуктивності корінних насаджень від механічного складу ґрунту в лісостеповій зоні України (трофогенний ряд). Зліва направо зростає глинистість ґрунтів: А – бори; В – прості субори; С – складні субори; D – діброви.

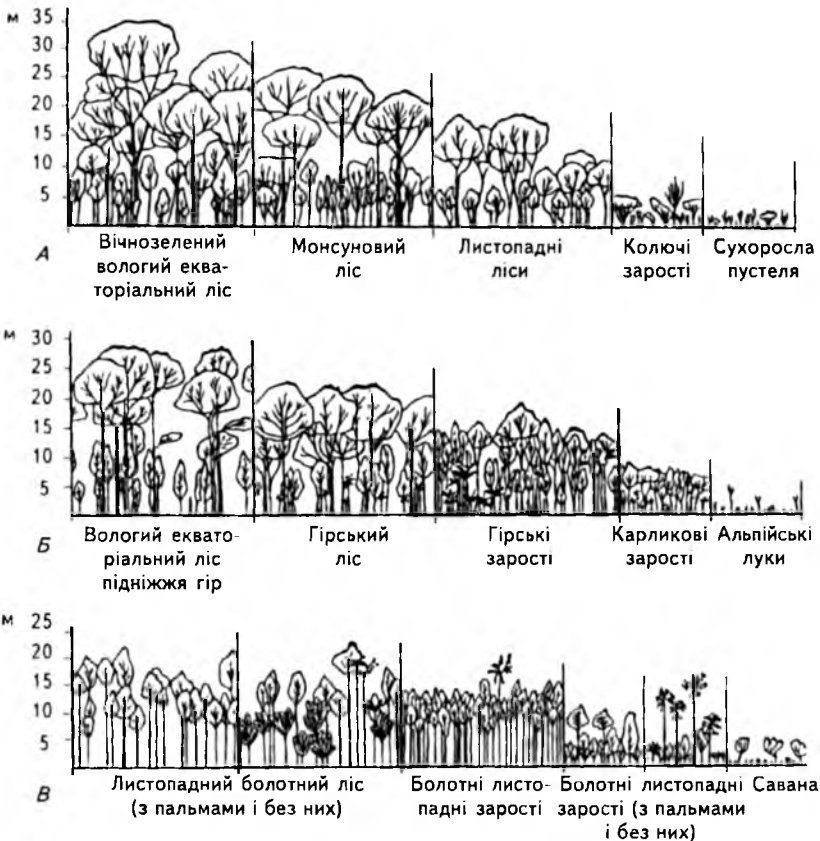


Рис. 5.10. Рослинний профіль трьох екоклінів, зумовлений градієнтами середовища. А – від вічнозелених вологих лісів до пустелі; Б – від вологих екваторіальних лісів до альпійських лук; В – від болотних лісів до савани.

У гірській місцевості, як відомо, угруповання різко змінюються залежно від градієнтів як висоти над рівнем моря, так і топографічного зволоження, а тому обидва мають бути добре вивчені. Досліджуючи гірську рослинність, Р.Уїттекер використав дві трансекти: за градієнтом висоти над рівнем моря і за топографічним градієнтом зволоження (північні, північно-західні і північно-східні схили більш вологі, ніж південні експозиції). Обидва комплексні градієнти використовують вертикальну (висотний) і горизонтальну (вологісний) осі схеми розміщення угруповань рослинності (рис.5.11). Як і на Європейському континенті, в горах Санта-Каталіна (штат Арізона, США), тополя, ясен, ялиця віддають перевагу зволуженим місцезростанням.

Градієнтний підхід до вивчення типів лісу ще в 30-х роках був використаний українськими екологами, а його надзвичайно проста графічна схема одержала назву *едафічної сітки Алексеєва-Погребняка*. Горизонтальна вісь з наростаючим показником родючості (*A, B, C, D*) і вертикальна вісь з наростаючим показником вологості ґрунту (від 0 до 5) дають можливість, як і у випадку зі схемою Р.Уїттекера, вивчати мозаїку угруповань. Сьогодні сітка Алексеєва-Погребняка широко використовується в лісовпорядкуванні, а також у теоретичних дослідженнях порівняльної екології.

С.І.Радченко, який ще в 40-х роках розробив концепцію горизонтальних і вертикальних градієнтів середовища і рослин, подібно до Р.Уїттекера і П.С.Погребняка, вважав, що вертикальний температурний градієнт є похідним екологічних умов фітоценозів і бере участь у житті рослин поряд з іншими кліматичними факторами. До речі, едафічна сітка Алексеєва-Погребняка була згодом доповнена Д.І.Воробйовим кліматичною віссю.

Усі ці підходи покладені в основу розробленої екокліної диференціації фітоценотичного покриву великих міст і їх приміських зон (рис.5.12). *Першому еколого-фітоценотичному поясу* відповідають лісова рослинність з характерним панівним лісовим кліматом. *Другий еколого-фітоценотичний пояс* — це рослинність крупних лісопарків і парків, яка відрізняється від лісової більшою зрідженістю насаджень, а отже, і сухішим кліматом, який називаємо “лісостеповим”. До *третього еколого-фітоценотичного поясу* належать міські сади і сквери, які внаслідок великої зріджуваності насаджень і теплоенергетичного впливу міста характеризуються “степовим” кліматом. І нарешті, *четвертий еколого-фітоценотичний пояс* — це вуличні насадження на території із значними замощенням і забудовою. Вони повністю залежать від “пустельного” клімату цих територій, про що свідчить різке скорочення вегетаційного періоду вуличних насаджень і передчасне опадання листя. Цей кліматичний градієнт названо “пустельним”.

Однак на формування фітоценотичного покриву міста впливає не лише кліматичний фактор. Він взаємодіє з едафічним і полютантно-забруднюючим факторами. Якщо простежити дію цих факторів від периферії до центру міста з його радіально-концентраційною системою розвитку, то

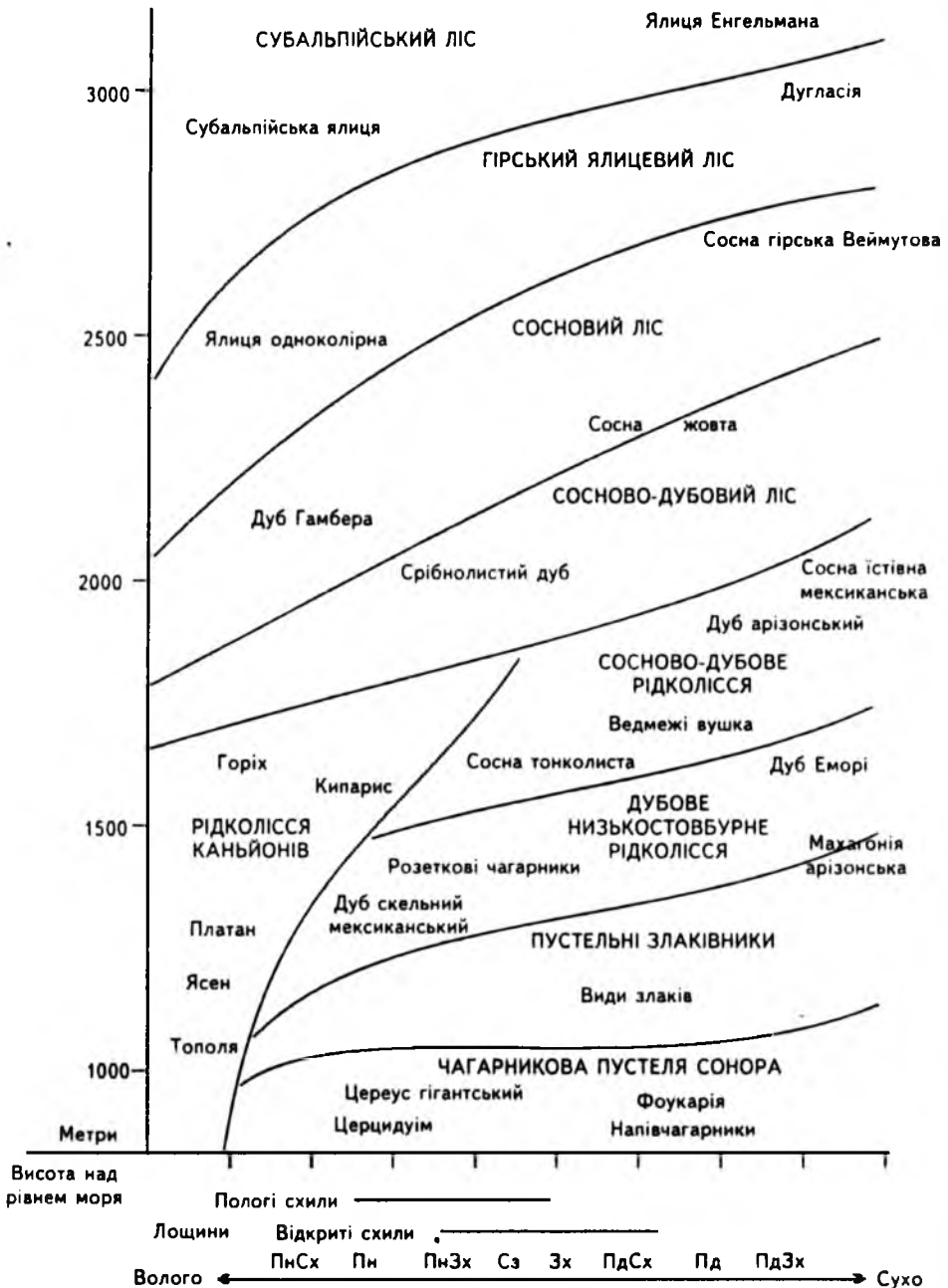


Рис. 5.11. Схема рослинності гір Санта-Каталіна (попад 2800 м над рівнем моря), штат Арізона. Чотириста описів рослинності розподілені на схемі залежно від їх положення за осями градієнта висоти над рівнем моря (зліва) та градієнта топографічного зволоження (вниз). Суцільні лінії з'єднують середні положення кожного типу угруповань. Домінантні види показані для тієї частини розподілу, де вони набувають найбільшого значення.

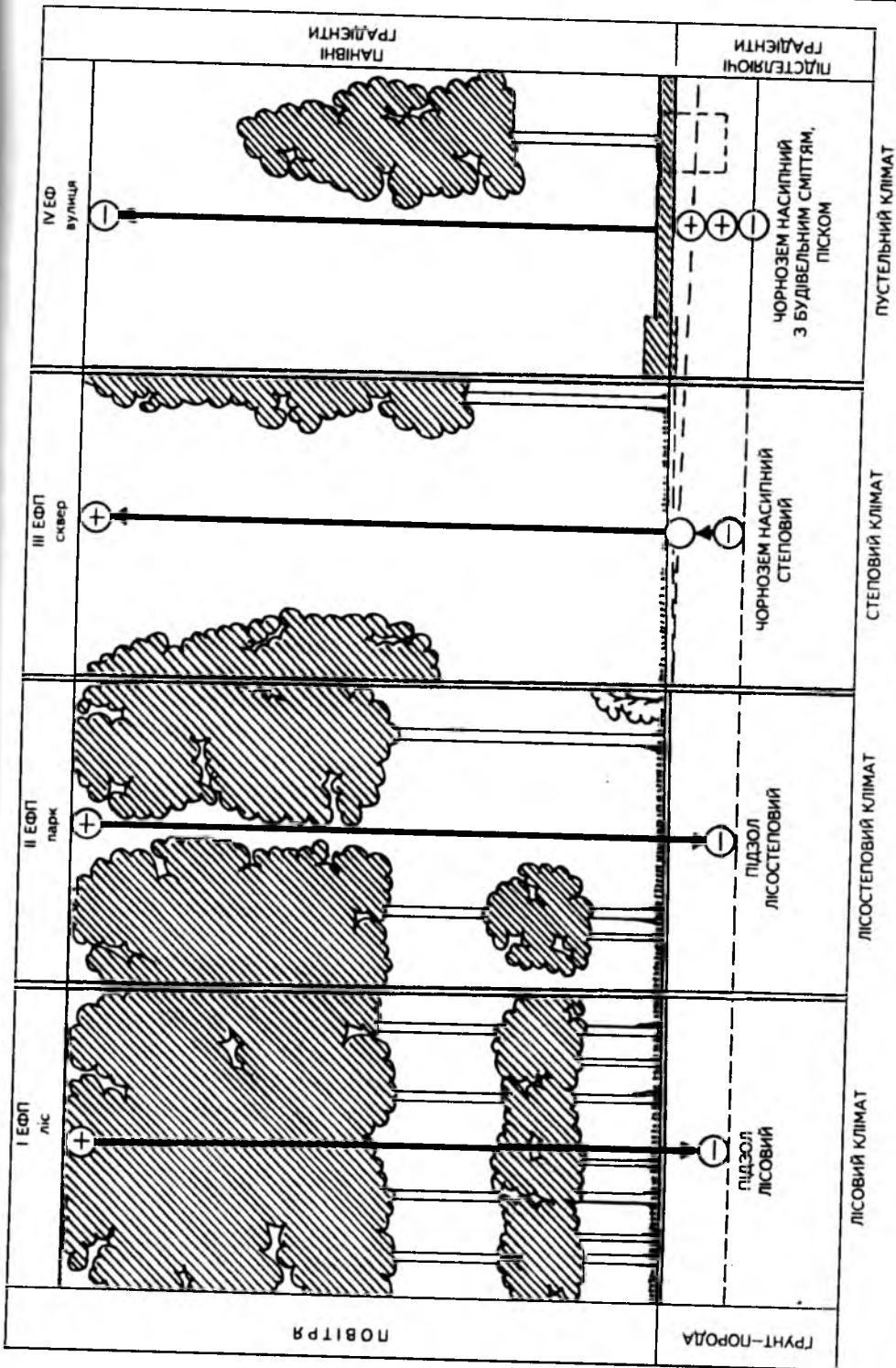


Рис. 5.12. Еколого-фітоценозний пояс комплексної зеленої зони міста і температурі градієнту.

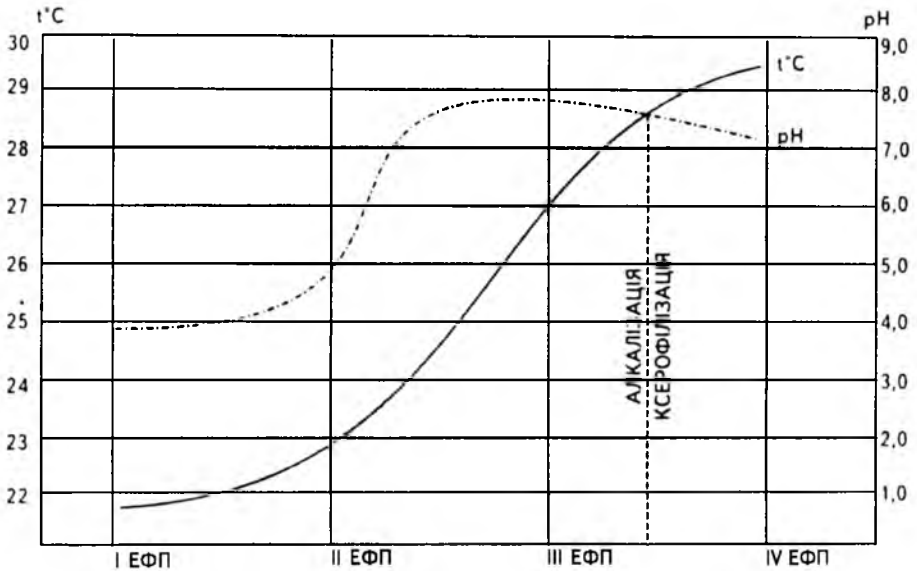


Рис. 5.13. Температура повітря і рН ґрунту в різних еколого-фітоценотичних поясах КЗЗМ Львова (червень-липень, сонячна погода).

з'ясується, що поряд з ксерофілізацією (зневодненням) атмосферного повітря зростає рН, тобто відбувається процес алкалізації (олужнення) міських ґрунтів (від 4,0 в лісах до 9,0 у вуличних насадженнях), зростає в ґрунтовому розчині перевага гумінових кислот над фульвовими (рис.5.13).

Подібний градієнтний підхід використаний німецьким екологом Б.Клаусніцером (1990) для вивчення розміщення популяцій міської фауни (від периферії до центру міста). Автор назвав градієнти середовища "урбаністичними":

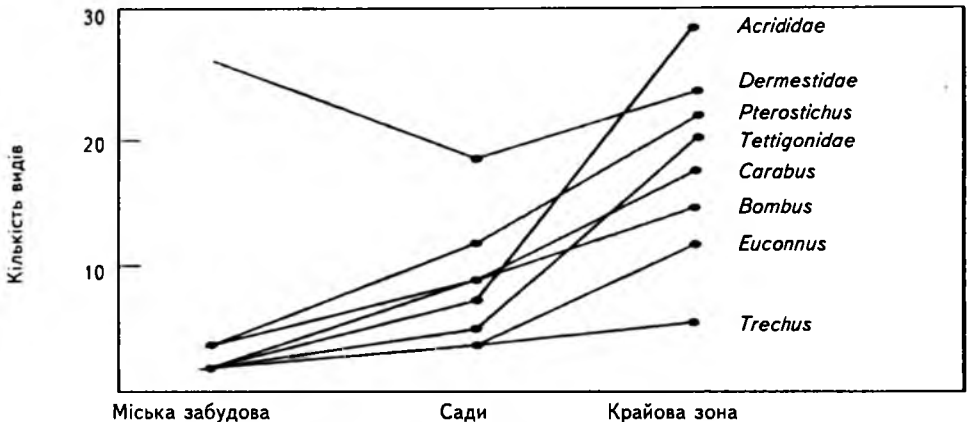


Рис. 5.14. Зміна видового багатства різних таксонів комах при русі від центру до периферії (крайової зони) міста у Відні.

R-H-градієнт (від лат. *рустікус* — селянський, *гортус* — сад) — приміська сільськогосподарська зона з полями, садами, плантаціями тощо, де широко використовують регулярну обробку ґрунту; повну, звичайно щорічну, ротачію, часто — закладку монокультур, удобрення ґрунтів, методи хімічного захисту рослин і т.п. Цьому градієнту відповідають зооценози, характерні для сільських і лісових ландшафтів.

R-M-градієнт (від лат. *рупус* — скеля і *мурус* — стіна), який відбиває збільшення “кам’янистості” ландшафту і реакцію на це фауни. В будівлях різної поверховості і висоти селяться угруповання спеціалізованої міської фауни.

C-C-градієнт (від лат. *каверна* — печера і *целла* — камера), який описує перехід від життя в печерах до заселення підвалів.

A-E-градієнт (від лат. *арбор* — дерево, *еремус* — пустеля) — дерева (сади, сквери, бульвари, алеї) в щільній міській забудові центрів міст (III–IV еколого-фітоценогічні пояси) з їх характерною фауною. Зміну видового багатства зі зміною “урбаністичного” градієнта зображено на рис. 5.14 та 5.15.

5.5.7. ЕКОТОН І КОНТИНУУМ

Угруповання зрідка (крім урбогенних чи агрогенних і т.п.) є утвореннями *дискретними*, і звичайно вони переходять одне в одне як в просторі, так і в часі. Просторово-обмежене угруповання, яке утворює перехід між двома іншими чітко відмінними між собою угрупованнями, як уже згадувалося, називають *екотон*ом.

Типові екотони, наприклад лісове узлісся, багаті на види, оскільки вони включають представників обох основних угруповань (лісу і луки), а також можуть містити форми, властиві і самому екотону.

Дуже часто серії угруповань переходять одна в одну майже не перериваючись. Таке градієнтне угруповання, яке простежується як в просторі, так і в часі, називають *екокліном*, а безперервне заміщення одних видів рослин іншими вздовж градієнта місцезростання — *континуумом рослинності*. Навіть на прикладі невеликої ділянки дубового лісу з його мікрорельєфом бачимо, як одна асоціація (осоки волосистої) переходить поступово в іншу (яглицеву) асоціацію. Домінантні види — осока й яглиця — взаємоприсутні в першій і другій асоціаціях, переходять з однієї в іншу, створюючи континуум рослинності.

Питанням безперервності рослинного покриву, серйозним утруднен-

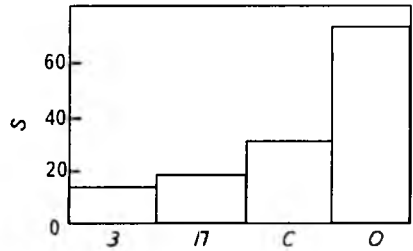


Рис. 5.15. Кількість видів (S) перетинчастокрилих у Граці:

З — щільно забудована частина міста; П — парки в центральних районах; С — слабо забудовані периферійні райони з луками, садами, полями; О — околиці міста (10-кілометрова зона).

ням, зумовленим частими випадками нечіткого межування і поступовістю переходів між фітоценозами, велику увагу приділяли вчені А.П.Шенніков (1964), О.О.Ніценко (1971), А.Г.Долуханов (1970), Х.Х.Трасс (1966) та ін. Рослинний континуум, звертає увагу В.Д.Александрова, структуризований, гетерогенний, нерівноцінний в своїх частинах, а тому безперервність його відносна. Водночас ряд авторів, таких, як Р.Уїттекер, О.О.Ніценко та ін., надають великого значення дослідженню безперервності, в якій можна завжди знайти і дослідити своєрідні “опорні” ценотипіві зони для потреб ординації.

Мабуть, найкраще цю думку сформулював О.О.Ніценко, який вважав, що діалектична єдність перервності і безперервності рослинного покриву полягає в тому, що він, будучи на великих територіях безперервним і не розділеним на окремі (відрубності), водночас може бути розділений на реально існуючі різноякісні ділянки, хоча масштаб їх відмінностей і ступінь відокремлення неоднакові, оскільки поряд з реальними межами існують і переходи. Він звертає увагу на залежність просторової структури існування “різномірності місцезростають” і наявності в зв’язку з цим порівняно крупних “шматків” без переходів.

Диференціація рослинного покриву значною мірою пов’язана з впливом людини, який теж локалізується порівняно крупними “шматками” — існують точно обмежені території сінокосів, пасовищ, полів, садів, городів, виробничих зон і т.п. Особливо сильного впливу місцезростають зазнають внаслідок минулих і сучасних урбогенних процесів. Тому перш за все у великих містах спостерігається ослаблення континуальних зв’язків від периферії до центру міста. Концепція *екологічних коридорів*, які і мали б “розірвати” блокову забудову і замощення природного оточення, є не що інше, як бажання відновити рослинний континуум. Ця безперервність потрібна не лише рослинному покриву, якому “гуртом” легше вистояти в боротьбі з негативним впливом міста, але й представникам тваринного світу, які живуть і пересуваються в цих екологічних коридорах рослинного покриву.

Посилення дискретності рослинного покриву від периферії до центру міст підтверджує зміна величини екотону. Якщо в автогенних (самоуправних) угрупованнях (ліс, лука, болото) екотон становить декілька метрів, то в регульованих культурфітоценозах (пшеничне поле, газон, квітник, плантація горіха грецького) залежно від культури агротехніки його може і не бути. Ще більш окреслені межі між угрупованнями спостерігаються у внутріміському рослинному покриві, де великі ділянки мертвої підстилаючої поверхні перегороджують шлях до саморозвитку навіть адаптованим до несприятливих умов міського середовища рудеральним ценопопуляціям.

Смуги екотону між різними угрупованнями характеризуються не лише шириною, але й чисельністю видів. У центральній частині міст, а також в промислово-транспортних зонах часто ширина екотону становить нуль, тобто зовсім зникає континуум угруповань, а дискретність стає характерною особливістю просторової структури рослинного покриву.

Варто зазначити, що відсутність екотону між сусідніми угрупованнями або обмеженість поширення угруповання в просторі ще не є свідченням обмеження екологічного обсягу екотону. У випадку корегування цих умов людською діяльністю (регулювання термічного і вологісного режимів, поповнення нестачі мінеральної органічної речовини у ґрунті і т.п.) навіть при жорсткій дискретності екотон може досягти розширення свого екологічного обсягу (квітники, газони, японські й альпійські скельні сади посеред забудови, сади на дахах і різноманітних перекриттях). Найстійкішими в умовах жорсткої дискретності щільної міської і промислової забудови виявилися спрощені за своєю структурою і видовим складом автогенні рослинні угруповання подорожничково-споришевого комплексу.

Простежується пряма залежність дискретності рослинного покриву від рівня антропогенізації місцезростань (рис.5.16). Стабільність фітоценозу зменшується одночасно із ослабленням зв'язків між рослинними угрупованнями: континуальні взаємозв'язки спочатку переходять у континуально-дискретні (агрolandшафтна антропогенізація), а потім у дискретні (урболандшафтна антропогенізація). Однак і на території міста залежно від ступеня урбанізації можна побачити рослинне покриття з вираженими континуальними зв'язками (парки, малоповерхова забудова, пустирі).

Проблема континуальності міського рослинного покриву має не стільки фітоценотичний, скільки біогеоценологічний характер, оскільки від її вирішення залежить функціонування не лише автотрофного, але й гетеротрофного блоків міських біогеоценозів. У містах рослинний покрив не лише розривається (одні угруповання відділяються від інших), але й розпадається. Це той випадок, про який О.О.Ніценко (1971) пише, що ділянки, де є окремі рослини, але ростуть вони так рідко, що взаємовпливи між ними практично непомітні, не можна вважати вкритими рослинним покривом; таких ділянок у містах дуже багато: це транзитні сквери, площі, вуличні алеї, де деревні рослини знаходяться на значній віддалі одна від одної, а замість трав'яного покриву там мертва підстилаюча поверхня.

Часто такі ділянки зелені являють собою початкові стадії розвитку рослинного покриву, або, навпаки, стадії його деградації. Дійсно, в піонерних угрупованнях кар'єрів і острівках деградованої внаслідок рекреаційної діяльності рослинності є щось спільне: втрачені взаємовідносини між рослинами. "Рослинний покрив диференційований на окремі фітоценози, а там, де немає рослинного покриву (тобто відсутні помітні взаємовпливи), — зазначає О.О.Ніценко, — немає і фітоценозу. Таким чином, — узагальнює автор, — *фітоценоз є не що інше, як однотипна всередині себе частинка рослинного покриву*".

Як бачимо, там, де між рослинами зникають взаємовідносини і з'являються нові якості, не характерні для рослинного покриву, утворюється якась сукупність окремо стоячих рослин, які О.О.Ніценко запропонував називати *фітоагрегаціями*. Дефініцію фітоценозу автор викладає коротко: "фітоценоз — якісно своєрідна ділянка (частина) рослинного покриву, однотипна всередині себе і відмінна від сусідніх у вибраній нами

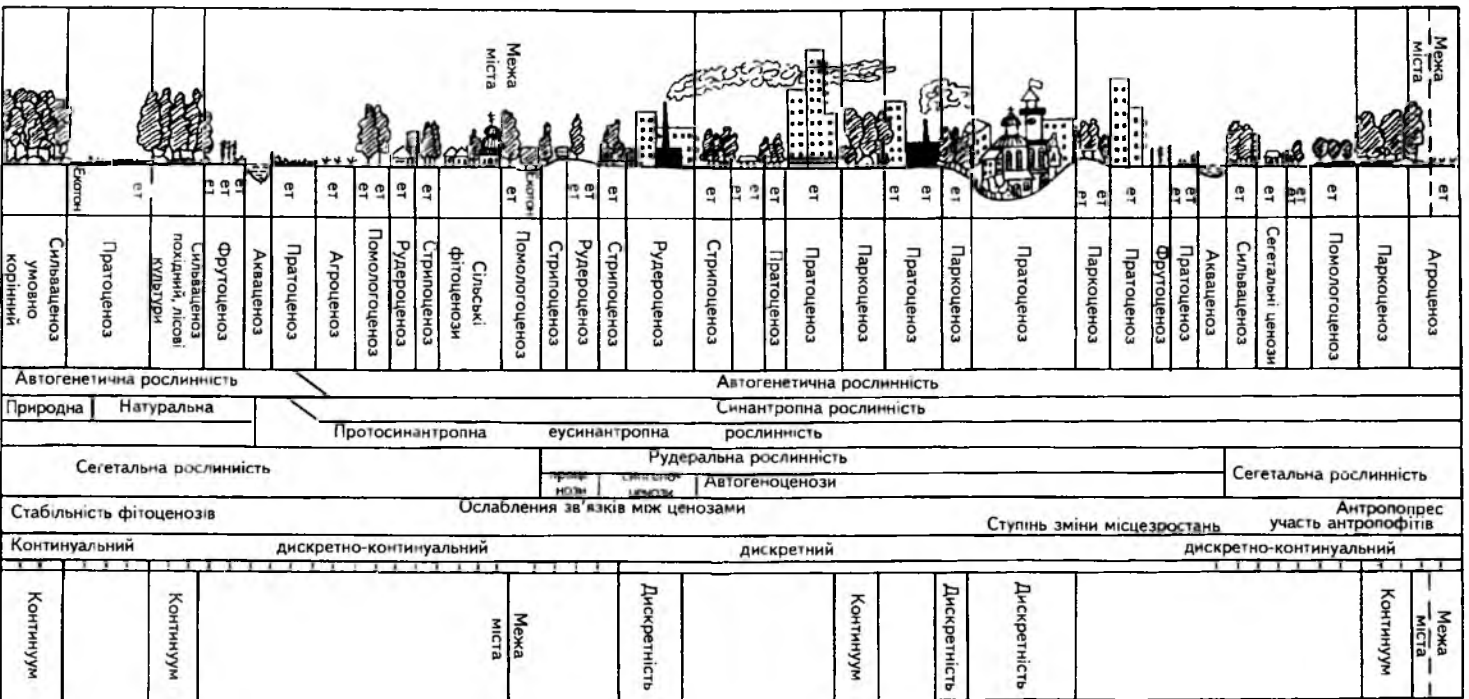


Рис. 5.16. Екокліма диференціація міста.

мірі, яка займає певний горизонтальний контур і далі нами практично не розділювана”. В цьому визначенні не йдеться про наявність взаємовідносин між рослинами, на які часто звертають увагу у своїх визначеннях інші автори (Шенніков, Сукачов). Але це є само собою зрозумілим: ці взаємозв'язки і стосунки — “річ усередині”, яка при візуальному виділенні контура ценозу практично не береться до уваги, а може бути проаналізована окремо для уточнення правильності виділення.

Розглядаючи типи континуально-дискретних властивостей міського фітоценогичного покриву, постає питання визначення площі виявлення фітоценозу. Б.А.Биков (1957), наприклад, вважає фітоценозом найменшу за площею ділянку, діаметр якої становить п'ять середніх висот домінантних видів (для соснового ценозу такий поперечник становив би ≈ 150 м). На думку М.Д.Ярошенка (1961), площа фітоценозу має бути не менше 2000 м². Дані обстеження паркових фітоценозів свідчать про те, що невелика біогрупа (за Черкасовим (1954) куртина з 13 дерев) являє собою фітоценоз, оскільки відрізняється основною здатністю ценозу — створювати специфічне середовище (фітоклімат), вертикальну і горизонтальну структури, а головне, — забезпечувати взаємодію між рослинами (Кучерявий, 1981, 1990).

5.6. ФІТОЦЕНОЛОГІЯ — ВЧЕННЯ ПРО ФІТОЦЕНОЗИ

Отже, рослини в природі живуть не розрізнено, а разом, утворюючи рослинні угруповання, або фітоценози (від *phyton* — рослини, *koinos* — спільний).

Фітоценологія — вчення про фітоценози, або рослинні угруповання. Фітоценологію слід розглядати як частину геоботаніки, тобто вчення про рослинний покрив Земної кулі, що крім фітоценології включає ботанічну географію (географію рослин і географію рослинності).

Фітоценоз, який разом із зооценозом і мікробоценозом утворюють біоценоз, є компонентом біогеоценозу. *Фітоценоз* — *закономірне поєднання рослин на тій чи іншій території з певними взаємостосунками між ними і з властивими їм умовами місцезростання*. Існує багато інших визначень фітоценозу. Одним з вдаліших є визначення В.М.Сукачова: *фітоценозом, або рослинним угрупованням, слід називати будь-яку сукупність як вищих, так і нижчих рослин, які займають дану однорідну ділянку земної поверхні, з лише їм властивими взаємостосунками й умовами місцезростання, які створюють своє особливе середовище, фітосередовище*.

У цьому визначенні виділено два найважливіших моменти: взаємостосунки в фітоценозі між рослинами та між рослинами і середовищем.

Фітосоціологія, як сперш називали фітоценологію, започаткована в Росії. Великий внесок у її розвиток зробили С.І.Коржинський, І.К.Пачоскі, П.Н.Крилов, Г.І.Танфільєв, Г.Ф.Морозов, В.В.Альохін, А.П.Шенніков,

В.М.Сукачов, Є.М.Лавренко, В.Д.Александрова. В Україні цей напрям розвивають вчені Інституту ботаніки ім. Н.Г.Холодного, Інституту екології Карпат НАН, Дніпропетровського державного університету та Українського державного лісотехнічного університету.

Вітчизняна фітоценологія як частина екології забезпечила розвиток важливих напрямів. Передусім створено вчення про морфологію рослинних угруповань і розроблена класифікація рослинності — від найвищих таксонів (тип рослинності) до найнижчих (асоціації) — й описані системи різноманітних фітоценозів степів, лісів, лук та ін. Важливе значення для розвитку фітоценології мала розробка історичних (еволюційних) і екологічних методів вивчення рослинних угруповань. Тривалі стаціонарні дослідження дали змогу виявити закономірності динаміки розвитку, розміщення та розподілу фітоценозів. На цій підставі складені характеристики рослинного покриву України та розроблені методики вивчення та картування фітоценозів, в тому числі аерокосмічного. В останні роки розроблена класифікація міських культурфітоценозів і розпочато роботу з систематики та дослідження рудеральних ценокомплексів урбогенних і техногенних ландшафтів.

Ще в повоєнні роки більшість радянських фітоценологів вважали об'єктом своїх досліджень тільки природну рослинність, оскільки вона, на їхню думку, має свою історію та самовідновлюється. Це призвело практично до ігнорування дослідження штучних фітоценозів. Проте В.М.Сукачов та інші вчені довели, що як природні, так і штучні рослинні угруповання мають свою історію (історично зумовлені), а деякі фітоценози (не тільки створені людиною, але й природні) не мають здатності до самовідновлення. Це й дало поштовх до вивчення агрофітоценозів. Тут особливо важливе вивчення взаємостосунків між рослинами в фітоценозі.

В 60-х роках відомий ленінградський вчений-фітоценолог О.О.Ніценко звернув увагу на невивченість таких культурних рослинних угруповань, як паркові фітоценози. Останніми роками розвитком паркової фітоценології як наукової дисципліни займалися вчені Українського державного лісотехнічного університету, Українського державного та Донецького державного ботанічних садів, дендрологічних парків "Софіївка" (Умань) та "Олександрія" (Біла Церква). Важливий фактор прискорення розвитку цього напрямку фітоценологічної науки — це розробка теорії та практики рекреаційного природокористування.

5.6.1. МОРФОЛОГІЯ ФІТОЦЕНОЗУ

Кожне рослинне угруповання, або фітоценоз, має свою структуру, яка залежить від складу видів, їх екології, висоти, форми надземних і підземних органів, кількісного співвідношення видів. Особливими ознаками морфологічної структури (будови) фітоценозів є: а) флористичний склад; б) екологічний склад; в) популяційний склад; г) ярусність виду; д) проєктивне покриття; е) ярусність; є) зовнішність.

Флористичний, або видовий, склад властивий кожному фітоценозу.

Це його основна ознака, оскільки без видів не може бути угруповання. Кожен фітоценоз має специфічний видовий склад. Наприклад, в смєречниках завжди росте кислиця звичайна, в сосняках — лишайники *Cladonia* і *Cetraria*, в дібровах — підсніжник та купина, копитняк і печіночниця, в сфагнових болотах — журавлина та росянка круглолиста.

З лісовими фітоценозами тісно пов'язані і певні види грибів: у дібровах ростуть дубовик, сиріожка, опеньок осінній; у березовому — підберезовик, груздь справжній; у сосновому — маслюк пізній, рижик та ін. Крім того, в багатьох фітоценозах трапляються мохи, водорості та інші організми. Ці види тісно пов'язані з певним рослинним угрупованням.

Для того щоб підкреслити своєрідність фітоценозу або конкретної асоціації, виділяють *постійні*, або *константні*, види (як правило, понад 91%). Кожному фітоценозу відповідає певна кількість видів, яка залежить від площі, типу рослинності, географічних, топографічних, ґрунтових, історичних та інших умов. Для вивчення видового складу використовують метод видових майданчиків (1 м²), на яких досліджують насиченість, або видове багатство (різноманітність).

У паркових фітоценозах особливо важливо дослідити видове багатство трав'яного ярусу, а в агроценозах і пратоценозах (газони) — представництво бур'янів. Видовий склад може змінюватись протягом сезону: спочатку з'являються ефемери, ефемериди, а потім види, що пізно розпускаються. Видове багатство виражають в балах.

Екологічний склад — це набір життєвих форм, екологічних типів і синузій в угрупованні. Наприклад, до *життєвих форм*, що трапляються в лісі або парку, належать дерева, чагарники, чагарнички, трави, гриби, мохи, водорості.

Екологічному типу рослин — ксерофіту, мезофіту, гігрофіту, галофіту та іншим відповідають певні умови місцезростання. Гігрофітам — болото, мезофітам — луки або свіжий тип лісу і т.п.

Синузія, за В.М.Сукачовим, — це структурна частина рослинного угруповання, яка екологічно, просторово або хронологічно відокремлена від решти фітоценозу (парцела ефемера анемони дібрової в діброві або в тій самій діброві підлісок ліщини).

Популяційний склад (або *фітоценопопуляційний*) — група особин одного виду, що зростає в одному фітоценозі і відрізняється від інших видів статтю, віком та екологічним складом. Наприклад, спеціалісти знають, що в парках не слід вирощувати жіночі екземпляри популяції тополі, оскільки під час цвітіння вони засмічують повітря.

У складній свіжій грабовій бучині (парк "Погулянка", м.Львів) спостерігаємо три вікові стадії популяції бука: дорослі дерева, підріст і самосів. З кожним з цих елементів популяцій лісівник повинен вміло працювати окремо.

Не меншого значення для лісівника чи паркобудівника набувають знання екотипічного складу видів. Насіння сосни звичайної або берези бородавчастої, що зростають на болоті, не слід використовувати в сухих типах бору або субору.

Рясність виду — це кількість особин кожного виду на певній одиниці площі. Різні види трапляються в фітоценозі в неоднакових кількостях (дуб в діброві домінує, а в суборі його менше, оскільки тут домінує со-сна).

Рясність визначають різними методами — суб'єктивними й об'єктивними. Серед суб'єктивних найпоширенішим є п'ятибальна шкала О. Друде:

- soc. (socialis) — особини змикаються, створюючи суцільний фон;
- cop. (copiosus) — трапляються часто;
- sp. (sparsus) — трапляються спорадично;
- sol. (solitarius) — трапляються одинично;
- un. (unicus) — представлені однією особоною.

З об'єктивних методів застосовують арифметичний підрахунок особин і метод вагового аналізу.

Проективне покриття — це горизонтальна проекція надземних органів на ґрунт. У рекреаційному лісокористуванні, наприклад, важливо знати результат витоптування трав'яного ярусу. Крім того, цей показник важливо визначати при догляді за спортивними газонами.

П'ятибальна шкала Шеннікова виражає такі величини проективного покриття рослин:

Бал	Відсоток	Покриття
5	75–100	Суцільне або майже суцільне покриття
4	50–75	Значне
3	25–50	Помірне
2	5–25	Слабке
1	до 5	Дуже слабке

Цю шкалу використовують, як правило, для вивчення покриття трав'яної рослинності. В лісовому чи парковому фітоценозах для оцінки проективного покриття деревних рослин використовують 10-бальну оцінку (7Д2Клг1Яв + Ос). Проекція надземних органів добре висвітлює *горизонтальну* структуру фітоценозу, його мозаїчність.

Ярусність — це вертикальна просторова структура фітоценозу, який складається з видів різних за екологією та висотою пагонів, тому рослини дуже часто займають різні яруси, або поверхи. Наприклад, у свіжій грабовій діброві Басівського лісопарку під Львовом виділено такі яруси: 1 — дуб, граб, ясен, 2 — клен гостролистий, явір, 3 — груша, яблуня, черемха, горобина, 4 — кущі (крушина, бруслина, ліщина); 5 — високі трави (яглиця та ін.); 6 — низькі трави (медунка, копитняк). Ще нижче розташовані яруси мохів та лишайників.

Завдання лісівника і паркобудівника полягає у створенні багато-ярусних фітоценозів, що мають, поряд з високою санітарно-гігієнічною й естетичною якістю, високу опірність до антропогенних навантажень.

Зовнішність, або фізіономічність. Здалеку можна відрізнити діброву, сосновий або березовий ліси. На березі річки легко відрізнити вільшняк від вербняка.

Зовнішність часто називають *аспектом*. Якщо хвойні фітоценози свого аспекту майже не змінюють, то листяні змінюють його залежно від сезону або ж вегетаційного періоду.

Після зими в дубовому чорноліссі (недарма лісостепові діброви в народі називають чорним лісом) вабить око ранньовесняний аспект — цвітіння ефемера — анемони дібрової. В лучних фітоценозах такий ранньолітній аспект створює бузковий цвіт смілки. Знання зовнішності, фізіономічності та аспекту розвитку паркового фітоценозу — запорука підвищення якості, декоративності наших парків і лісопарків.

5.6.2. ЕКОЛОГІЯ ФІТОЦЕНОЗУ

Фітоценоз важко уявити поза його середовищем. Зовнішнє та внутрішнє середовище в кожному фітоценозі специфічне. Середовище та фітоценоз взаємно проникають і формують одне одного. Часто при формуванні паркових фітоценозів стикаємось з дисонансом: наприклад, соснова асоціація в діброві, або ж дубняк в суборовому типі лісу. В першому випадку сосна, висаджена в багаті ґрунтові умови, швидко росте, але має крихку деревину, яка піддається сніговалам та вітроломам. У другому випадку дуб довгі роки “сидить”, має малі прирости, є недовговічним і малодекоративним.

На формування, морфологію, динаміку розвитку, географію і топографію фітоценозів впливають такі елементи зовнішнього середовища, як клімат, рельєф, ґрунт і тваринний світ.

Фітоценоз і клімат. Формуючи лісові та паркові фітоценози, слід враховувати, з якого природно-кліматичного району інтродукований вид-едифікатор, чи зможе він створити необхідну структуру. Паркові фітоценози в щільнозабудованому міському мікрорайоні створюють з урахуванням мікрокліматичних умов міста: в південних районах формують загущені посадки, в північних — розріджені, регулюючи таким чином інсоляцію підплогового простору.

Фітоценоз і рельєф. В.М.Сукачов виділив такі форми рельєфу: 1) мегарельєф (гори висотою понад 1000 м); 2) макрорельєф (невеликі гори та підвищення); 3) мезорельєф (схили річкових долин); 4) мікрорельєф (ділянки, що відрізняються незначною висотою (декілька метрів), експозицією); 5) нанорельєф (невеликі підвищення та пониження на водорозділах, схилах, заплави рік, що відрізняються на десятки сантиметрів).

Створюючи лісові чи паркові фітоценози, слід враховувати всі зазначені вище форми рельєфу, оскільки від цього залежить як продуктивність, так і декоративність насадження.

Фітоценоз і ґрунт. Розвиток лісового та паркового фітоценозу повністю залежить від стану ґрунту — природного й антропогенного. Однак фітоценози можуть позитивно або негативно впливати на ґрунт, що часто спостерігаємо в лісових і паркових насадженнях.

Фітоценоз і фауна. Лісовий та парковий фітоценози є місцем посе-

лення лісової фауни. Кожен ярус має своїх мешканців і є екологічною нішею для чисельної фауни.

Фітоценоз і мікроорганізми. Стосунки між фітоценозом та мікробіоценозами є різноманітними та складними, оскільки мікроорганізми перебувають у ґрунті, повітрі, в тілі тварин і вищих рослин. Бактерії розкладають (деструктизують) різні органічні рештки рослин і тварин до утворення гумусу ґрунту та простих мінеральних речовин, що поглинаються потім знову корінням вищих рослин у вигляді водних розчинів.

Фітоценоз та людина. Людина створила численні культурні фітоценози: лісові, паркові, сільськогосподарські, лучні. Але водночас вона позитивно або негативно впливає на їх розвиток. Особливе ставлення людини до природних автогенних фітоценозів, в яких вона веде раціональне господарство або ж охороняє як заповідні об'єкти.

5.6.3. ДИНАМІКА ФІТОЦЕНОЗУ

Угруповання постійно розвивається, весь час змінюючись, що пояснюється зміною фітосередовища, взаємодією як рослин в угрупованні, так і фітоценозів з місцевими умовами.

Динаміка фітоценозів відбувається під впливом внутрішніх і зовнішніх, сучасних та історичних факторів, а також внаслідок філогенезу (процесу історичного розвитку виду). Розрізняють добову, сезонну, річну та стадійну динаміки фітоценозів.

Добова динаміка залежить від освітлення, температури, складу повітря, його руху, зволоження і т.п. Коливання добового режиму особливо помітне в угрупованнях рослин з явними ознаками *фототаксису* — руху організмів під впливом однобічного освітлення: позитивний — до джерела освітлення, негативний — від джерела освітлення. Наприклад, це повороти суцвіть рослин, що спостерігаються на плантаціях соняшнику. (Наслідком фототаксису є веретеноподібна форма гілок і стовбура дуба звичайного).

Сезонні, або фенологічні, зміни зумовлені зміною пори року. В хвойних ценозах вони ледь помітні, тоді як у листяних лісових фітоценозах яскраво виражені (наприклад, сезонна зміна в березняку). В дібровах виділяють близько 10 фенофаз.

Різнолітня динаміка залежить головним чином від метеорологічних умов року (наприклад, посуха, дощове літо і т.п.).

Стадійна динаміка. В природі часто спостерігаються і незворотні зміни. Вони зумовлюють зміну, або сукцесію, одних угруповань іншими на одному і тому ж місці. Ці зміни, або сукцесії, можуть бути природними або ж антропогенними. В першому й другому випадках лісівники та паркобудівники повинні добре уявляти розвиток фітоценозу як у часі, так і в просторі.

5.6.4. СИСТЕМАТИКА ТА КЛАСИФІКАЦІЯ ФІТОЦЕНОЗІВ

Природа багата на фітоценози. З давніх часів людина навчилася розрізняти луки, ліси, степи, болота. Ліси підрозділяють на листяні (дубові, букові), хвойні (ялинові, ялицеві, соснові) та мішані. Завдання еколога полягає у виявленні та класифікації всіх фітоценозів за допомогою угруповань.

Кожна наука під час систематизації об'єктів, що вивчаються, застосовує певні одиниці. Наприклад, при систематиці рослин, як і тварин, використовують такі систематичні одиниці, або таксо́ни: вид, рід, родина і т.п. У фітоценології фітоценоз вважають аналогом поняття "рослина", тобто фітоценоз має загальне значення як закономірне поєднання взаємозв'язаних рослин і, відповідно, не має таксономічного рангу. Ділянки рослинності об'єднуються в нижчу одиницю систематики фітоценозів — *асоціацію*. Більшість українських, російських, скандинавських і американських вчених-фітоценологів визначають асоціацію за домінуючими видами.

Асоціація — це сукупність ділянок рослинності з однорідною фізіономічністю та спільними домінантами у всіх ярусах. Таке визначення відбиває суттєві риси асоціації: найважливіші види, їх покриття, ярусність, зовнішність, зв'язок із зовнішніми умовами (частково).

Тривалі пошуки підходів до систематики як природних, так і культурних, або штучних, насаджень дали змогу виділити три основні напрями в класифікації насаджень: 1) типологічний — в основу покладені типи насаджень; 2) антропогенний — за рівнем окультуреності рослинності; 3) антропогенно-фітоценотичний — за рівнем окультуреності фітоценозу;

Типологічний напрям зосередив у собі декілька класифікаційних систем, зокрема:

екологічну (Морозов та українська школа лісівників Олексіва-Погребняка);

фітоценологічну (Сукачов та московсько-ленінградська школа лісівників);

генетичну (Колесников та сибірська школа лісівників);

еколого-фітоценотичну (Голубець, Малиновський та карпатська школа лісівників);

багатофакторну (Белов, Рисін).

На практиці, особливо в умовах сильного антропогенного впливу на зелені насадження, потрібна така класифікація, яка б сприяла раціональнішому веденню господарства, зокрема лісопаркового. Згідно з В.М.Сукачовим, тип лісу слід розглядати не як господарську, а як природно-історичну одиницю. Планувати господарство необхідно за допомогою типу лісу (Морозов).

Якщо господарська одиниця лісів третьої групи (експлуатаційних) може включати декілька типів лісу, то в насадженнях першої групи,

наприклад у лісопарковій госпчастині, господарські заходи слід планувати на парцелярному рівні: група сосен чи барвінкова галявина вимагають індивідуального підходу.

На кафедрі екології та ландшафтної архітектури Українського державного лісотехнічного університету в 70-х роках (тоді кафедра лісівництва) розроблена класифікація насаджень зелених зон міста (Кучерявий, 1973). В її основу були покладені елементи еколого-фітоценотичної (Голубець, Малиновський), антропогенної (Хохлов, Фурсаєв) та антропогенно-фітоценотичної (Ніценко) класифікацій.

Елементарною одиницею (нижчим таксоном) цієї антропо-еколого-фітоценотичної класифікації є *асоціація*. Асоціація (від латин. *associo* — з'єдную, поєдную) — рослинне угруповання, яке характеризується однорідним флористичним складом, наявністю проведених (домінантних) видів, певним кількісним співвідношенням між окремими видами, а також ярусністю, послідовністю фенологічного розвитку рослин протягом вегетаційного періоду та продуктивністю рослинної маси. Найвищим таксоном є *тип рослинності* (наприклад, деревна чи лучна рослинність), далі формація (букові ліси), субформація (грабово-букові ліси), екологічна група асоціацій або тип лісу (свіжа грабова бучина), асоціація (природна чи похідна). Похідні асоціації, в свою чергу, діляться на природні (саморегульовані) і штучні (регульовані), а останні — на утворені в слабозмінених, середньозмінених і сильнозмінених умовах місцезростання.

Штучно створені фітоценози називають *культурафітоценозами*. Найбільше таких фітоценозів створено на урбанізованих територіях: сільваценози (лісові), фрутоценози (чагарникові), помологоценози (садові), вітоценози (виноградники), флороценози (квітники), пратоценози (газони, луки), агроценози (поля із зерновими та просапними культурами), стрипоценози (захисні смуги), акваценози (декоративні ставки та басейни із водною рослинністю).

Фітоценологи в останні роки приділяють значну увагу *рудероценозам* — бур'яновим рослинним угрупованням, які займають значні урбанізовані території міст і селищ. Часто ці рудеральні фітоценози відіграють позитивну роль і вирізняються високою стійкістю до антропогенних навантажень. Наприклад, споришево-подорожникові асоціації в багатьох житлових мікрорайонах великих міст не лише відіграють значну естетичну роль, але й є стійкими до витоптування. Крім того, рудеральні фітоценози в урбогенних і техногенних умовах є екологічними нішами для багатьох видів фауни.

5.6.5. ТИПИ АСОЦІАЦІЙ

У фітоценології та геоботаніці використовують два способи класифікацій асоціацій. Перший полягає у застосуванні подвійних латинських назв, наприклад, *Pinetum hylocomiosum* (бір зеленомошник), *Fagetum asperulosum* (бучина маренкова) тощо. Для правильної побудови подвійної ла-

тинської назви потрібно додати закінчення “*etum*” і “*osum*” до коренів слів, які визначають за їх родовим відмінком, відкидаючи закінчення, утворене цим відмінком. При необхідності точного уявлення про рослинне угруповання можна розширити найменування асоціації до трьох чи навіть чотирьох назв, наприклад: *Betuletum mixto herbosum* (березняк із мішаним трав’яним покривом) або *Picetum sphagno-herbosum* (смеречник сфагново-трав’яний).

Інший спосіб найменувань асоціацій полягає у переліченні найголовніших домінуючих видів, найчастіше за ярусами, наприклад, *As. Pinus silvestris* – *Vaccinium myrtillus* + *Hylocomium splendens* (сосновий бір+чорничник із моховим покривом). Якщо ж в угрупованні яруси виражені чітко, на перше місце ставлять домінуючий вид, а на друге – субдомінуючий: *As. Helichrysum arenarium* + *Dianthus arenarius* (цмин пісковий + гвоздика піскова). Однак на цьому піщаному березі, де ростуть зазначені оліготрофи-ксерофіти, трапляються асоціації з більшою кількістю більш-менш однаково представлених видів. Тоді їх назва буде включати необхідну для повного уявлення кількість видів: *As. Koeleria glauca* + *Stipa joannis* + *Helichrysum arenarium* + *Sedum acre* + *Kochia laniflora*. Назву цієї асоціації можна записати і українською мовою: Ас. келерія сиза + ковила Іоанна + цмин пісковий + очиток їдкий +віниччя шерстистоквіткове.

Якщо перед назвою рослини стоїть знак “плюс”, як це бачимо в попередніх назвах асоціацій, то це означає, що участь даного виду у складі угруповання є менша, ніж виду, який стоїть попереду. Якщо ж назви двох чи більше видів з’єднані знаком “тире”, то це означає, що участь цих видів у складі угруповання приблизно однакова. Наприклад, у парку маємо угруповання із рівним складом дерев: *As. Acer platanoides* – *Acer pseudoplatanus* – *Tilia cordata* – *Betula pubescens* (Ас. клен гостролистий – клен-явір – липа дрібнолиста – береза пухнаста).

Для означення асоціацій використовують одночасно й обидва знаки (“–” і “+”), зокрема, перший для опису домінантного, а другий – субдомінантного ярусів: *As. Pinus silvestris* – *Quercus robur* – *Betula verrucosa* + *Pteridium aquilinum* + *Pulmonaria angustifolia* + *Crista castrensis* (Ас. Сосна звичайна – дуб звичайний – береза бородавчата + орляк звичайний + медунка вузьколиста + пір’ястий мох). Таке написання характерне для російсько-шведської геоботанічної школи. Америка-но-англійська школа користується в основному внесенням в назву асоціації лише родових назв: *Pinus* – *Juniperus ass* (сосново-ялицева ас.).

Найбільшого поширення набула класифікація, яку використовує швейцарська школа Браун–Бланке і яка полягає у переліченні переважаючих рослин: *Plantagini* – *Polygonatum avicularis ass.* (подорожничково-споришева ас.), або ж назві асоціації за переважаючим видом – *Polygonum* (подорожничкова), *Taraxacum* (кульбабова) тощо.

Школа Браун–Бланке використовує систему найменувань як для асоціацій, так і для більш крупних таксономічних одиниць. Після найменування асоціацій чи іншої геоботанічної одиниці свого часу Браун–

Бланке запропонував ставити прізвище дослідника, а деколи і рік, в якому ця одиниця була вперше описана. Наприклад, для газонів, засмічених бур'янистою рослинністю, характерна асоціація *Lolio—Plantaginetum* (пажитнице-подорожникова). У повному таксономічному виразі її записують таким чином:

Клас	<i>Plantagineta majoris R.Tx. et Prsq.</i> 1950 р.
Рід	<i>Plantaginetalia R.Tx.</i> 1947 р.
Союз	<i>Polygonion avicularis Br.Bl.</i> 1931 р.
Асоціація	<i>Lolio—Plantaginetum</i> (Link, 1921) Boger. 1930 р.

Якщо назва асоціацій закінчується на "*etum*", то назва субасоціацій закінчується на "*etosum*", наприклад, асоціація *Querceto—Caprinetum Tx.* 1930, субасоціація *Querceto—Caprinetum caricosum (pilosae)* (дубово-грабово-волосиста).

5.7. БІОЦЕНОТИЧНА СТРУКТУРА УГРУПОВАНЬ

5.7.1. ПРИНЦИПИ ФУНКЦІОНУВАННЯ БІОЦЕНОЗУ

Різноманітні залежності і зв'язки реалізуються в біоценозі окремими компонентами. Однак не всі типи структур мають істотне екологічне значення. Важливим є те, яку функціональну роль відіграє той чи інший компонент структури в основних біоценотичних процесах. Головним чином це стосується потоку речовини й енергії, тобто енергетичного господарства біоценозу.

Елементом функціональної структури біоценозу може бути як популяція виду, так і група популяцій, включених в обіг матерії й енергії даного біоценозу. Структура біоценозу адаптована до функціонування в кожних конкретних умовах середовища і забезпечує нормальне функціонування системи, виходячи з трьох принципів:

- 1) оптимізації біологічної продукції екосистеми;
- 2) забезпечення обігу матерії й енергії;
- 3) стабілізації процесів.

Перший принцип визнає основи біологічної продуктивності екосистеми і, зокрема, утворення первинної продукції. Сонячна енергія, акумульована автотрофними організмами у вигляді високоенергетичних органічних зв'язків, є основою процесів перетворення матерії усіх біологічних компонентів системи. Структура біоценозу на рівні як автотрофів, так і гетеротрофів повинна забезпечити в разі змін середовища оптимальну, тобто близьку до максимальної, первинну продукцію екосистеми.

Другий принцип стверджує, що кругообіг матерії й енергії є основою властивістю екосистеми. Матеріали, які кружляють у межах систем, передаються між біологічними компонентами та середовищем. Гальму-

вання обігу матерії хоча б в одному пункті екосистеми може призвести до порушення системи й її дезінтеграції.

Третій принцип стосується процесів, що відбуваються між біотичними й абіотичними компонентами. Реалізація цих процесів є спонтанною. Ступінь регуляції екологічних процесів відбиває рівень еволюційного розвитку біоценозу, їх адаптації до умов середовища, в яких формується даний біоценоз.

Контроль продукції, а також кругообіг матерії і його стабілізація є основною функцією, яку виконує біоценотична структура екосистеми. Це завдання реалізується через структури різного рівня, які спираються на відмінні типи коакцій між біологічними компонентами.

Виділяють три типи структур, які накладаються одна на одну в межах біоценозу: 1) трофічна; 2) конкурентна; 3) паратрофічна.

5.7.2. ТРОФІЧНА СТРУКТУРА БІОЦЕНОЗІВ

Будь-яке угруповання можна представити у вигляді кормової мережі, яка являє собою схему всіх трофічних зв'язків між видами, що входять до складу цього угруповання. Кормова мережа звичайно складається із декількох ланцюгів живлення, кожний з яких є окремим її каналом (рис.5.17).

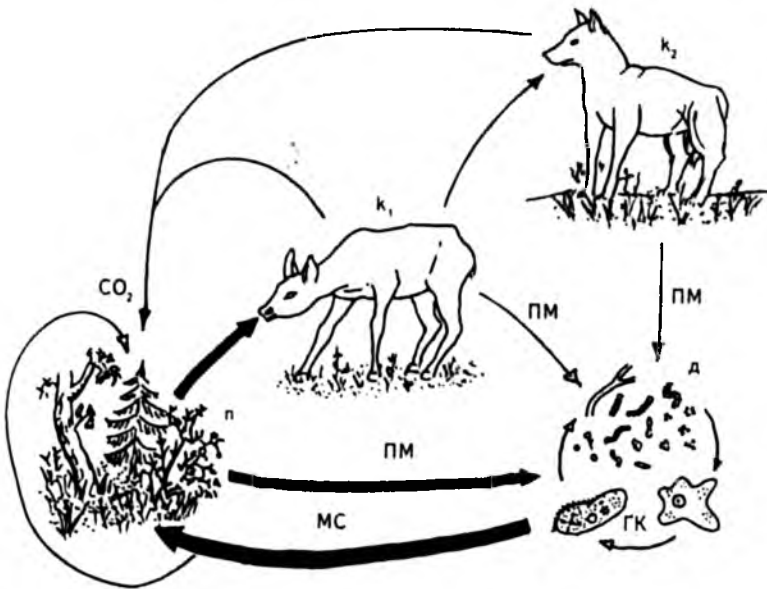


Рис. 5.17. Взаємозв'язок продуцентів (п) з консументами 1-го порядку (k_1), консументами 2-го порядку (k_2) та деструкторами (д) і груповими консументами (ГК); ПМ — продукти метаболізму, мертвий відпад; МС — мінеральні солі.

Завдяки кормовим взаємостосункам у біоценозах здійснюється трансформація біогенних речовин, акумуляція енергії і розподіл її між видами (популяціями). Чим багатший видовий склад біоценозу, тим різноманітніші напрями і швидкість потоку речовин і енергії. *Ланцюги живлення, або канали живлення, якими постійно перебігає енергія, прямо чи опосередковано об'єднують всі організми в єдиний комплекс.*

Перший трофічний рівень представлений первинними *продуцентами*, або *автотрофами*. До них належать зелені рослини, які здатні використовувати сонячне проміння для утворення хімічних сполук, багатих на енергію. Первинні продуценти — це найважливіша частина біоценозу, тому що практично решта організмів, що входять до його складу, прямо чи опосередковано залежать від постачання енергією, якою запасилися рослини.

Крім первинних продуцентів до складу біоценозу входять *гетеротрофи* (від грецьк. *гетеро* — інший, *трофе* — корм) — організми, які використовують для споживання (корму) готові органічні речовини, представлені консументами і деструкторами. Перша група утворює *ланцюги поїдання*, а друга — *ланцюги розкладу*.

Другий трофічний рівень утворюють травоядні тварини, яких називають первинними консументами. М'ясоїдних, які живляться травоядними, називають вторинними консументами, або первинними хижаками; вони перебувають на *третьому трофічному рівні*.

Хижаки, які живляться первинними хижаками, в свою чергу, становлять *четвертий трофічний рівень* і називаються третинними консументами. Тварин, що споживають вторинних хижаків, називають третинними хижаками, або ж четвертинними консументами, і т.д.

Оскільки чимало тварин всеїдні (живляться як рослинами, так і тваринами), тобто одночасно одержують енергію з декількох різних трофічних рівнів, їх неможливо віднести до відповідного рівня. Звичайно вважають, що такі організми входять відразу до декількох трофічних рівнів, а їхня участь в кожному рівні пропорційна складу вживаної ними їжі.

Кінцеву ланку кормового ланцюга утворюють так звані *деструктори*, або *біоредуктори* — організми, які розкладають органічні речовини. Це переважно мікроорганізми (бактерії, дріжджі, гриби-сапрофіти), які селяться на трупах і екскрементах і поступово їх руйнують. Завдяки їхній діяльності відбувається повернення в мінеральне царство елементів, які містяться в органічних речовинах.

Гриби, наприклад, в основному беруть участь у розкладі клітковини рослин, а бактерії розкладають трупи тварин. Мікроорганізми-деструктори виконують і інші функції: вони продукують інгібітори (наприклад, антибіотики) або, навпаки, речовини-стимулятори (наприклад, деякі вітаміни), екологічне значення яких дуже важливе, однак ще мало вивчене.

Серед кормових ланцюгів, які починаються з автотрофних рослин, можна передусім виділити ланцюги хижаків і ланцюги паразитів.

Кормові ланцюги хижаків ідуть від продуцентів до травоядних, які

поїдаються дрібними м'ясоїдними, останні, в свою чергу, поїдаються крупними хижаками і т.д. В міру пересування цим ланцюгом хижаків тварини в більшості випадків збільшуються розмірами і зменшуються чисельно.

Наприклад, відносно простий і короткий ланцюг має такий вигляд (рис.5.18):

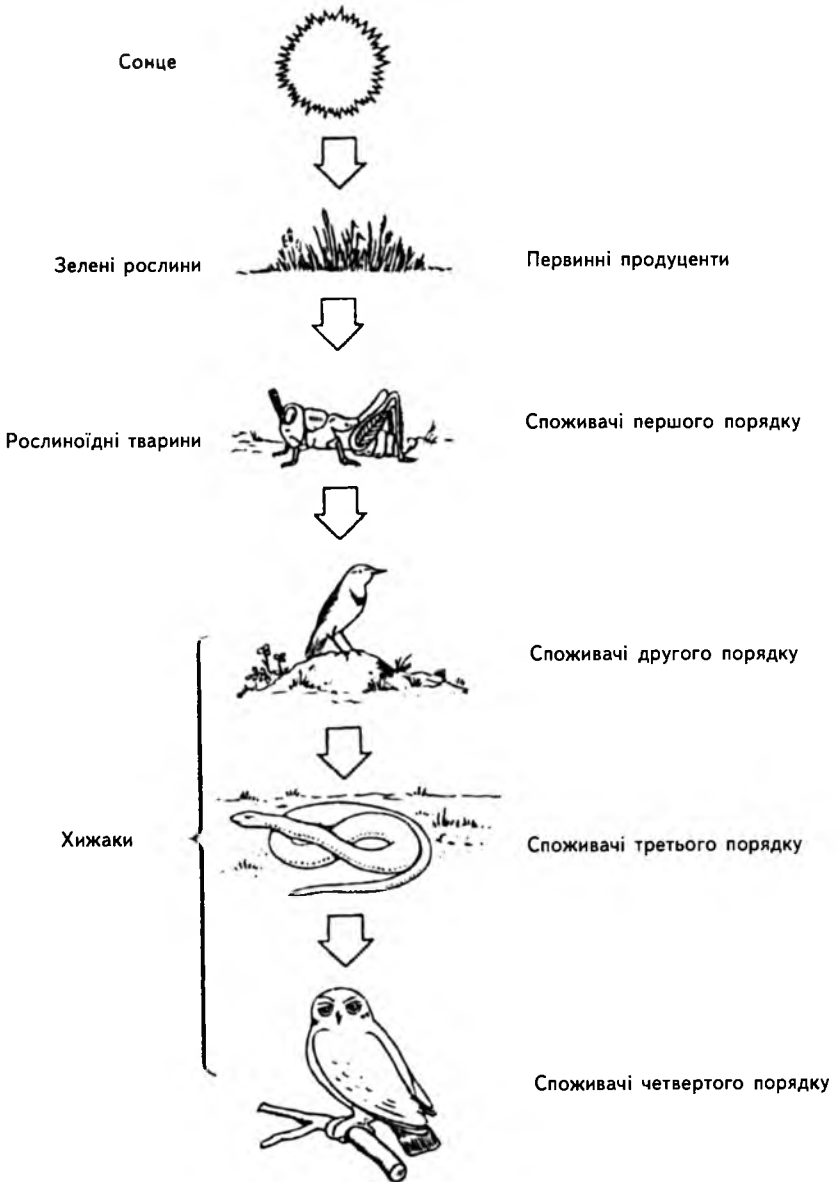


Рис. 5.18. Спрощений наземний кормовий ланцюг, який показує послідовність трофічних рівнів.

трава — —> коник — —> просянка — —> вуж — — —> сова
 продуцент I консумент II консумент III консумент IV консумент;
 а більш довгий і складний ланцюг, який включає консументи п'ятого
 порядку, виглядає таким чином:

сосна звичайна —> попелиця —> сонечко —> павуки —> комахо-
 їдні птахи —> хижі птахи.

Кормові ланцюги паразитів на відміну від попередніх ведуть до
 організмів, які зменшуються в розмірах і збільшуються чисельно:

трава —> травоїдні ссавці —> блохи —> *Leptomonas*.

У наведеному прикладі ссавці є місцем існування численних бліх,
 які живляться їх кров'ю, одночасно в організмі бліх розвиваються тисячі
 джгутикових одноклітинних організмів *Leptomonas*.

Кормові ланцюги можуть починатися не лише з автотрофних організ-
 мів (автотрофний тип), але і з неживих органічних речовин (детритний
 тип). Це трапляється тоді, коли в ролі консументів виступають детритоїд-
 ні організми, які належать до різних системних груп (безхребетні, які
 живуть в ґрунті, харчуючись опалим листям, або ж бактерії чи гриби,
 які розкладають органічні речовини). Тут спостерігається чітка узгод-
 женість: тварини створюють умови мікроорганізмам, розділяючи тру-
 пи загиблих тварин і рослин (рис.5.19).

Кормові ланцюги, які починаються з рослиноїдних і детритоїдних
 організмів, найчастіше представлені в екосистемах одночасно, але май-
 же завжди один з них домінує. Однак у підземній сфері, де існування
 хлорофільних організмів неможливе, оскільки туди не доходить сонячне
 світло, існують лише ланцюги, які починаються з детритоїдних форм.

Вивчення трофічних зв'язків свідчить, що в природі жодний живий
 організм не може існувати ізольовано. Більше того, живі організми в
 межах біогеоценозів або ж біогеоценотичних комплексів створюють спе-
 ціалізовані об'єднання — консорції. Характерною особливістю цих об'єд-
 нань є те, що вони звичайно формуються на базі популяцій автотроф-
 них рослин (сосна, смерека, береза, пшеничне чи картопляне поле тощо).
 Такі популяції називають *детермінантами*, а види, які об'єднуються
 довкола них, — *консортами*. На рис.5.20 зображено консортне об'єднання,
 сформоване довкола ядра, яким стала трав'яниста рослина, даючи поживу
 численним фітофагам. Звичайно консорцію зображають у вигляді кон-
 центричної фігури (рис.5.21) з рослиною-ядром (детермінантом) та
 оточуючими його консортами, які, в свою чергу, утворюють консорти
 першого, другого, третього порядку і т.ін.

Слід звернути увагу на *трофічні рівні кормових раціонів*. Організ-
 ми вважають такими, що належать до одного трофічного рівня в тому
 випадку, коли в кормовому ланцюгу вони віддалені від зелених про-
 дуктів однаковою кількістю трофічних рівнів. Трофічний рівень і кор-
 мовий ланцюг не завжди мають струнку послідовну схему. Всеїдні тва-
 рини годуються одночасно рослинним і тваринним кормом, а деякі хи-
 жаки мають широкий набір жертв. Оскільки дана рослина чи тварина
 може служити кормом для різних як живітних, так і трав'яних, кормові

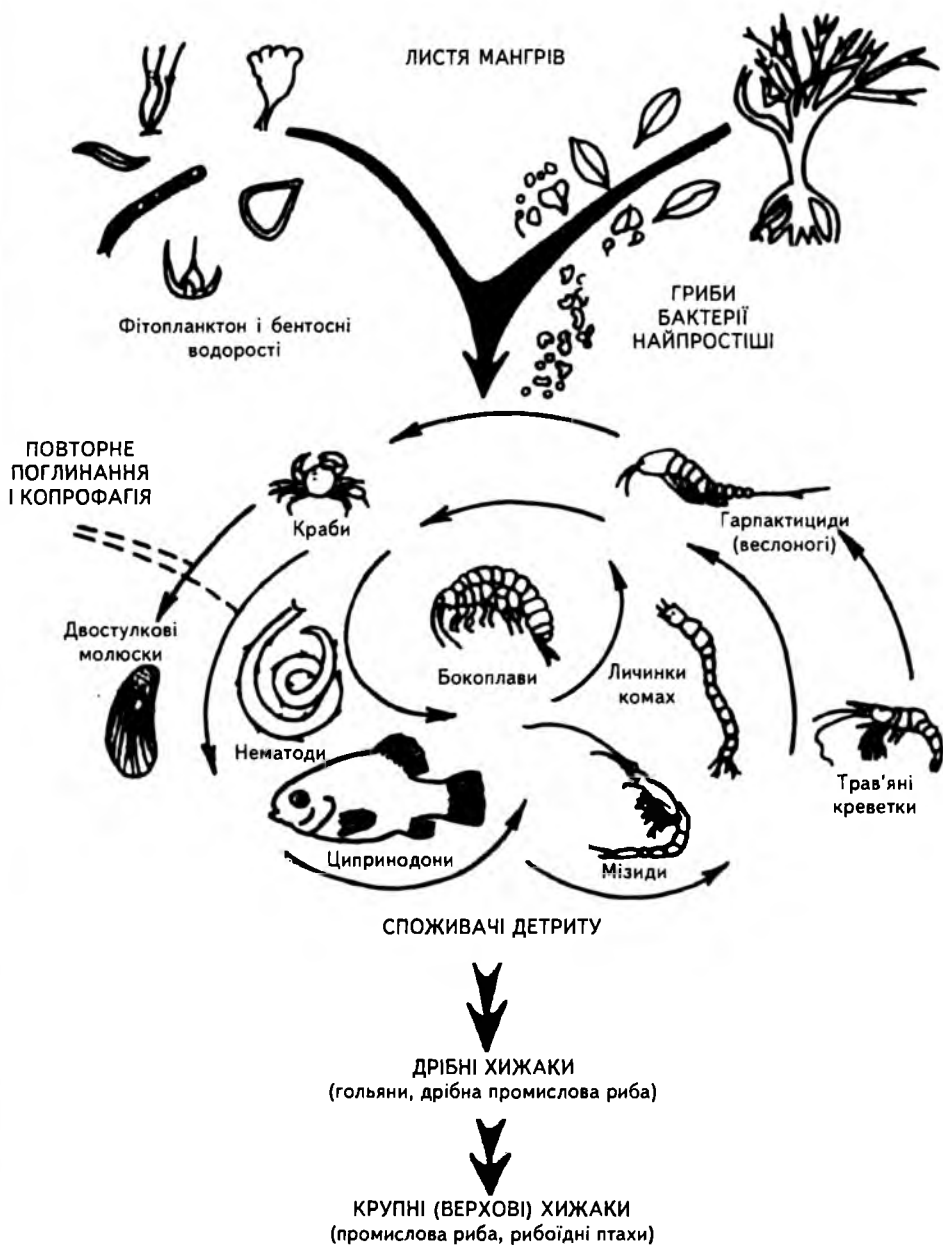


Рис. 5.19. Детритний харчовий ланцюг, заснований на листках мангрових дерев, що падають у мілководній естуарії на півдні Флориди. Фрагменти листя, обробленого сапротрофами і заселеного водоростями, з'їдаються одними тваринами і після проходження через їх кишківник знову з'їдаються іншими тваринами (копрофагія), які належать до ключової групи дрібних споживачів детриту: ці останні, в свою чергу, служать основною їжею промислової риби.



Рис. 5.20. Екологічні ніші серед фітофагів: 1 – коренеїди; 2 – ті, що поїдають кореневі виділення; 3 – листоїди; 4 – стовбурюїди; 5 – плодоїди; 6 – насіннеїди; 7 – квіткоїди; 8 – пилкоїди; 9 – сокоїди; 10 – брунькоїди.



Рис. 5.21. Схематична будова консорції: I, II, III – концептори.

ланцюги часто перетинаються один з одним, складаючи *кормову мережу*, або сітку (рис.5.22, 5.23). Наприклад, трава може бути спочатку спожита не кроликами, а іншими трав'яїдними; кролика замість лисиці може з'їсти орел і т.д.

Щоби встановити існування кормових мереж і трофічних рівнів, слід знати харчовий раціон різних видів. Для цього існують різні способи.

По-перше – це безпосереднє спостереження з використанням астрономічних телескопів, прихованих відеокамер тощо.

По-друге, це аналіз вмісту шлунків. Особливо цей метод використовують щодо птахів. Французький еколог Р. Дажо наводить приклад з вивченням вмісту шлунка сороки. В ньому, зокрема, виявилося 92 представники різних видів комах. У цілому в шлунку було 494 комахи, в тому числі жуків – 302, метеликів – 39, прямокрилих – 16, двокрилих – 14, коників – 10. Крім того, виявлено 112 павукоподібних, 35 ракоподібних, 4 молюски, 3 хребетні. Слід відзначити, що понад 80% – це жертви довжиною 0,6–1,5 см. Вибір проявляється також щодо біотопу: сорока в основному живилася на лужках.

А ось так виглядає раціон однієї пари яструба, кормове угіддя якої влітку досягає 3700 га, а взимку – 5000 га (поблизу Гамбурга, Німеччина): хижачи (домашні коти, горностаї, ласки, дрібні хижі птахи) – 1,02; воронів (ворона, сорока, сойка, галка) – 7,04; дрібна дичина (заєць, кролик, куріпка, фазан, голуб) – 43,04; водоплавні птахи (мандаринки, качки, лисухи) – 1,01; домашні птахи (кури, голуби) – 20,25; різні птахи – 27,20; дрібні ссавці – 0,24. Як бачимо, склад жертв яструба різноманітний: 65 видів ссавців і птахів, причому переважають голуби, куріпки, граки, воронів і кролики. Метод аналізу вмісту шлунка має свої недоліки, оскільки у шлунках

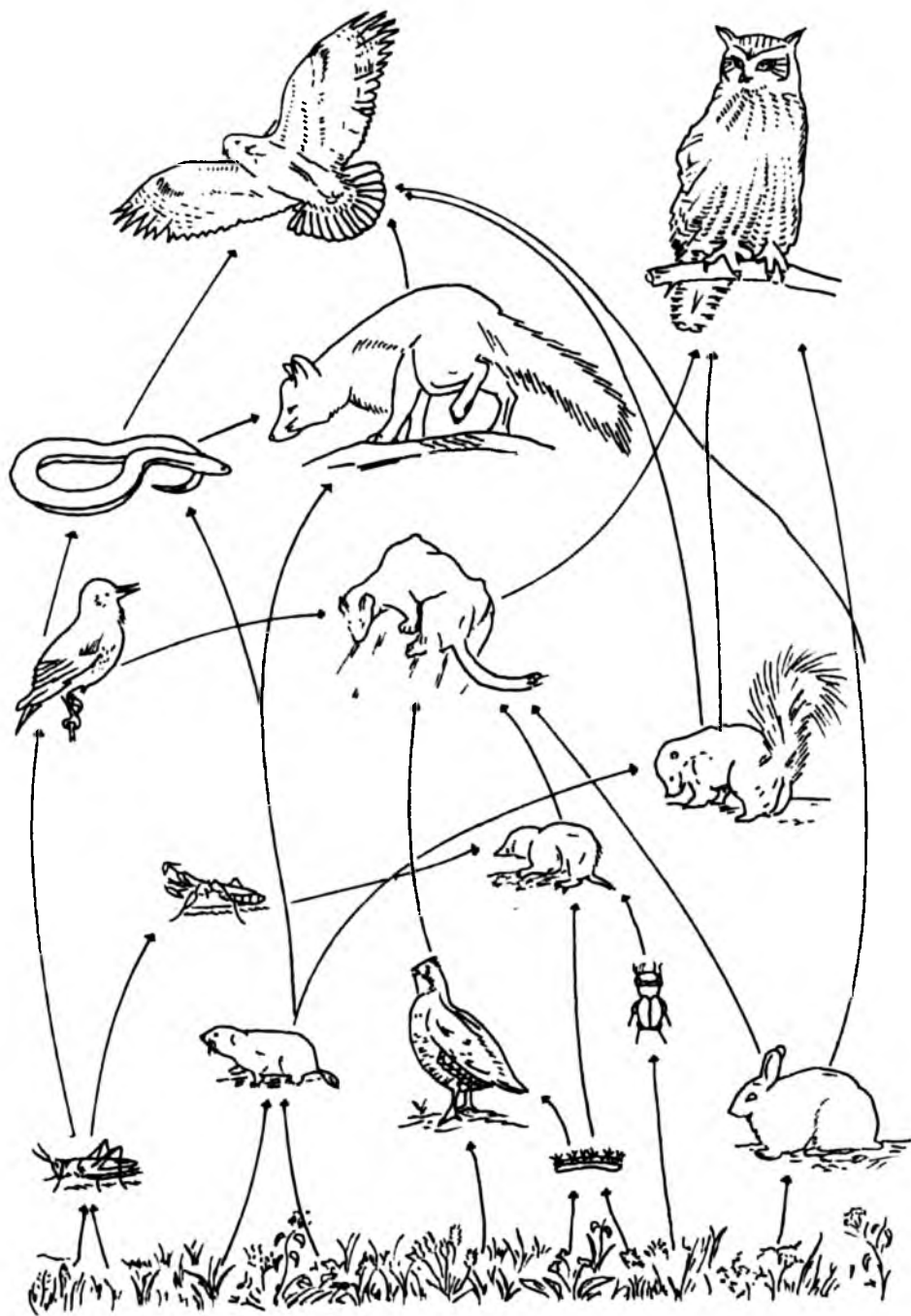


Рис. 5.22. Трофічні зв'язки в простих харчових ланцюгах.

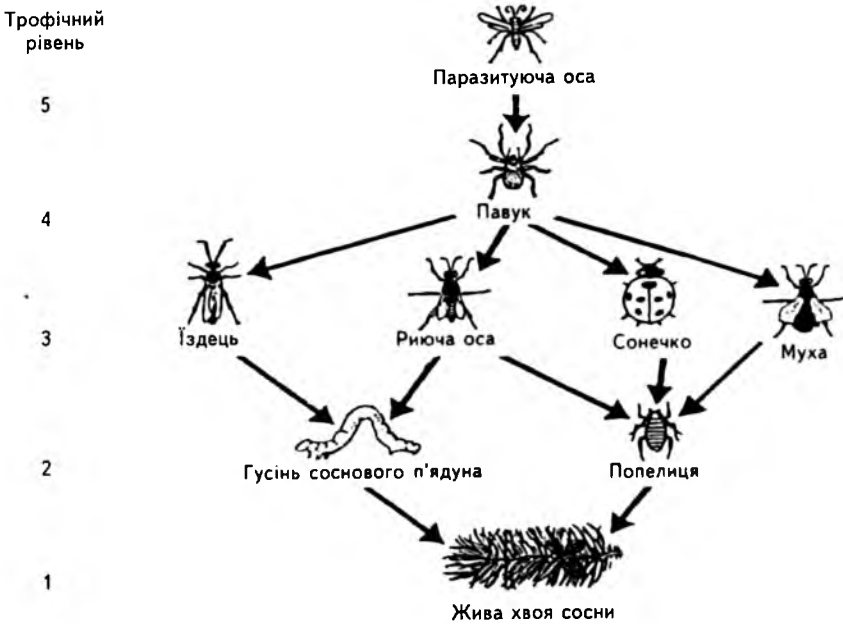


Рис. 5.23. Проста харчова мережа трофічних стосунків.

трапляються окремі м'які частинки тіла, походження яких важко встановити.

У вивченні кормових раціонів широко використовують радіоізотопний метод. Рослини, які поїдаються певною групою тварин, поливають розчином ізотопного фосфору (P^{32}). Розчин швидко поглинається тваринами. Через рівні відрізки часу відловлюють на досліджуваній ділянці тварин і вимірюють їх радіоактивність. Виявляється, що тварини, які активно живляться цими рослинами, тобто своїм основним раціоном, швидше набувають радіоактивності. Тварини, які живляться в основному іншими рослинами, стають радіоактивними значно пізніше — через 2–5 тижнів. У павуків вона з'являється через п'ять тижнів, а у равликів і жужелиць майже не спостерігається, тобто вони майже не вживають досліджуваних рослин.

Трофічну структуру можна зобразити графічно у вигляді *екологічних пірамід*, основою яких служить перший рівень продуцентів, а наступні рівні утворюють сходинки і вершину піраміди. Екологічні піраміди відносять до трьох типів: 1) піраміди чисельності; 2) піраміди біомаси; 3) піраміди енергії.

Піраміда чисельності. Якщо представити кормовий ланцюг хижаків у вигляді прямокутників однакової висоти, розташованих один на одному, довжина яких пропорційна кількості особин у кожному трофічному рівні (особин на 1 м^2 в рік), то отримаємо фігуру, яку називають *пірамідою чисельності* (рис.5.24). Вона тим вища, чим більша кількість трофічних рівнів включає даний ланцюг. Оскільки кількість особин від

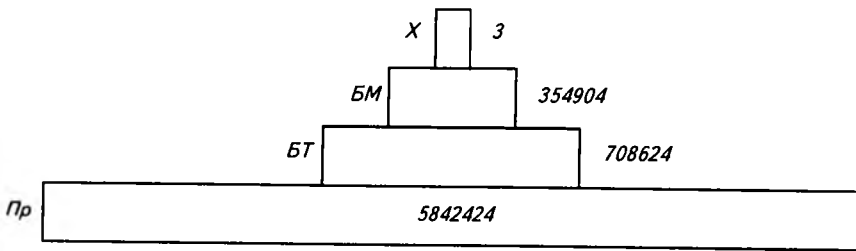


Рис. 5.24. Піраміда чисельності для луски, що заросла злаками:

Пр – продуценти (рослини), БТ – безхребтні травоядні, БМ – безхребтні м'ясоїдні, Х – хребтні. Цифри – кількість особин.

першого трофічного рівня до останнього звичайно зменшується, піраміда має форму трикутника, оберненого вершиною догори.

У кожній екосистемі дрібні тварини кількісно перевищують і розмножуються швидше. Наприклад, ґрунтова фауна за розмірами тіла розміщується таким чином: 0–1 мм – 4500 екз., 1–2 – 2000, 2–3 – 600, 3–4 – 200, 4–5 мм – 300 екз.

Для кожної хижої тварини існує нижня і верхня межі розмірів їхніх жертв. Верхня межа визначається тим, що хижак не в стані подолати тварину, яка перевищує розміри його власного тіла. Нижня межа визначається тим, що надто малий розмір здобичі робить полювання на неї нерациональним. Дрібну здобич хижаку довелося б ловити в таких кількостях, що це виявилось б неможливим або внаслідок її нестачі, або ж через обмеженість часу. Тому для хижаків кожного виду, як правило, існує оптимальний розмір жертви. Елтон наводить такий приклад: для підтримки життя одного лева необхідно 50 зебр на рік; кулик-сорока, що селиться на Фолклендських островах (поблизу Аргентини), живиться молюсками, розмір яких перевищує 45 мм, тоді як дрібніші особини від нього вислизують; муха цеце (озеро Вікторія) нападає на ссавців і птахів, еритроцити яких мають діаметр 7–8 мк, але не чіпає рибу протоптерус, оскільки її еритроцити діаметром 41 мк надто великі, щоб пройти через канал хоботка мухи.

В кормовому ланцюзі спостерігається збільшення розмірів і зменшення чисельності особин при переході від трофічного рівня n до рівня $n+1$. Однак у цьому правилі є винятки. Наприклад, вовки, щоби здобути жертву, більшу за них своїми розмірами (олень), нападають зграєю. Змії та павуки вбивають крупну тварину своєю отрутою. В лісі, де первинним продуцентом є дерева, а первинним консументом – комахи, рівень первинних консументів чисельно є значно багатшим на особини рівня продуцентів (на одному дереві можуть харчуватися тисячі особин комах). Людина є єдиним видом, що може використати для свого споживання тварин будь-якої величини – від кита до креветки.

Піраміда біомас. Піраміда чисельності як екологічний метод не дає змоги глибоко проаналізувати енергетичний потенціал біоценозу, оскільки

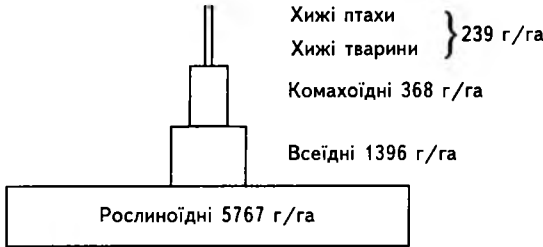


Рис. 5.25. Піраміда біомас хвойного лісу Словаччини

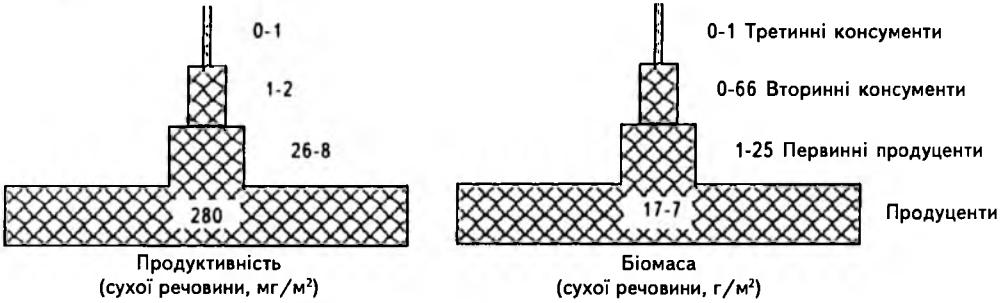


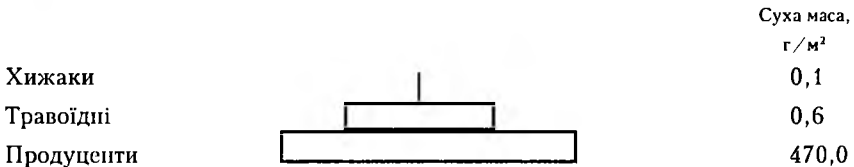
Рис. 5.26. Підраміди продуктивності та біомаси для мільководного ставка.

ки величина особини не дає повного уявлення про енергетичні можливості виду. Тому вчені дійшли висновку, що слід будувати не лише піраміду чисельності, а й піраміду біомаси (рис.5.25, 5.26). Цей метод зображення структури біоценозу дає можливість показати розміщення біомаси відповідних організмів на кожному трофічному рівні організації. Якщо піраміда чисельності відбиває щільність особин на кожному трофічному рівні, то піраміда біомаси — біомасу на 1 м² або в 1 м³. Як правило, цей показник розраховують в грамах сухої маси.

Проілюструємо формування пірамід різного типу.

У випадку кормового ланцюга хижаків біомаса організмів має звичайно форму трикутника з вершиною, зведеною догори.

Звичайна піраміда (переліг в Джорджії, США)



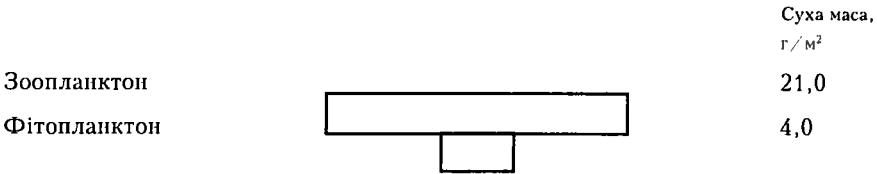
Через відсутність розмірності часу часто ці піраміди можуть бути перекинуті, тобто низькі трофічні рівні мають меншу щільність і (або) меншу біомасу, ніж високі. Така піраміда характерна для багатьох водних екосистем, в яких біомаса фітопланктону поступається біомасі зоопланктону, але швидше оновлюється.

Внаслідок вивчення двох первинних трофічних рівнів гірських озер Колорадо (США) встановлено, що відношення

$$\frac{\text{біомаса первинних консументів (ракоподібні зоопланктону)}}{\text{біомаси продуцентів (водорості планктону)}}$$

коливалося в межах 0,4-9,9, причому часто зоопланктон за вмістом біомаси переважає фітопланктон. У певних широтах відношення зоопланктон/фітопланктон може змінюватися від 1 зимою до 1/25 влітку. Це свідчить про те, що форма піраміди біомас змінюється залежно від пори року:

Перекинута піраміда (води Ла-Маншу)



На вищих трофічних рівнях переважає тенденція до накопичення біомаси, оскільки тривалість життя крупних хижаків значна, а швидкість обороту генерацій, навпаки, мала, в їх тілі затримується значна частина речовини, одержана з продуктів живлення.

Піраміда енергій. Цей тип пірамід є найкращим для графічного зображення трофічної структури біоценозу (рис.5.27). Однак для побудови такого типу піраміди часом бракує даних. Кожний трофічний рівень

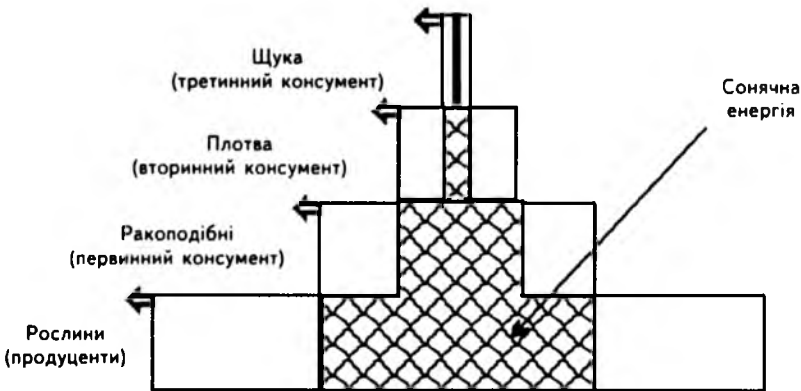


Рис. 5.27. Частина трофічних стосунків. Уловлення енергії та її передача через трофічні рівні. Заштриховані ділянки показують енергію, яка утримується цією системою після кожного переходу на наступний рівень, а стрілки вказують втрату енергії.

зображують прямокутником, довжина якого пропорційна кількості енергії, накопиченій на цьому рівні одиницею площі (або об'єму) з вершиною, оберненою догори, що пов'язано з витратами енергії при переході від одного трофічного рівня до іншого за законами термодинаміки.

Як відомо, *перший закон термодинаміки* — закон збереження речовини й енергії — стверджує, що речовина й енергія не зникають і не створюються заново. Вони можуть перетворюватися, а енергія переходить з однієї форми в іншу, однак загальна сума еквівалентних кількостей речовини й енергії повинна залишатися постійною. Світло переходить у тепло, кінетичну енергію і (або) потенціальну енергію. Єдиний шлях перетворення енергії на теплову з 100%-ю ефективністю — це горіння, а точніше, спалювання сухої речовини в “калометричних печах”. Енергію, як зазначено у розділі 3, визначають в ергах, або джоулях, а в екології — в калоріях.

Другий закон термодинаміки стверджує, що всі види енергії (світлової, потенціальної, хімічної, кінетичної) спонтанно намагаються перейти в менш організовану і неупорядковану форму. Живі організми не можуть існувати без постійного надходження енергії ззовні, яка розсіяна в середовищі. Швидке засвоєння енергії рослинами становить лише 1% (λ_{10}) сонячної енергії, яка досягає поверхні Землі. Цю швидкість споживання сонячної енергії первинними продуцентами називають *валовою продуктивністю*. Звичайно її виражають у калоріях на метр квадратний на рік, що являє собою *валову річну продукцію* (ВРП). В зв'язку з тим, що рослини витрачають певну кількість енергії в процесі дихання (λ_{01}), лише частина річної валової продукції доступна тваринам і деструкторам. Цю частину (λ_{21}) плюс споживану деструкторами (λ_{11}) називають *чистою продуктивністю*, або *чистою річною продукцією* (ЧРП).

Чиста продукція може бути значно меншою від валової. В деяких дощових тропічних лісах рослини витрачають на дихання 75–80% валової продукції. В листопадних лісах помірної зони дихання становить 50–75% валової первинної продукції. Р. Уїттекер підрахував, що тварини-консументи фактично споживають близько 7% рослинного корму суші, а решту чистої первинної продукції споживають деструктори. Ефективність перенесення енергії з одного трофічного рівня (λ) на інший, вищий, наприклад, з рівня i на рівень j , можна вважати однаковою:

$$\lambda_{ji} / \lambda_{jh}, \quad \text{де } j = i + 1, \quad \text{а } h = i - 1. \quad (5.8)$$

За допомогою цієї формули біоценоз можна представити у вигляді блокової моделі з потоками речовини й енергії. В умовах рівноваги кількість енергії, яка міститься в кожному блоці (на кожному трофічному рівні), має бути постійною, що, в свою чергу, вимагає, щоб швидкість надходження енергій до кожного блоку точно дорівнювала б швидкості витоку енергії з блоку.

В умовах рівноваги потік енергії в екосистемі, зображеної на рис. 5.28, Е. Піанка описує за допомогою кількох простих рівнянь (зліва від знака рівності — швидкість притоку, а справа — швидкість відтоку):

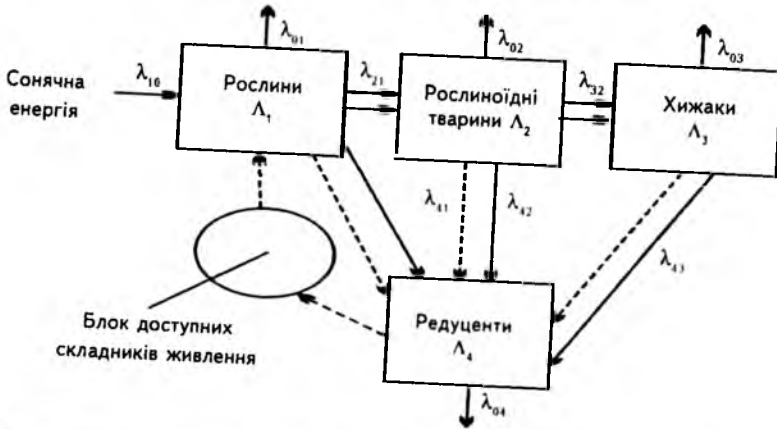


Рис. 5.28. Блокова модель скосистеми. Суцільна лінія означає напрямок потоку енергії, а штрихова — напрямок кругообігу матерії.

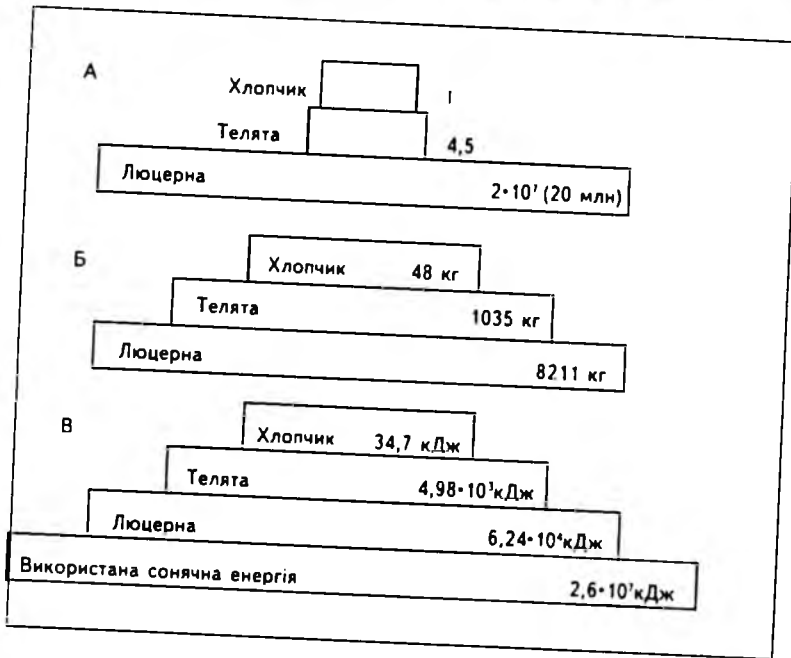


Рис. 5.29. Екологічні піраміди: А — піраміда чисел; Б — біомаси; В — енергії.

$$\begin{aligned}
 \lambda_{10} &= \lambda_1 + \lambda_{02} + \lambda_{03} + \lambda_{04}; \\
 \lambda_{10} &= \lambda_{21} + \lambda_{01} + \lambda_{41}; \\
 \lambda_{21} &= \lambda_{32} + \lambda_{02} + \lambda_{42}; \\
 \lambda_{32} &= \lambda_{02} + \lambda_{43}; \\
 \lambda_{41} + \lambda_{42} + \lambda_{43} &= \lambda_{04}.
 \end{aligned}$$

(5.9)

Отже, відношення $\lambda_{21}/\lambda_{10}$ є міра ефективності передачі засвоєної первинними продуцентами сонячної енергії на рівень травоядних і опосередковано на вищі рівні консументів. Звичайно ці показники коливаються в середньому в межах 10–15%.

Класичний приклад, який дає змогу наглядно розглянути три типи пірамід (числову, біомас і енергії) наводить Ю.Одум (рис.5.29). Опіраючись на літературні дані, автор розрахував елементи ідеальної екосистеми, яка може бути зведена до простого кормового ланцюга із засіяним люцерною полем площею 4 га в якості продуцента. Біомаса цього поля (продуцента) 2×10^7 шт. рослин згодовується 4,5 телятам (консумент 1-го порядку), які необхідні для харчування протягом року 12-річного хлопчика (консумент 2-го порядку). Безумовно, що ця модель не є ідеальною, оскільки людина споживає не лише м'ясо, але вона дає уявлення про енергетичну продуктивність екосистеми.

5.7.3. КОНКУРЕНТНА СТРУКТУРА БІОЦЕНОЗІВ

Концепція конкурентного угруповання була висунута Тарвідом (1952) і зводиться до таких положень:

1. Покривання екологічних ніш популяціями видів, які входять у конкурентне угруповання.
2. Поява кількісної регуляції, яка виникає внаслідок конкуренції між компонентами угруповання.
3. Утворення характерної структури як наслідок процесів регуляції всередині угруповання.

Явища конкуренції між двома або більше популяціями виникає у випадку, коли йдеться про необхідність спільного використання ресурсів середовища: корму, світла, простору.

В рамках конкурентного угруповання виділяємо такі групи видів:

1. Домінанти — види, які займають понад 5% особин, що входять до складу угруповання.
2. Субдомінанти — види, представлені 2–5% особин.
3. Інфлуенти — види, представлені 1–2% особин кожний.
4. Акцесори — поодинокі особини (менше 1%). Остання група охоплює популяції, які емігрують із сусідніх біоценозів.

5.7.4. ПАРАТРОФІЧНА СТРУКТУРА БІОЦЕНОЗІВ

Концепція цього типу структури біоценозу полягає у використанні одного джерела корму різними видами. Наприклад, пилок, нектар, падевий мед тощо споживають різні види тваринних організмів. Ці стосунки не можна вважати суто експлуатаційними, їх називають *інгібіторними*. Вони виступають як лімітуючий фактор у розвитку популяції.

5.8. ДИНАМІКА БІОЦЕНОЗІВ

5.8.1. ТИПИ СУКЦЕСІЙ

Біоценоз перебуває в постійному розвитку. Організми, які його населяють, народжуються, живуть і вмирають. Процесові розвитку можуть сприяти або ж, навпаки, шкодити певні зовнішні та внутрішні фактори. Характерні типи цих змін, які відбуваються у біоценозі, такі: 1) сезонні; 2) різнорічні; 3) випадкові зміни, або сукцесії; 4) загальні зміни; 5) еволюція ценозів.

Діалектика кожного угруповання в будь-який момент свого існування, — як підкреслював П.Д.Ярошенко, — перебуває в стані змін, які можна згрупувати у п'ять типів: 1) проходить одну із фаз свого сезонного розвитку, відбиває вплив умов даного року; 2) перебуває на шляху до заміни якимось іншим угрупованням; 3) перебуває під впливом зональної зміни рослинного покриву усєї місцевості; 4) проходить одну із стадій своєї еволюції.

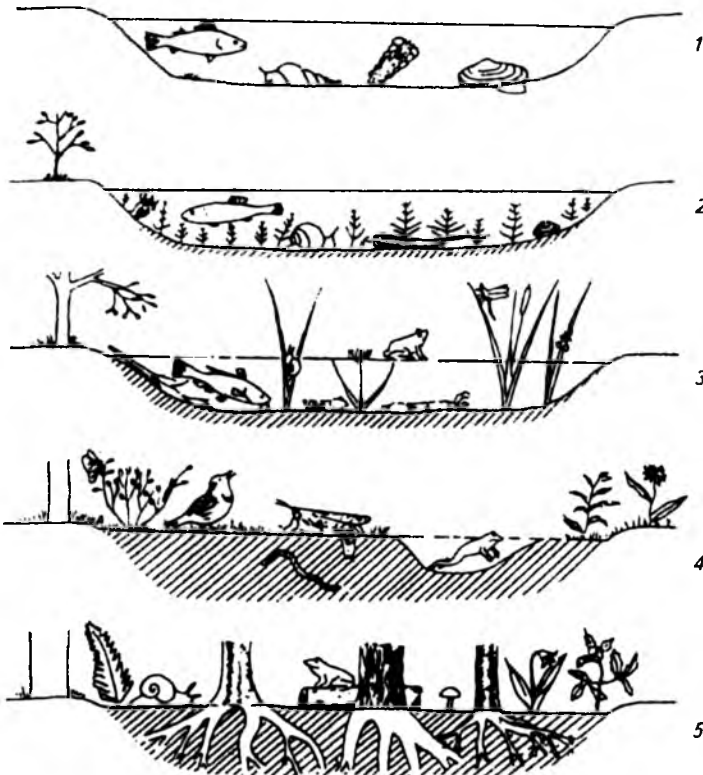


Рис. 5.30. Сукцесія, яка відбувається від озера через луку до лісу.

Перелічені типи змін тісно пов'язані між собою, а точніше, взаємообумовлюють одна одну. Наприклад, третій тип змін — *випадковий* — включає і сезонні (весна–осінь, літо–зима), і різновікові (посушливі, дощові, морозні роки), і загальні зміни (заміна лучної рослинності лісовою), а в історичному аспекті — то й еволюційні.

Випадкові зміни, або сукцесії (від грецьк. *сукцесія* — наступність), — *це послідовні зміни одних угруповань організмів (біоценозів) іншими на певній ділянці середовища*. В природних умовах формування стійкої стадії угруповання завершується клімаксом.

Н.М.Чернова і А.М.Билова (1981), виходячи з ролі автотрофів і гетеротрофів у розвитку біоценозів, виділяють два основних типи сукцесій: 1) з участю як автотрофного, так і гетеротрофного населення; 2) з участю лише гетеротрофів. Для сукцесій другого типу характерні умови, коли вже створені або створюються запаси органіки (багаті на органіку водойми, бурти гною і компостів тощо).

Співвідношення чисельності видів в угрупованні змінюється в часі та просторі. Популяція виду може зайняти своє місце в угрупованні, якщо: а) даний вид здатний досягти дане місце; б) умови певного місця йому підходять; в) він витримує конкуренцію і поїдання його іншими видами. Таким чином, числова послідовність появи і зникнення популяцій видів у біоценозі є результатом зміни умов, ресурсів і впливів інших видів один на одного (рис.5.30).

В.М.Сукачов виділив чотири види сукцесій: 1) сингенетичні; 2) ендоекогенетичні; 3) екзогенетичні; 4) гологенетичні.

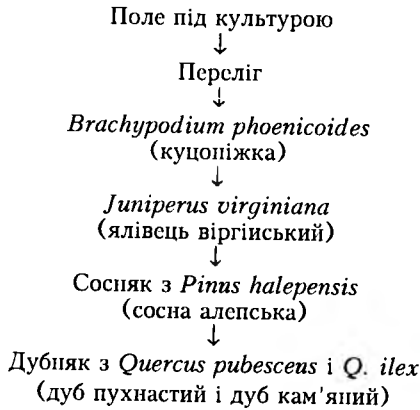
5.8.2. СИНГЕНЕТИЧНІ Й ЕНДОЕКОГЕНЕТИЧНІ СУКЦЕСІЇ

Сингенетичні сукцесії відзначаються процесом зміни рослинами нових місцезростань: кар'єрів, насипів, звалищ, пісків, свіжих річкових заносів. Тому головну роль в цій сукцесії відіграють підбір і взаємодія рослин, які заселили цю незайману територію, а також ґрунтово-кліматичні умови. Взаємодія всього угруповання з оточуючим середовищем лише розпочинається. Елементи середовища (фітоклімат і ґрунт) лише починають формуватися і перебувають у зародковому стані. Якщо ділянка, яка заселяється, раніше піддавалася впливу якихось угруповань, то це свідчить про первинну сукцесію (наприклад, при відступі льодовика, застиглий магмі, недавно сформованій піщаній дюні). Ці *піонерні сукцесії* ще називають *автогенетичними*.

Якщо рослинність місцевості частково або повністю знищена, але має добре розвинений ґрунтовий шар, в якому залишаються насіння або спори, наступну зміну видового складу називають *вторинною сукцесією* (безрезняки, вільшняки після піонерної рослинності кар'єру чи гірського зсуву). Ці вторинні сукцесії В.М. Сукачов називав *ендоекогенетичними*. Вони відбуваються слідом за сингенетичними сукцесіями вже після того, як піонерне угруповання створило певне середовище і в наступному

періоді свого розвитку змінюються разом з подальшими змінами середовища, які є наслідками власне життєдіяльності цього угруповання (збагачується видовий склад, ускладнюється просторова структура).

Проходження сингенетичної й ендоекогенетичної сукцесії показано на прикладі спонтанної клімаксової формації дуба у французькому Середземномор'ї:



Дубняк, який завершив сукцесійний ряд, слід назвати не клімаксом, а *дисклімаксом*, оскільки він, мабуть, не повторив того клімаксу, який колись існував у цій місцевості.

5.8.3. ЕКЗОГЕНЕТИЧНІ ТА ГОЛОГЕНЕТИЧНІ СУКЦЕСІЇ

Екзогенетичні сукцесії зумовлені причинами, які перебувають за межами даного угруповання і залежать від зовнішніх геофізикохімічних факторів. До них В.М.Сукачов відносить також зміни, зумовлені діяльністю людини (пожежі, вирубки, випас, рекреаційне перевантаження), а також масове поширення будь-яких тварин (комах, гризунів).

Гологенетичні сукцесії виникають внаслідок зміни всього фізикогеографічного середовища або його окремих частин — атмосфери, літосфери, гідросфери. До таких сукцесій належить зміна фітоценозів під впливом глобальних змін клімату, висушення великих територій перезволожених земель, зміна русла річки і розвиток нової річкової долини.

5.8.4. ДЕГРАДАЦІЙНІ СУКЦЕСІЇ

Деякі сукцесії відбуваються при послідовному використанні різних видів ресурсів, які розкладаються. Таку сукцесію називають *деградаційною*. Це, наприклад, розклад соснової хвої. Опад хвої, залежно від його віку, заселяють різні колонії грибів, а коли сіро-чорні хвоїнки утрамбовуються, а їхні тканини розм'якшуються і стають нетривкими, подальше руйнування внутрішніх тканин виконують ґрунтові кліщі. Приблизно через два

роки, коли хвоя спресовується і набуває якісно нового виду, руйнівну діяльність завершують членистоногі. Приблизно через сім років хвоїнки в цьому шарі стають структурно подібними до ґрунту.

Р. Дажо цей тип сукцесій, яка не завершується кінцевим клімаксом, називає *деструктивним* (аналогічно деградаційному). Тут спостерігається зміна умов середовища, пов'язана з біотичними факторами, в чому ми пересвідчилися на прикладі із розкладом соснової хвої. Подібний процес перебігає у сінному настої (рис.5.31)

Розглянемо класифікацію сукцесій, запропоновану М. Д. Ярошенком (1961), який виділяє: А — природні сукцесії (1 — послідовні, 2 — стійкі (кліматогенні, ендогенні, біогенні); Б — антропогенні. Є. М. Лавренко (1940) поділяв сукцесії на вікові (кліматогенні, едафогенні) і короткочасові (пірогенні, кліматогенні, едафогенні, зоогенні, антропогенні).

Сьогодні, коли ми маємо справу з численними антропогенними сукцесіями, їх поділяють на культурні (створення культурфітоценозів) і акультурні, або деградаційні (рис.5.32).

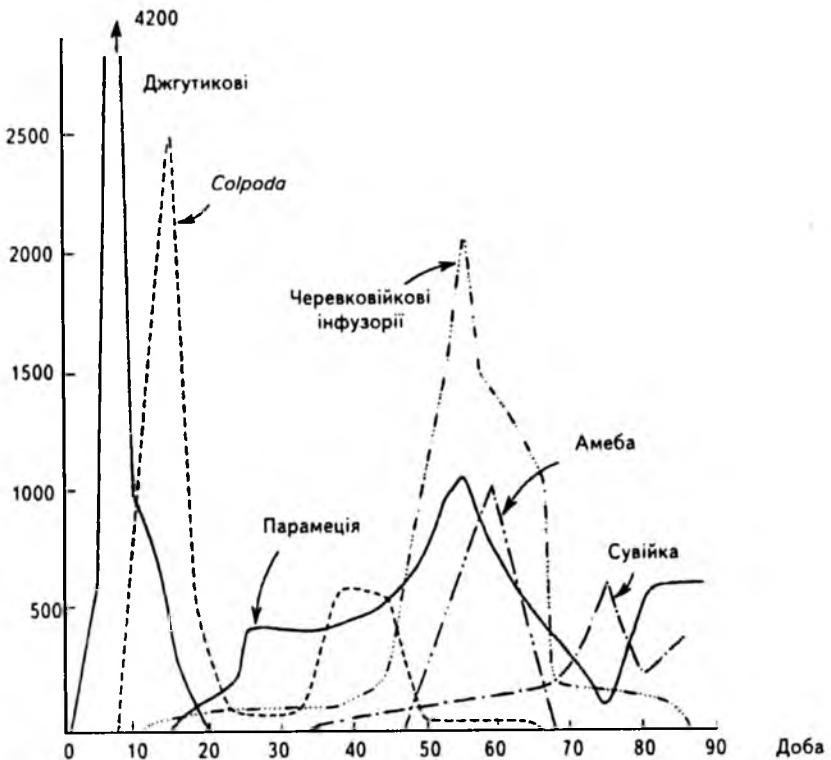


Рис. 5.31. Сукцесії простіших в настої сіна. Зміна кількості особин залежно від віку культури, в днях:

По осі ординат — кількість індивідів різних видів в см³.

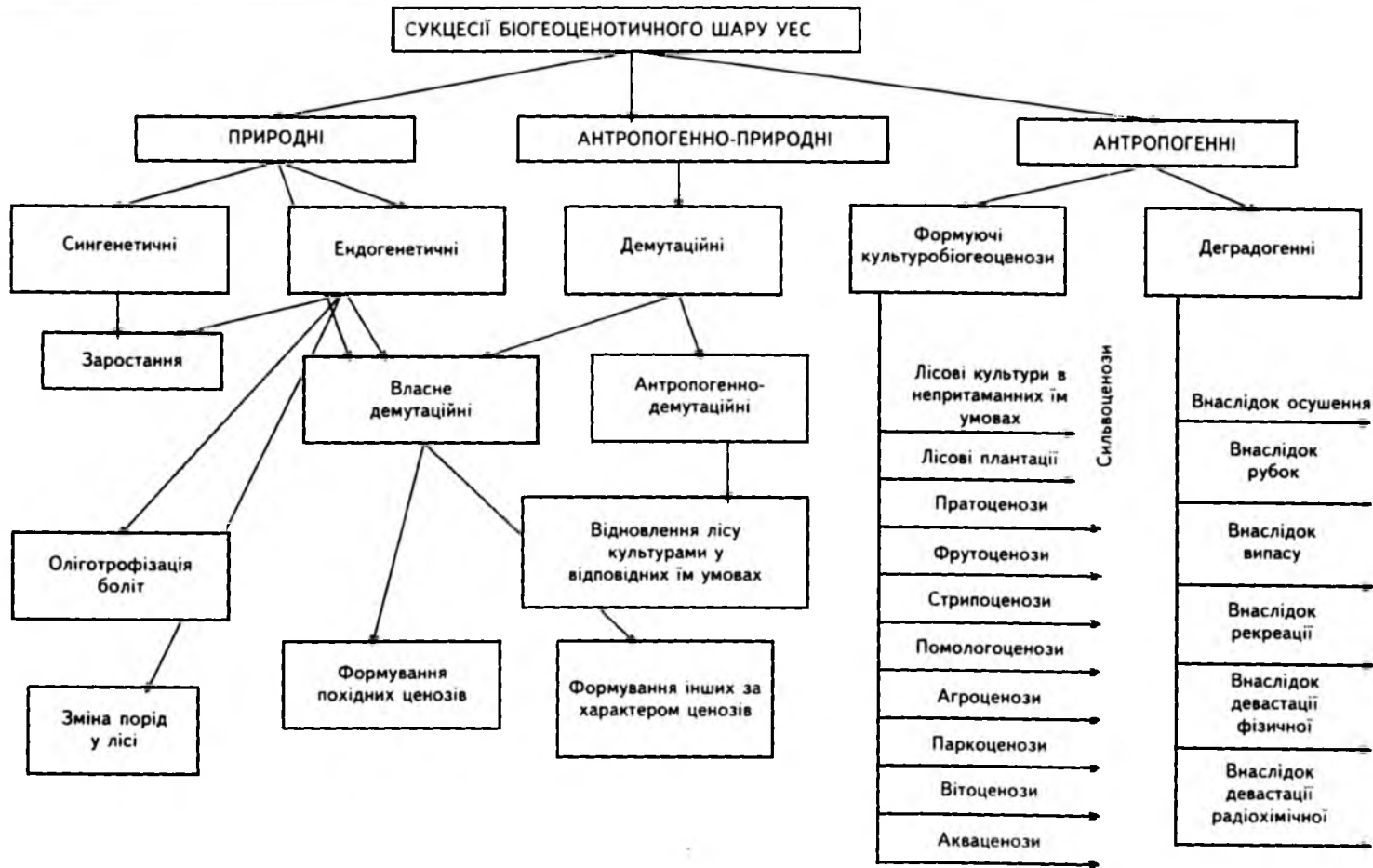


Рис. 5.32. Класифікаційна схема сукцесій біогеоценотичного шару урбоекосистеми.

5.8.5. СУКЦЕСІЇ В ЛІСОВИХ БІОЦЕНОЗАХ

Дослідження сукцесій лісових біоценозів має практичне значення. Від їх осмислення та вміння прогнозувати залежить продуктивність лісів.

У житті лісу фактор часу відіграє велику роль, — зауважує П.С.Погребняк (1968), — хоч і не очевидну для стороннього спостерігача. Темпи змін складу лісу найчастіше настільки повільні, що їх можна уявити лише складним шляхом різнобічних досліджень і за допомогою ряду абстракцій. При цьому найважливішою ознакою існування змін є зміна *головних* деревних порід. За масштабами часу в лісі спостерігаються принаймні три типи змін:

1. *Зміна порід* як наслідок *онтогенезу деревостанів*, тобто розвиток окремих поколінь лісу, починаючи із самосіву, підросту і закінчуючи старими, що досягли природної сплості, деревостанами.

2. *Зміна порід* як наслідок *стихійного* втручання людини й інших зовнішніх факторів у житті лісу та процесу відновлення природного складу і структури лісу. Ці процеси триваліші, ніж згадані вище, оскільки вони охоплюють в найкращому випадку одне, два або три покоління деревостанів.

3. *Зміна порід* як наслідок крупномасштабних подій типу змін клімату, які відбуваються протягом тривалих відрізків часу.

Концепцію зміни порід створив Г.Ф.Морозов, привівши в рух категорії, які здавались раніше незмінними, розкрив внутрішній зв'язок між лісами різного складу, показав, що одні з них є похідними від інших. Г.Ф.Морозов розкрив логіку сукцесій і зміну порід: смереки і сосни — березою і осикою, дуба — м'яколистяними породами, сосни — дубом, сосни і дуба — смерекою, дуба — супутніми породами (грабом).

Як відомо, однією з основних причин зміни порід під час переходу корінних деревостанів у похідні виступає різниця в темпах росту у висоту. У випадку одночасного поселення і при сумісному рості цих порід панують швидкоростучі — береза й осика, пригнічуючи дуб, смереку, бук і ялицю. Однак згодом корінні породи, що затримались у рості, “відвоюють” відведене їм природою місце і займають перший ярус біоценозу.

Оселившись під наметом світлолюбних порід з їх характерною ажурною кроною, смерековий підріст з часом зникається зсередини (рис.5.32), що різко зменшує можливість відновлення недовговічних берези й осики. З часом, коли настає період їхньої природної стиглості (50–60 років), вони випадають, утворюючи ґрунт для смереки, яка запанує на всій території колишньої галявини.

Однак коли смерекові крони піднімуться настільки, що почнуть проникати крізь листяний намет, “останній, — пише П.С.Погребняк, — найде нову “зброю” для боротьби з смерекою: листяні породи почнуть обхльовувати смерекові крони... І все ж, незважаючи на це, смерека продовжує рости і, нарешті, завдяки значній тривалості росту у висоту переганяє березу і осіку” (1968).

Смеречняки, — відзначає П.С.Погребняк, — господарі багатьох ро-

дючих місцезростань у лісовій зоні. Вони тут *корінні* насадження. Березняки й осичняки *похідні* насадження, які з'явилися на місці корінних, як це було описано вище. Однак наявність їх не у всіх випадках свідчить про те, що територія раніше належала смереці. Березняки й осичняки можуть з'явитися і на місці інших корінних типів насаджень — сосняків, дібров, бучин, ялинників, модринників і т.д.

5.8.6. КОНЦЕПЦІЯ КЛІМАКСУ

Концепція клімаксу належить Фредеріку Клементсу (1916), який стверджував: в будь-якій кліматичній зоні існує лише один істинний клімакс — кінцевий стабільний стан рослинного угруповання, що перебуває в рівновазі з оточуючим середовищем. До його виникнення ведуть усі сукцесії незалежно від того, почався він із піщаної дюни, перелогу чи навіть заростаючого ставка, що поступово переходить в суходільне угруповання. Тенслі (1939) та його однодумці заперечували Клементсу і говорили про поліклімакс, стверджуючи при цьому, що клімакс на даній ділянці може визначатися одним або декількома факторами: кліматом, ґрунтовими умовами, топографією, пожежею тощо. Тому в одній кліматичній зоні, без сумніву, може існувати цілий ряд специфічних типів клімаксів (наприклад, букові праліси, чорновільшняки Закарпаття), склад яких є досить незмінним протягом тривалого часу (останніх двох століть).

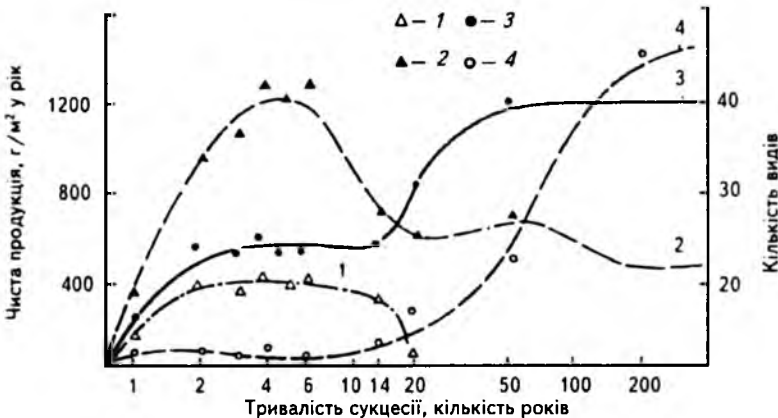


Рис. 5.33. Зміна видового різноманіття і чистої первинної продукції в ході сукцесії, що веде до встановлення клімаксового мішаного лісу із сосни та дуба:

1 — трапляє рослини, 2 — чагарники, 3 — сосна, 4 — дуб.

Поява клімаксових біоценозів пояснюється передусім зміною пануючих популяцій на основі конкурентної взаємодії, що приводить до поступового формування стійкіших угруповань, які відповідають існуючим абіотичним умовам середовища, які склалися за історичний період. Такий ланцюг біоценозів, які змінюють один одного, називають *сукцесійним рядом*, кожна тимчасова ланка якого являє собою певну стадію формування кінцевого клімаксового угруповання (рис.5.33).

Розділ 6

БІОГЕОЦЕНОЛОГІЯ (ЕКОСИСТЕМОЛОГІЯ)

6.1. ПОНЯТТЯ І ВИЗНАЧЕННЯ БІОГЕОЦЕНОЗУ

Біоценоз разом з певною частиною поверхні Землі (біотопом) утворюють плеоцен, або біогеоценоз, тобто екосистему. Виходячи з визначення і характеристики розвитку науки про екосистеми, американський еколог Ю.Одум звертає увагу на той факт, що наприкінці ХІХ ст. майже одночасно в американській, європейській і російській літературах з'явилися публікації, присвячені проблемам біогеоценології. “Один з перших російських екологів В.В.Докучаєв (1846–1903) і видатний його учень Г.Ф.Морозов (спеціалізувався в лісовій екології), — зазначає Ю.Одум, — надавали великого значення уявленню про “біоценоз”; цей термін був пізніше трансформований російськими екологами в “геобіоценоз” (Сукачов, 1944). Таким чином, на межі ХІХ і ХХ ст. біологи почали серйозно розглядати ідею єдності природи незалежно від того, яке середовище (прісна вода, суша) безпосередньо служить об'єктом їх вивчення. Для формулювання цієї точки зору використовувалися також інші терміни: голоцен (Фрідерікс, 1930), біосистема (Тінеманн, 1939), біокосне тіло (Вернадський, 1944), геобіоценоз (Шмальгаузен, 1948). Термін *екосистема* використовують в основному автори, які пишуть англійською мовою, тоді як в літературі, що видається німецькою і слов'янськими мовами, вживається переважно термін *біогеоценоз*. Їх можна розглядати як синоніми.

Термін “біогеоценоз” був запропонований В.М.Сукачовим на основі досліджень наземних історично сформованих комплексів організмів, які заселяють певні ділянки земної поверхні, зокрема лісів. Для наземних біогеоценозів, на його думку, найхарактернішим компонентом є рослинний покрив — фітоценоз. Такий підхід виправданий з кількох міркувань. По-перше, автотрофні організми, які утворюють фітоценоз, є основою вихідного джерела енергії і речовини для всіх гетеротрофних ланок біогеоценозу. По-друге, межі рослинного покриву (фітоценозу), які є більш-менш сталими і фізіономічно окресленими, найкраще репрезентують межі біогеоценозу. Російський гідробіолог Л.А.Зенкевич запропонував користуватися терміном біогеоценоз і при дослідженні морських екосистем.

Незважаючи на те що біогеоценози найкраще визначають і характеризують завдяки їхнім фітоценозам, будь-яка найбільш виражена таксономічна група, яка входить до біоценозу (видовий, а інколи і родовий склад, або ж їхнє співвідношення), дає змогу цілісно оцінити біогеоценоз. Це положення, яке розвинув В. Тішлер, добре ілюструють приклади використання жуків-жуželлиць чи дощових черв'яків для характеристики ценозів. Така особливість пояснюється поширеною в природі повторюваністю умов місцезростання і домінуючих у цих умовах рослинних і тваринних форм (едафікаторів), які співіснують у близьких кількісних співвідношеннях.

У кожному конкретному біогеоценозі внаслідок життєдіяльності всієї сукупності організмів і, в першу чергу, едафікаторів, відбуваються такі зміни умов існування, які ведуть до зміни не лише кількісного співвідношення видів, але й видового складу. Відомі закономірні зміни типів лісу, заростання чи заболочення водоймищ. Ці зміни одних угруповань іншими, які відбуваються внаслідок змін умов їхнього існування і називаються *сукцесіями*, є свідченням того, що існування самого біогеоценозу обмежене в часі.

Постійний розвиток біогеоценозів — сукцесії — є особливою формою їхнього існування. Більш-менш стабільними бувають лише крупні біогеоценози, наприклад, степові, однак стійке існування степу значною мірою залежить від місцевих змін рослинного покриву, які часто зумовлені його порушенням внаслідок діяльності існуючих компонентів біогеоценозу (копитні, гризуни, сарана тощо) або ж діяльністю людини.

Існує декілька варіантів визначення біогеоценозу, однак усі вони, по суті, зводяться до того, що *біогеоценоз — це ділянка земної поверхні з відносно однорідною рослинністю, тваринним світом, кліматичними і ґрунтовими умовами; ці разом взяті компоненти розглядають як єдиний організм.*

Біогеоценоз, хоч і складається з структурно і функціонально різноманітних компонентів живої і неживої природи, не є їх механічною сумішшю, а складною інтегрованою біокосною системою, яка діє і розвивається за особливими законами, відмінними від тих, які управляють діями і поведінкою її учасників. Ці особливості біогеоценозу як системи і є ті нові емерджентні властивості, про які Ю.Одум говорить, що їх не можна передбачити, виходячи з властивостей компонентів. Отже, розглянемо повніше поняття системи.

Система — це будь-яка сукупність елементів, які перебувають у певних стосунках один з одним і з середовищем. Але це визначення Людвіга фон Бергаланфі — австралійського біолога-теоретика — є досить розпливчастим. Ціліснішим і повнішим за змістом є визначення В.І.Василевича (1977), який вважає, що *система — це сукупність об'єктів, пов'язаних зсередини такими стосунками елементів, які є проявом їх суттєвих властивостей.* Вони значно сильніші між елементами даної системи, ніж стосунки з елементами, які до неї не входять, або ж з іншими системами. Виходячи з цих позицій, системами є і фітоценоз, і біоценоз, і біогеоценоз.

В основу існування та функціонування біогеоценозів як цілісних систем покладене явище переносу енергії та речовини, яке відбувається як всередині системи (внутрішні процеси), так і між системою і зовнішнім середовищем. Протидія біотичних компонентів впливам зовнішніх сил і гомеостаз біогеоценозів зумовлені виключно надходженням, трансформацією і використанням енергії. Кількісна й якісна специфіка потоків енергії й обміну речовини зумовлюють в сучасних умовах фізико-географічного середовища *різноманітність біогеоценозів*, яка виявляється в їхній структурно-функціональній організації.

Незважаючи на те що біогеоценоз і екосистема, за висловлюванням Ю.Одума, є синонімами, окремі дослідники вкладають у ці поняття різний зміст і використовують їх довільно, не беручи до уваги сутність цього явища. Це вносить певний безлад у розуміння цих понять, що шкодить як науковцям, так і практикам.

Як відомо, поняття “екосистема” вперше було вжите А.Тенслі (1935) і згодом уточнене К.Віллі (1957). А.Тенслі, пропонуючи його, вважав, що організми можуть претендувати на те, щоб їх не відділяли від оточуючого довкілля, разом з яким вони утворюють єдину фізичну систему. Такі системи, з точки зору еколога, є одиницями земної поверхні.

К.Віллі, розвиваючи це положення, вважає екосистемою сукупність живих і неживих елементів, внаслідок взаємодії яких утворюється стабільна система. В останній спостерігається кругообіг речовини між живими і неживими частинами. Екосистеми, — зауважує К.Віллі, — можуть бути різних розмірів. Розглянемо це твердження, оскільки у зарубіжній літературі екосистемою називають і океан, і краплю води з її мікроорганізмами, і пенек з численними представниками тваринного і рослинного світу.

Відзначимо також, що на Заході науку про розвиток рослинного і тваринного світу в зв'язку з умовами їх місцезростання виділяють в самостійну галузь екології — синекологію. Фітоценологію, зооценологію, біогеоценологію там не виділяють в окремі наукові дисципліни, як це робиться в нас, а включають як складові екології.

Тому зарубіжні вчені вважають, що термін “екосистема” як одиниця взаємовідносин сукупності живих організмів з неживим середовищем більш зручний для користування. Однак якщо навіть погодитися з тим, що екосистема є об'єктом вивчення екології, то доведеться визнати, що всі живі організми (рослинного, тваринного і мікробного походження) перебувають у постійній взаємодії як між собою, так і з усіма останніми космічними факторами середовища існування. Крім того, вони виконують величезну роботу, пов'язану з обміном речовини і перетворенням її в енергію, що не дає підстав обмежуватися лише констатацією зв'язків живих організмів з космічними факторами у вигляді єдиної фізичної системи.

Отже, терміни “біогеоценоз” і “екосистема” можна вважати синонімами лише в тому випадку, коли вони розглядаються як біоценоз, який займає певну ділянку земної поверхні з подібними атмосферними, літосферними, гідросферними і педосферними умовами і характери-

зується однорідністю взаємозв'язків і взаємовпливів всередині біоценозу та зв'язків з його середовищем місцезростання, наявністю в цьому комплексі живої і неживої природи кругообігу речовини і енергії.

Хоча біогеоценоз — це однорідна ділянка земної поверхні, але її однорідність є відносною, оскільки всередині біогеоценозу нема жодної суттєвої біоценологічної, геоморфологічної, гідрологічної і ґрунтово-геохімічної межі. Однак досить невизначеною залишається міра цієї відносності: з одного боку, біогеоценози мають певну просторову (вертикально-горизонтальну) структуру, являючи собою сукупність підсистем, з іншого боку, дуже часто біогеоценози не мають різких меж між собою і тому їх дуже важко розмежувати “в натурі”.

Е.М.Лавренко і М.В.Диліс (1968) запропонували дуже влучне визначення: “*біогеоценоз — екосистема в межах фітоценозу*”. Дійсно, після встановлення меж біогеоценозу цей природний об'єкт можна вивчати як екосистему. Але, як відомо, просторова структура фітоценозу є дуже неоднорідною і строкаатою, а тому виділити межі з сусіднім фітоценозом є непросто. Це пояснюється й тим, що одні фітоценологи вважають рослинний покрив дискретним і виділяють його межі, інші ж схиляються до думки про континуум, або ж неперервність, рослинного покриву і доводять неможливість встановлення цих меж.

Примирення обох концепцій можливе: незважаючи на велику мінливість рослинного покриву, в ньому трапляються окремі гомогенні (однорідні) ділянки, в межах яких рослинність зберігає основні особливості складу та структури. Угрупування цих ділянок можна віднести до одного і того ж ценозу.

Отже, *біогеоценоз — це сукупність рослинності, тваринного світу, мікроорганізмів і певної ділянки земної поверхні, які пов'язані між собою обміном речовин та енергії.* Однією із загальних і обов'язкових ознак біогеоценозу (наземного, прісноводного чи морського; створеного людиною чи природного) є *взаємодія автотрофних і гетеротрофних компонентів.*

Науку про біогеоценози називають *біогеоценологією*. Вона вивчає біоценотичні процеси, які відбуваються в кожному конкретному біогеоценозі (екосистемі), зокрема, продуктивність, обмін речовиною і енергією. Положення В.М.Сукачова про те, що обмін речовиною і енергією є такою ж характерною властивістю біогеоценозу, як і склад рослин і тварин, а також специфіка взаємозв'язків і взаємодії між ними, має принципове значення, оскільки саме участь усіх взаємодіючих організмів у речовинно-енергетичному обміні функціонально об'єднує їх в єдину систему, яка включає їх і абіотичне середовище. Однак структура біогеоценозу, тобто склад утворюючих його видів, властивості кожного середовища і особливості взаємодії між ними, визначають специфіку речовинно-енергетичного обміну (рис.б.1).

Біоценологію (синекологію) від біогеоценології відрізняє передусім те, що остання включає як складову частину досліджуваної системи абіотичний комплекс, біоценологія ж вивчає лише сукупність організмів

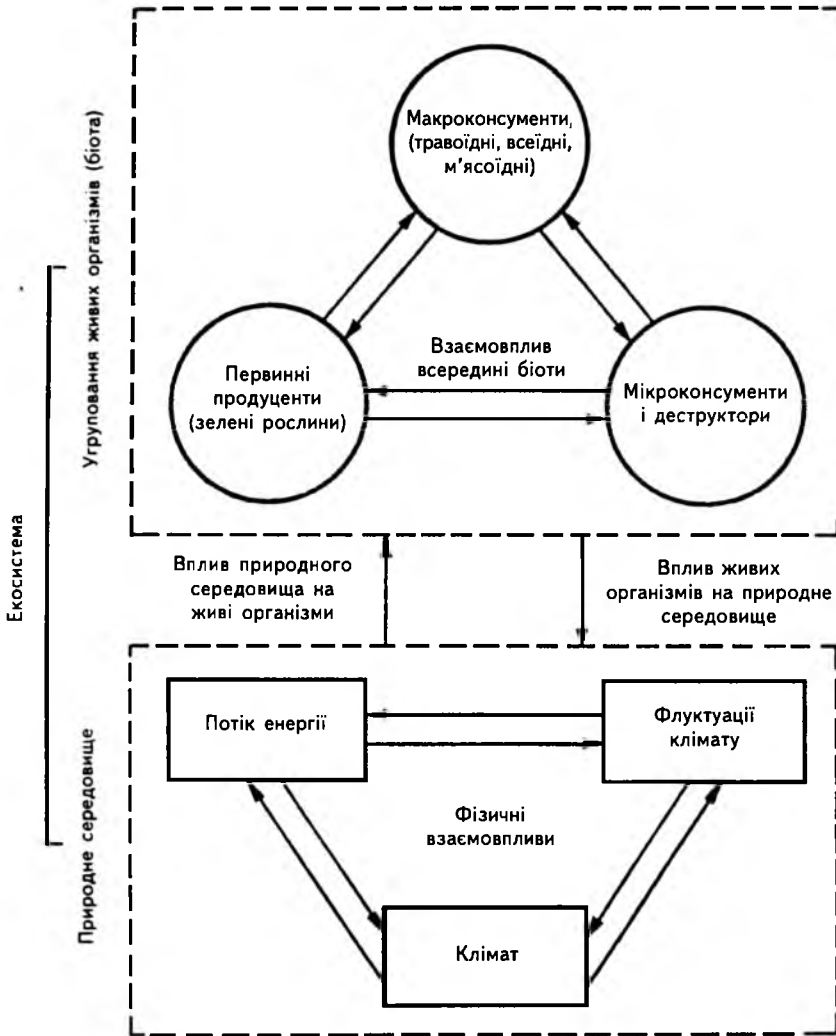


Рис. 6.1. Основні види взаємодії між біотичними й абіотичними компонентами типової наземної екосистеми.

у їх взаємозв'язку. Врешті-решт в біоценології завжди приділялось багато уваги впливу абіотичних умов на організми. Головна різниця полягає в тому, що основним змістом біоценології є вивчення взаємозв'язків і взаємовпливів живих організмів, а біогеоценології — речовинно-енергетичний обмін і залежні від нього процеси, а також участь у них окремих компонентів і груп. Таким чином, *біоценологія входить складовою частиною в біогеоценологію, відбиваючи структурну організацію біогеоценозів, а кінцевою метою біогеоценології є вивчення функціональних властивостей біоценозів.*

6.2. СТРУКТУРА БІОГЕОЦЕНОЗУ

Взаємодія компонентів живої матерії — рослин, тварин і мікроорганізмів — творить у біогеоценозі цілий блок, який називають біоценозом. У відомій схемі біогеоценозу В.М.Сукачова цей блок складається з трьох елементів: фітоценозу, зооценозу та мікробоценозу. Фітоценоз, або ж автотрофний блок біоценозу, продукує первинну продукцію, в основному фіксуючи світлову енергію, використовує прості неорганічні речовини і творить складні речовини. Зооценоз і мікробоценоз являють собою гетеротрофний блок, який забезпечує утилізацію, перебудову і розклад складних речовин. Абіотичне середовище, з яким взаємодіє біоценоз або його окремі елементи, В.М.Сукачов поділяє на два блоки: едатоп (грунтові умови) та кліматоп (метеорологічні умови). Описана структура біогеоценозу — це не що інше, як екосистема в межах фітоценозу. Такий підхід дає змогу виділяти на поверхні Землі неозброєним оком за фізіономічними ознаками біогеоценози березового гаю, заплавної луки, сфагнового болота, пшеничного поля чи лісосмуги.

Ю.Одум дещо деталізує структуру екосистеми, виділяючи в ній такі компоненти: 1) неорганічну речовину (С, N, CO₂, H₂O та ін.), яка включається в кругообіги; 2) органічні сполуки (білки, вуглеводи, ліпіди, гумінові речовини тощо), які зв'язують біотичну і абіотичну частини екосистеми; 3) кліматичний режим (температура та інші фізичні фактори); 4) продуценти — автотрофні організми, головним чином зелені рослини, здатні створювати корм з простих неорганічних сполук; 5) макроконсументи, або фаготрофи (від грецьк. *fagos* — той, що пожирає), — гетеротрофні організми, головним чином тварини, які поїдають інші організми або частинки органічної речовини; 6) мікроконсументи, сапрофіти (від грецьк. *sapro* — розкладати), або осмотрофи (від грецьк. *osmo* — проходить через мембрану) — гетеротрофні організми, переважно бактерії і гриби, які розкладають складові сполуки мертвої протоплазми, поглинають деякі продукти розкладу і вивільнюють неорганічні поживні речовини, придатні для використання продуцентами, а також органічні речовини, здатні служити джерелом енергії, інгібіторами чи стимуляторами для інших біотичних компонентів екосистеми. Перші три групи — неживі абіотичні компоненти, решта ж становить біомасу (живу масу) (рис.6.2).

Враховуючи складність екосистеми, Ю.Одум пропонує її функціональний аналіз у шести основних напрямках: 1) потоки енергії; 2) кормові ланцюги; 3) структура просторово-часового різноманіття; 4) кругообіги поживних елементів (біохімічні кругообіги); 5) розвиток і еволюція; 6) управління (кібернетика).

Зрозуміло, що структура популяції чи біоценозу є одночасно й структурою біогеоценозу.

Наприклад, біогеоценоз має свою просторову структуру як горизонтальну (див. рис.5.1), так і вертикальну (рис.6.3). Як перша, так і друга просторові структури значною мірою зумовлені абіотичними фактора-

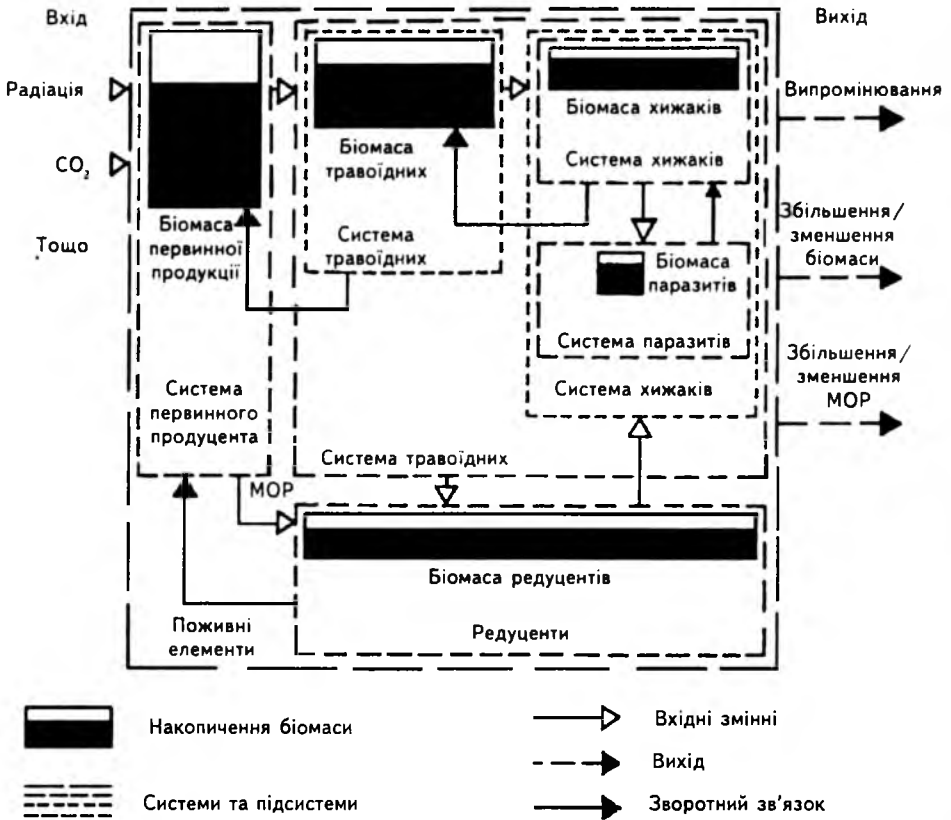


Рис. 6.2. Залежність окремих підсистем у межах екосистеми.

ми, якими біоценологія (синекологія) спеціально не займається. Наявність всередині виділеного фітоценозу окремих парцел (наприклад, у смеречині, березових, верби козячої чи кислиці) свідчить про присутність тут едафічних (западина чи горбочок, родюча чи безплідна ділянка ґрунту) та кліматичних (добре інсольоване вікно галявини) факторів. Едафічний фактор відіграє суттєву роль у формуванні підземної, а кліматичний (інсоляція) — наземної структури біогеоценозу.

Найкраще репрезентує біогеоценоз його видова і трофічна структури. Наприклад, структура біогеоценозів південної тундри (Данилов, 1980) характеризується такими показниками: рослинні асоціації налічують 315 видів вищих рослин, з яких 100–150 видів трапляються часто, а доміанти представлені 71 видом. Виявлено 65 видів лишайників (16 доміантних) та 84 види мохів (26 доміантних). Судинні представлені 166 видами (35 доміантних). Значне розмаїття флористичного складу пояснюється впливом р. П'ясини.

Значною численністю характеризується видова структура рослинних і безхребетних видів. Порівняно бідний склад трофічних груп птахів

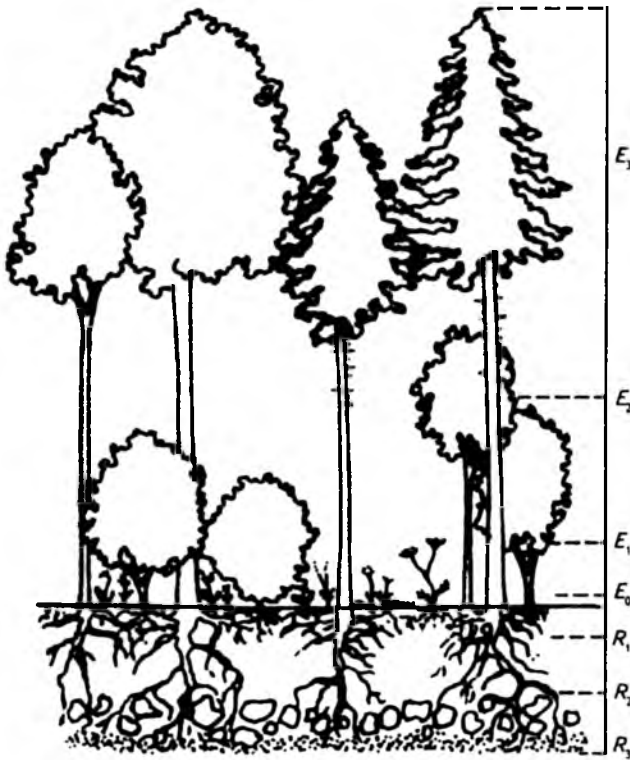


Рис. 6.3. Надземна і підземна ярусності лісу: E_0 – ярус мохів; E_1 – ярус трав; E_2 – чагарниковий ярус; E_3 – ярус дерев; R_1 – верхній кореневий ярус; R_2 – середній кореневий ярус; R_3 – нижній кореневий ярус.

(31 вид) і хижих ссавців (4). Гризуни представлені десятьма видами. Автор наводить співвідношення трофічних груп з біомасами двох стаціонарів – Харп і Хадип (розташований північніше Харпа), г/м³:

Група	Харп	Хадип
Лишайники	6,8	132,8-133,0
Мохи	220,6	12,6-140,0
Судишні		
надземні	663,3	161,6-246,0
підземні	2019,7	1222-1556,6
Вищі рослини в цілому	2910	1629-2075
Рослиноїдні безхребетні	0,0858-0,1299	0,0835-0,1594
Хижі безхребетні	0,0552-0,0927	0,0256-0,0691
Сапрофаги	1,8324-1,8882	0,4027-1,0554
Рослиноїдні птахи	0,00009-0,00187	0,00064-0,00272
Комахоїдні птахи	0,00228-0,00243	0,00170-0,00358
Хижі птахи	0,00005-0,00013	0,00009-0,00039
Гризуни	0,00015-0,18000	0,00014-0,18000
Хижі ссавці	0,00008-0,00031	0,00009-0,00043

Як бачимо, структура біогеоценозів південної тундри, незважаючи на суворі умови місцезростання, є досить складною і різноманітною. Вона не дуже спрощена порівняно з біогеоценозами помірних широт.

У фітоценозах лісових біогеоценозів виділяють функціональні структурні елементи, які називають автотрофними та гетеротрофними синузіями. *Автотрофні синузії* включають самоопірні породи (дерева, чагарники і чагарнички), в'юнкі рослини (ліани) та епіфіти (мохи, лишайники). *Гетеротрофні синузії* включають паразитів і напівпаразитів і так званих сапрофагів.

Лісівники поділяють (в одновіковому деревостані) дерева на класи панування: *панівні* (едифікатори), якщо вони досягають більшої висоти, ніж оточуючі їх дерева; *супутні* (субедифікатори), якщо вони поділяють панівне становище; *підлегли* (асектатори), якщо вони нижчі від попереднього рівня, але все ж ще належать до деревного ярусу.

Ця класифікація (за Казенсом, 1982) дає змогу уявити роль панівних і супутніх порід дерев у лісовому біогеоценозі. Наприклад, практично всі плоди дають панівні та супутні породи, оскільки лише вони здатні в нормальних умовах акумулювати надлишок продуктів фотосинтезу, окрім необхідних для їхнього росту і збереження. В деяких деревостанах швидкорослі особини можна виявити за відсутністю лишайників і мохів на корі стовбура і гілок. Справа в тому, що швидка акумуляція деревної тканини під корою веде до частішого відшарування кори, а епіфітна флора не встигає розвинути.

Лісівники використовують термін панівна порода, беручи до уваги становище окремого дерева стосовно інших. Його не слід змішувати із широко вживаним терміном, який використовують для опису груп індивідів (звичайно популяцій видів), домінуючих у даній екосистемі. Домінантними вважають ті види, внесок яких у структуру рослинності найбільший завдяки розмірам і кількості. Цей принцип можна застосовувати до кожної надземної групи організмів одного біотопу. Еколог, який вивчає екосистему, передусім виділяє ті види, які проявляють тенденцію до панування серед трав'янистих, хижаків і редуцентів. Якщо виявиться, що один вид більш-менш повно панує в даному процесі, то вивчення екології лише однієї популяції цього виду дасть обґрунтовану оцінку параметрів процесу в екосистемі.

Вивчення структури такої багатокомпонентної екосистеми, якою є лісова — надзвичайно складна справа, оскільки найдіяльніша фотосинтетична частина автотрофного блоку розташована в наметі, а розпад відпаду відбувається в шарі підстилки. Легко виявити, — пише англійський еколог Д. Казенс, — що падає з полого, і таким чином оцінити головний компонент кругообігу органічної речовини в системі. Крім того, так можна пояснити гетерогенність (неоднорідність) рослинного покриття (а в цілому і всього біогеоценологічного шару) конкретної ділянки лісової екосистеми. Це пояснюється тим, що великі гілки і окремі дерева відпадають спорадично, звичайно в місцях, які розташовані на значній віддалі одне від одного, і утворюють нові мікро-

екосистеми. Тому дуже важко оцінити в кругообізі частку елемента, який нас цікавить.

В табл.6.1 наведені Д.Казенсом дані про кількість підстилки, виявленої в кожному квадраті в межах пробних площ, клас за сухою речовиною і кількість квадратів у кожному класі. Як бачимо, зразки порядку 0–325 г² відносять до відпаду звичайних гілочок, які залишаються перегнивати. Усі інші зразки включають матеріал із крон дерев (великих гілок), які зрубані під час останнього розріджування. Отже, дрібний відпад (гілочки, листя, хвоя) утворює гомогенний (однорідний) ґрунтовий шар, а крупний відпад одночасно зі створенням мікрорельєфу стає причиною гетерогенної структури як ґрунтового, так і рослинного покриву.

Таблиця 6.1

Проби підстилки, утвореної з гілок, взяті методом випадкової вибірки в сосновому лісі

Клас за сухою речовиною, 2г ²	1966 р. пробна площа 9,5 м ² з квадратами по 1/4 м ²		1967 р. пробна площа 24 м ² з квадратами по 1 м ²	
	виявлена маса	частота	виявлена маса	частота
0–49	0 0 5 10 11 11 11	7	15 24 26 32 47	5
50–99	14 14 16 19 20 22 24	7	66 75 77 85	4
100–149	25 26 27 28 31 34 34 111 34 36 36 36		106 109 133 133 144	5
150–199	39 48 49	3	162 183	3
200–249	54 57	2	201 235 235	1
250–299	66 69	2	275	–
300–349		–	325	–
450–499	118	1	–	–
750–799	195	1	769	2
850–899		–	867 895	–
950–999	240	1		–
1150–1199	288	1		–
1400–1449	359	1		–
2900–2949	733	1		–

В якості структури біогеоценозу часто виділяють ризосферу (коренедоступну товщу ґрунту). М.І.Сахаров (1950) звертає увагу на необхідність виділення в біогеоценозах мікробіоценозів і ценоелементів. Наприклад, в смеречниках-зеленомошниках Негорільської дачі поблизу Мінська він виділяє структурні елементи біогеоценозу, які ще можна назвати парцелями. Вони вирізняються не лише рослинним покривом, але й тваринним населенням. Наприклад, під густим смеречником (зімкнутість близько 1,0) підстилка заселена головним чином кліщами, павуками, черевоногими молюсками і багатоніжками. У підстилці невеликих прогалин переважають павуки, крім того, трапляються черевоногі молюски, кліщі, дротянки і дощові черв'яки.

Згідно з В.М.Сукачовим (1966), найголовніше завдання і особливості біогеоценологічних досліджень — це вивчення взаємодій і взаємозв'язків між усіма явищами на земній поверхні. Вважаючи, що абіотичні компо-

ненти служать немовби первинним матеріалом, а організми — трансформаторами і апаратом обміну речовин і енергії, він розглядав продукування органічної речовини, її подальше споживання, руйнування і мінералізацію як схему біогеоценотичного процесу, підкреслюючи при цьому, що в дійсності кожний з цих компонентів тією чи іншою мірою є і матеріалом для біогеоценотичного процесу, і трансформатором, і обмінним апаратом, а також і сумарним виразником цих процесів (біомасою).

6.3. ДИНАМІКА БІОГЕОЦЕНОЗУ

Динамізм біогеоценозу полягає у взаємодії біотичного та абіотичного блоків, через які протікають речовина та енергія, створюючи біохімічні кругообіги й енергетику екосистеми (рис.6.4).

Структура біогеоценозу — це своєрідна анатомія цього надзвичайно складного організму, динаміка — його фізіологія, яка проявляється в кількісній і якісній специфіці потоків енергії й обміну речовин. Протидія біотичних компонентів впливу зовнішніх сил і гомеостаз біогеоценозів зумовлені виключно процесами, пов'язаними з надходженням, трансформацією і використанням енергії.

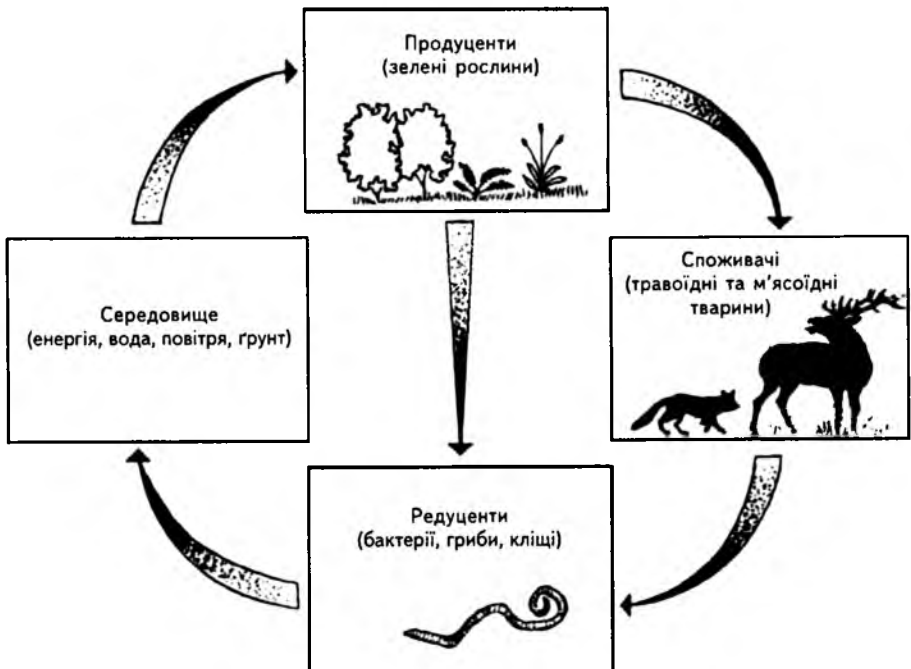


Рис. 6.4. Кормові і енергетичні зв'язки в лісових екосистемах.

6.3.1. ЕНЕРГЕТИКА БІОГЕОЦЕНОЗУ

Енергетика біогеоценозу — це забезпеченість екосистеми енергією та її використання. Вона включає такі процеси: 1) одержання енергії від двох основних джерел — сонячної радіації (фотосинтез) і реакції окислення неорганічних речовин (хемосинтез); 2) транспортування енергії трофічними рівнями й каналами; 3) використання енергії організмами для продукування біомаси й життєдіяльності. Виділяють декілька видів енергії: *променисту, теплову, хімічну і механічну*. Людська діяльність спричинила появу *антропогенної* енергії, потужність якої щораз зростає.

Промениста енергія. На організми, які живуть на земній поверхні або близько від неї, впливає енергія, яка складається зі сонячного випромінювання і довгохвильового випромінювання тіл. Як перша, так і друга зумовлюють кліматичні умови середовища (температуру, швидкість випаровування води, рух повітря, води і т.п.).

На верхній межі біосфери із космосу надходить сонячне світло з енергією $2 \text{ кал/см}^2/\text{хв}$. Однак, проходячи через атмосферу, воно ослаблюється, і в ясний літній полудень до поверхні Землі може дійти не більше 67% його енергії, тобто $1,34 \text{ кал/см}^2/\text{хв}$.

Проходячи крізь шар хмар, воду і рослинність, сонячне світло ослаблюється ще більше, і в ньому відбувається значна зміна розподілу енергії за різними ділянками спектру (рис.6.5). Постачання сонячної

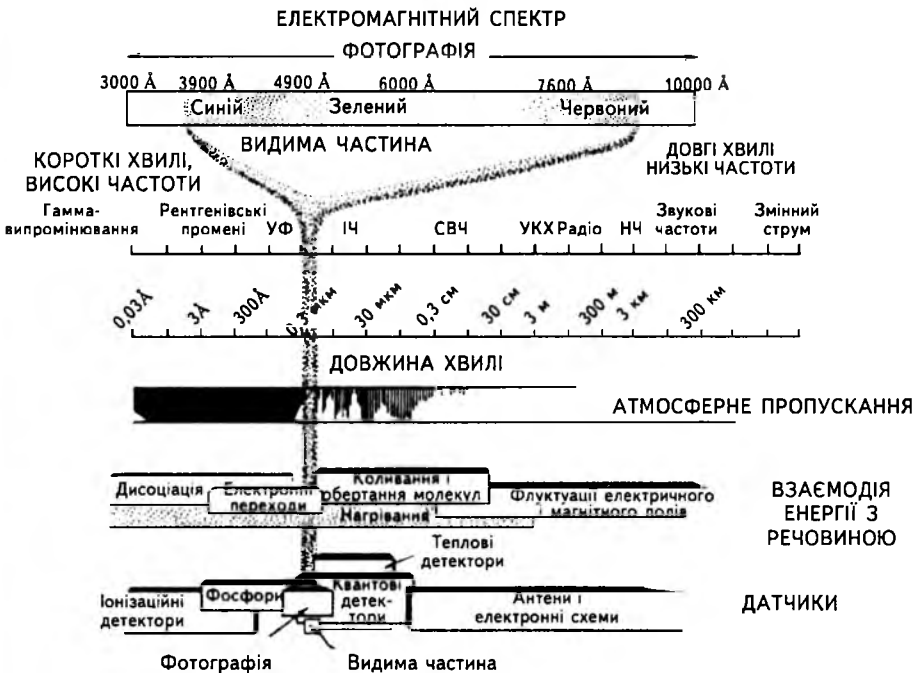


Рис. 6.5. Електромагнітний спектр і його видима частина, методи виявлення хвиль різної довжини (частоти). А (Ангстрем) = 0,1 нанометра (нм) = 0,0001 мікрометра (мкм).

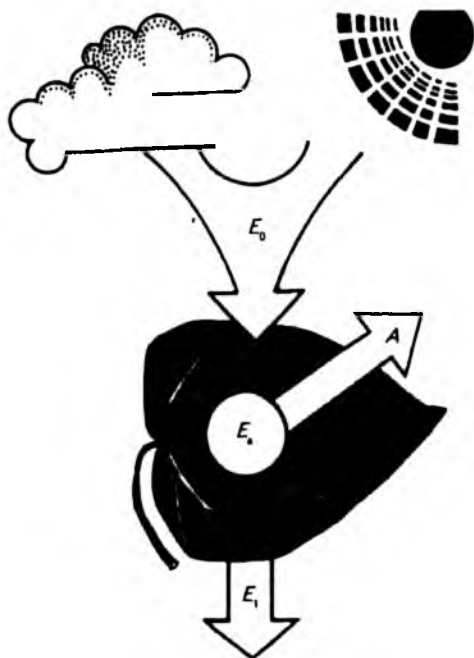


Рис. 6.6. Проходження сонячної енергії через зелені рослини: E_0 — поставлена сонячна енергія; A — альbedo; E_s — асимільована енергія; E_1 — пропущена енергія.

енергії до автотрофного блоку біогеоценозу протягом дня звичайно коливається у межах $100\text{--}800$ кал/см², в середньому — $300\text{--}400$ кал/см².

Для продуктивності біогеоценозу і кругообігу в ньому поживних речовин найважливішим є сумарне сонячне випромінювання, яке надходить до автотрофного ярусу екосистеми (рис.6.6). Принцип якості енергії ілюструється на рис.6.7 двома схемами потоку енергії — природного і антропогенного.

Добовий потік теплової енергії в біогеоценозі (або потік, одержаний за добу організмами, на які падає сонячне проміння) може бути в декілька разів більшим або значно меншим, ніж притік сонячного випромінювання. Зміни загального потоку випромінювання в різних ярусах екосистеми, а також його коливання залежно від сезону і від місця розташування біогеоценозу на поверхні Землі є значними. Розподіл окремих організмів за ярусами якраз і пов'язаний з цими варіантами доступу сонячної енергії. У водних і наземних екосистемах значна частина сонячної радіації витрачається на випаровування води і *лише 5% фіксується в процесі фотосинтезу.*

Енергетичні параметри середовища можна виміряти за допомогою відповідних приладів. Наприклад, сонячний компонент вимірюють звичайно *соляриметром* або *піранометром*. У ньому використовується термомпара — спай двох металів, який під дією потоку світлової енергії ге-

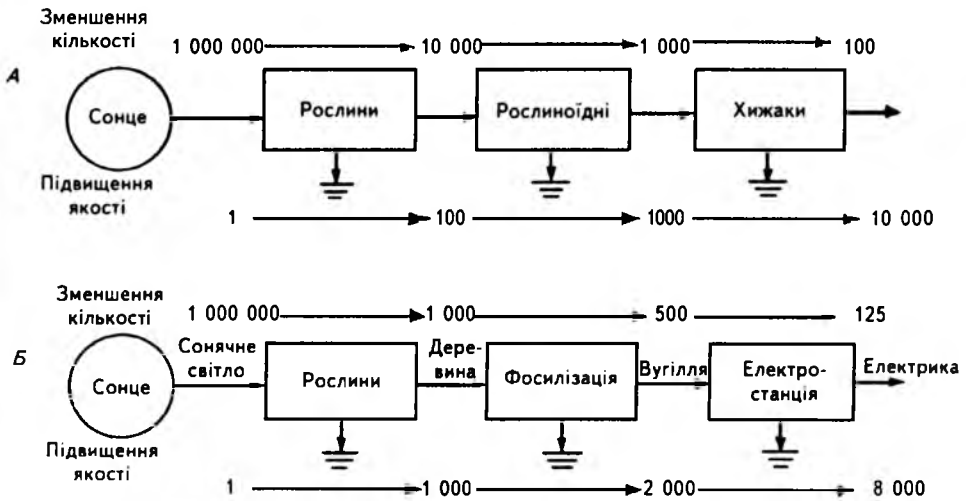


Рис. 6.7. Підвищення якості та зниження кількості енергії в двох ланцюгах її переносу, що починаються з Сонця. А — харчовий ланцюг, Б — ланцюг використання електроенергії.

нерує електричний струм, пропорційний енергії, що надходить. Інструменти для вимірювання загального потоку енергії для всіх хвиль називають *радіометрами*.

Промениста енергія, яка випромінюється, вимірюється у калоріях на сантиметр квадратний або в кілокалоріях на метр квадратний (ленглі). Її не слід плутати з одиницею освітлюваності — люксом (1 люмен на 1 м^2). Люкси можна приблизно перевести в калорії. Наприклад, $1 \text{ люкс} = 1 \text{ люмен на } 1 \text{ м}^2 = 0,1 \text{ фут-кандела}$. Оскільки $1 \text{ фут-кандел} = 6700 \text{ кал/см}^2/\text{хв}$, то $1 \text{ люкс} = 670 \text{ кал/см}^2/\text{хв}$.

Спектр електромагнітного випромінювання Сонця розкладається на декілька відмінних за своїми фізико-біологічними властивостями відрізків: *ультрафіолетову радіацію* (довжина хвиль $0,19\text{--}0,39 \text{ мкм}$); *фізіологічно активну радіацію* (ФАР) ($0,38\text{--}0,7 \text{ мкм}$); *інфрачервону радіацію* ($0,71\text{--}20\text{--}24 \text{ мкм}$), яку поділяють на ближню ($0,71\text{--}1,4 \text{ мкм}$) і середню інфрачервону радіацію ($1,4\text{--}20\text{--}24 \text{ мкм}$). Поглинання атмосферного довгохвильового випромінювання Землі і, частково, променистих потоків Сонця зумовлює випромінення в інфрачервоному діапазоні атмосфери (довжина хвиль від 4 до $80\text{--}100 \text{ мкм}$), значення якого зростає вночі і взимку.

В приземному, зайнятому організмами шарі енергія електромагнітного випромінювання Сонця і атмосфери перетворюється в основному в *теплову енергію*, дуже невелика частина (1% сумарної радіації і 2% ФАР) за рахунок фотосинтезу — в *хімічну енергію*, ще менше — в *механічну* (процеси фізичного вивітрювання мінералів гірських порід при фазових переходах, термохімічний ефект та ін.) і *електричну* (встановлення електричного потенціалу рослин).

Хімічна енергія. Виділяється під час хімічних реакцій за рахунок перебудови молекул, властива будь-яким видам матерії, в тому числі і їжі усіх гетеротрофних організмів. Як особливий вид хімічної енергії розглядають енергію зв'язків кристалічної ґратки мінералів. У вулканічних районах у біогеоценози надходить попел збагачених хімічною енергією глибинних шарів Землі. Енергетика біогеоценозів, пов'язана з обміном речовин між компонентами (підсистемами) та іншими елементами системи нижчого рангу, також здійснюється, в основному, за рахунок потоку хімічної енергії.

В біогеоценозах зелені рослини акумулюють хімічну енергію. Решта організмів є споживачами цієї енергії: хімічна енергія органічних сполук в основному вивільнюється в процесі асиміляції гетеротрофними організмами. Від 20 до 50% енергії, акумульованої в процесі фотосинтезу, витрачається самими рослинами у вигляді тепла (так зване витрачання на дихання).

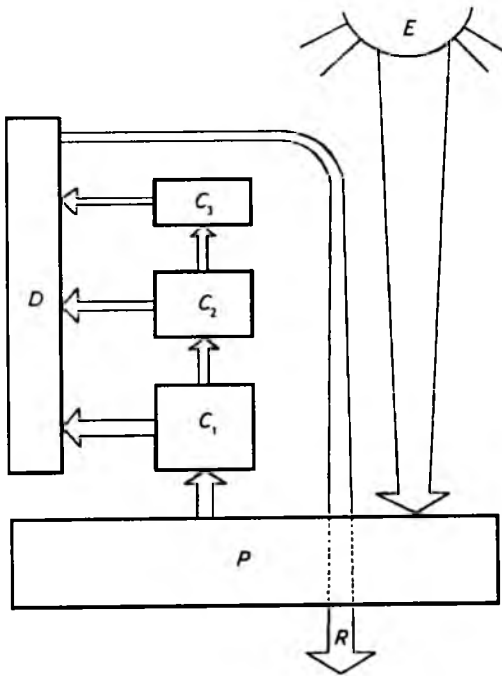


Рис. 6.8. Схема енергетичних зв'язків у лісовій екосистемі:

E — енергія для фотосинтезу; R — тепло, що розсіюється у зовнішньому середовищі; P — продуценти (дерева, трави); C_1 — рослиноїдні споживачі; C_2 — м'ясоїдні споживачі (хижаки); C_3 — м'ясоїдні споживачі вищого рівня (хижаки і паразити, що харчуються м'ясоїдними); D — редуценти (бактерії, гриби та інші організми, що переробляють органічні речовини в мінеральні).

Теплова енергія. Хімічна енергія в біогеоценотичних системах перетворюється в основному у *теплову*, яка йде на підтримку постійної температури тварин, а також розсіюється в просторі (рис.6.8).

У біогеоценози теплова енергія надходить за рахунок випромінювання Сонця і атмосфери, догохвильового випромінювання Землі і в мізерних кількостях — як наслідок життєдіяльності організмів. Промениста енергія, яка досягла земної поверхні в ясний день, акумулюється: приблизно на 10% з ультрафіолетового випромінювання, на 45% з видимого світла і на 45% — з інфрачервоного випромінювання. Рослинність сильно поглинає синє і червоне, а також дальнє інфрачервоне проміння. Зелене проміння поглинається слабше. Лісова прохолода влітку — наслідок поглинання листям видимого і дальнього інфрачервоного випромінювання.

Якщо синє і червоне проміння (0,4–0,5 і 0,6–0,7 мкм відповідно) особливо сильно поглинається хлорофілом і є важливим чинни-

ком фотосинтезу, то енергія інфрачервоного випромінювання поглинається вологою листя та оточуючими його парами і гарантує недопущення перегріву листя. Отже, в наземних біогеоценозах енергія *використовується* в неперетвореному вигляді, тобто у вигляді тепла, і переважно витрачається на випаровування води, включаючи транспірацію рослин. Менша частина тепла витрачається на нагрівання повітря, ґрунту та тіл рослин і тварин.

Слід зауважити, що теплове випромінювання виходить з усіх поверхонь і тіл, температура яких вище абсолютного нуля. Це не лише ґрунт, вода і рослини, але й хмари, які випромінюють додолу на кожний конкретний біогеоценоз значну кількість теплової енергії. Якщо Сонце випромінює тільки радіальні потоки і лише вдень, то потоки довгохвильового випромінювання поширюються постійно і у всіх напрямках. Тому листя рослин і тварини на відкритому просторі можуть протягом доби влітку одержати із довкілля теплової енергії в декілька разів більше, ніж від прямого сонячного випромінювання: 1660 і 670 кал/см² відповідно.

Крім того, теплова енергія поглинається біомасою значно більше, ніж сонячне випромінювання. Велике екологічне значення має добове коливання температури. В таких біотопах, як пустелі чи високогірні тундри, денний потік енергій в багато разів перевищує нічний, а в глибині тропічного лісу, в глибоководних зонах океану (і, безумовно, в печерах) загальний потік випромінювання може впродовж доби залишатися майже постійним. Океанічні води і біомаса лісу загальмовують коливання в надходженні енергії, усуваючи перешкоди, несприятливі для живого.

Приховану теплоту плавлення і кипіння, яка звільняється під час застигання чи конденсації, беруть до уваги при розрахунках, пов'язаних з фазовими переходами речовини (головним чином, у біогеоценозах води).

Механічна енергія. Відіграє надзвичайно велику роль у функціонуванні біогеоценозів, проявляючись у різних формах абіотичного життя екосистеми. Механічна енергія повітряних і водних потоків приводить у дію механічну енергію рослин і тварин (рис.6.9). Передусім це кінетична енергія повітряних потоків у приземному шарі і робота деревних рослин, яка протидіє аеродинамічним силам. Знання закономірностей цієї дії та протидії дає можливість створювати поле-, вітро-, пило- і снігозахисні смуги. Сьогодні, в умовах урбанізації, важливо створювати ефективні пилозахисні та газопоглинаючі смуги.

Механічна енергія — це й мускульна енергія звірів і птахів, яка ними використовується для втечі від хижака чи переслідування жертви, а також для пережовування чи перетравлювання їжі. Тому кожний вид у процесі своєї еволюції виробив відповідні малоенергетичні механічні пристосування, які допомагають йому ефективно використовувати спожиту енергію.

Антропогенна енергія. Антропогенна енергія — енергія, внесена в

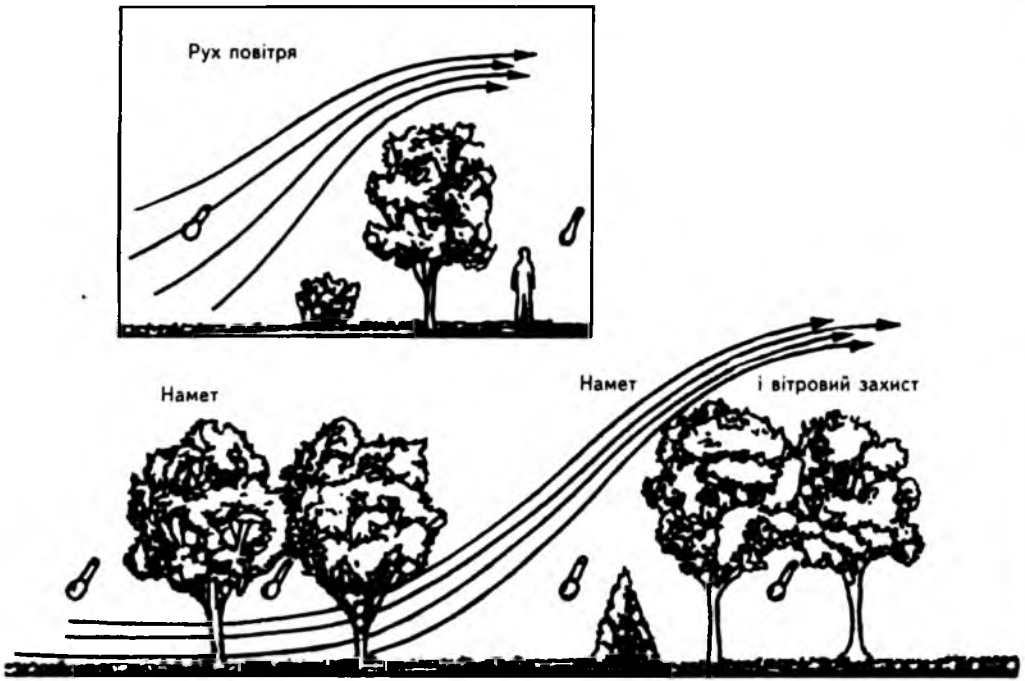


Рис. 6.9. Рух повітряних теплових потоків.

біогеоценоз людиною. Ліс, в якому ведеться рубка, одержав іззовні додаткову енергію людських мускулів, бензопил, трелювальних тракторів, лісовозних автомобілів. Такі біогеоценози називають *антропогенізованими*. Внесена в лісову екосистему невластива природному угрупованню додаткова енергія часто завдає великої шкоди: прискорюються ерозійні процеси, зростає інсоляція, рвуться трофічні зв'язки, усуваються з біотопу окремі особини і цілі популяції.

На рис.6.10 зображені структурно-функціональні схеми біогеоценозів різного ступеня гемеробії (окультуреності): від первісного (агемеробного) до повністю зміненого (метагемеробного) стану. Як бачимо, зі збільшенням потоку антропогенної енергії в біогеоценоз змінюється вся його структурно-функціональна організація аж до повного її руйнування.

На схемі (рис.6.10, 1) (за Еленбергом) зображена природна агемеробна екосистема (ліс), на яку не впливає господарська діяльність людини і яку можна було б розкласти на ієрархію підсистем, зокрема: а) передачі енергії; б) опадів, евапотранспірації; в) руху мінеральних речовин. Головним спільним знаменником екосистеми є кормові ланцюги, які зв'язують фізичне оточуюче середовище з трьома головними життєвими компонентами: продуцентами, консументами і редуцентами. Динаміку цієї природної екосистеми спричинює безперервний кругообіг мінеральних речовин.

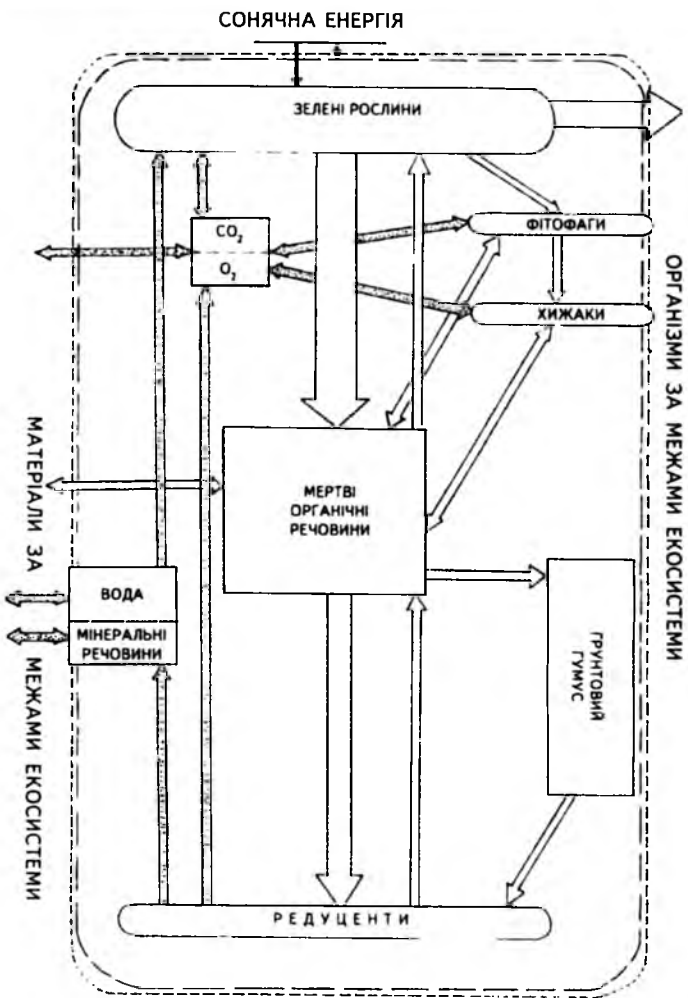


Рис. 6.10 (I). Олігомеробна екосистема.

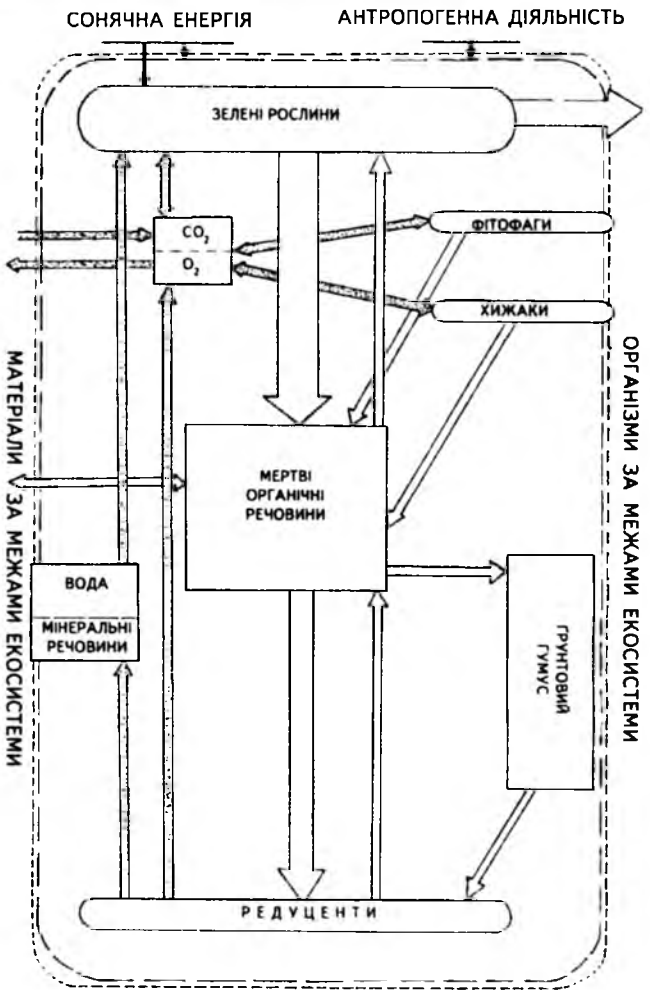


Рис. 6.10, (II). Олігомеробна екосистема.

Передача енергії, на відміну від потоку поживних речовин, який є циклічним, відбувається зі значною втратою її у вигляді тепла відповідно до другого закону термодинаміки, тобто поступально. Функціональними процесами, які відбуваються в природній екосистемі, є, по-перше, синтез органічної речовини, переважно біосинтез матеріалу нових клітин (біомаса) за допомогою енергії, одержаної від Сонця; по-друге, біологічний розклад біомаси і мертвої органічної речовини, яка одержується при цьому із втратою енергії у вигляді тепла і виділення неорганічних хімічних речовин.

Для природної екосистеми характерні також розвинуті вертикальні (радіальні) речовинно-енергетичні потоки, інтенсивне накопичення і розклад мертвої органічної речовини, а також її мінералізація. Вона функціонує лише за рахунок напрямленого потоку енергії, постійного її надходження іззовні у вигляді сонячного випромінювання або ж готових запасів органічної речовини.

Першою особливістю ще малозміненого в процесі людської діяльності *олігогемеробного біогеоценозу* є одержання ним іззовні, крім сонячної, нового виду енергії — антропогенної (рис.6.10, II). Це енергія лісопосадкових і лісорубних машин, сіножаток і просто косарів, які не порушують структурно-функціональної організації природних біогеоценозів лісу чи луки.

За фітоценотичною класифікацією (Кучерявий, 1990), до природної лісової рослинності II класу гемеробії належать корінні і похідні рослинні угруповання, розвиток яких лише певною мірою спрямовує людина (сприяння природному поновленню лісу без підсіву чи підсадки, санітарні рубки і рубки догляду, які особливо не змінюють співвідношення особин у деревостані та підлісковому ярусі). Якщо антропогенна діяльність у біогеоценозах другого ступеня гемеробії ведеться раціонально, на науковій основі, то спостерігається навіть ефективніше функціонування ланцюгів споживання і розкладу, підвищення продуктивності рослинних угруповань даного біогеоценозу.

На рис.6.10, III зображена структурно-функціональна організація *мезогемеробного* паркового біогеоценозу. Тут, як і в лісових екосистемах першого і другого класів гемеробії, суттєво не порушені зв'язки між внутрішніми системами біогеоценозу: 1) первинного продуцента; 2) фітофагів; 3) хижаків, у тому числі травоядних; 4) паразитів; 5) редуцентів. У цьому біогеоценозі переважають вертикальні (радіальні) канали руху речовини й енергії.

Якщо в *олігогемеробній* екосистемі антропогенізація проявилась в основному у внесенні додаткової кількості енергії, то паркова екосистема, крім того, одержує додаткову кількість мертвої органічної речовини (органічні добрива) і воду (поливання), мінеральні речовини (мінеральні добрива, хімічні техногенні інтоксиканти). Додаткову енергію паркові екосистеми (розташовані поблизу великих територій, покритих мертвою підстилаючою поверхнею (забудова, заощення і т.п.), одержують у вигляді тепла, акумульованого цими територіями.

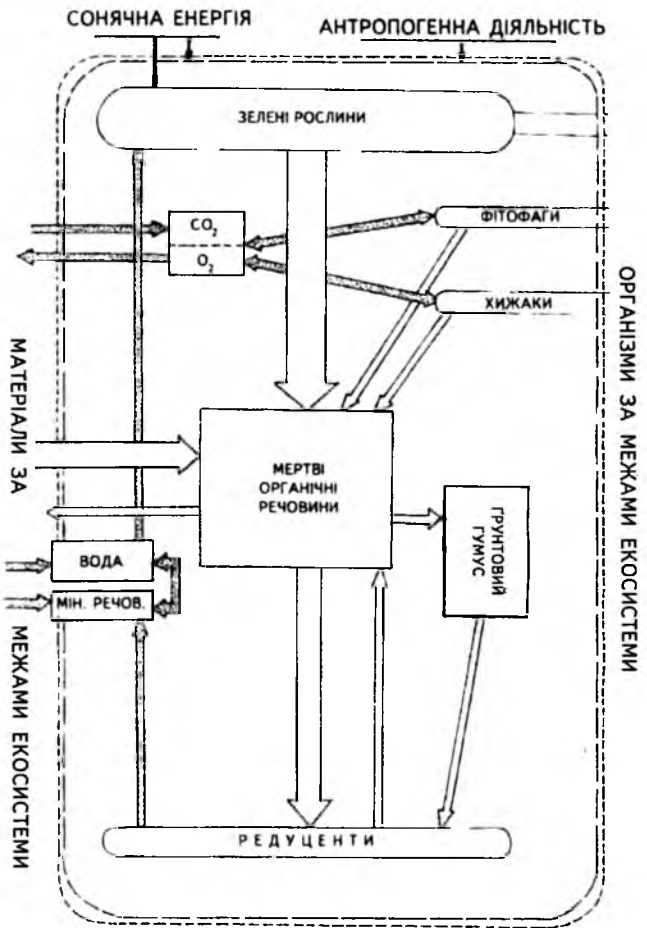


Рис. 6.10, (III). Мезотермофільна екосистема.

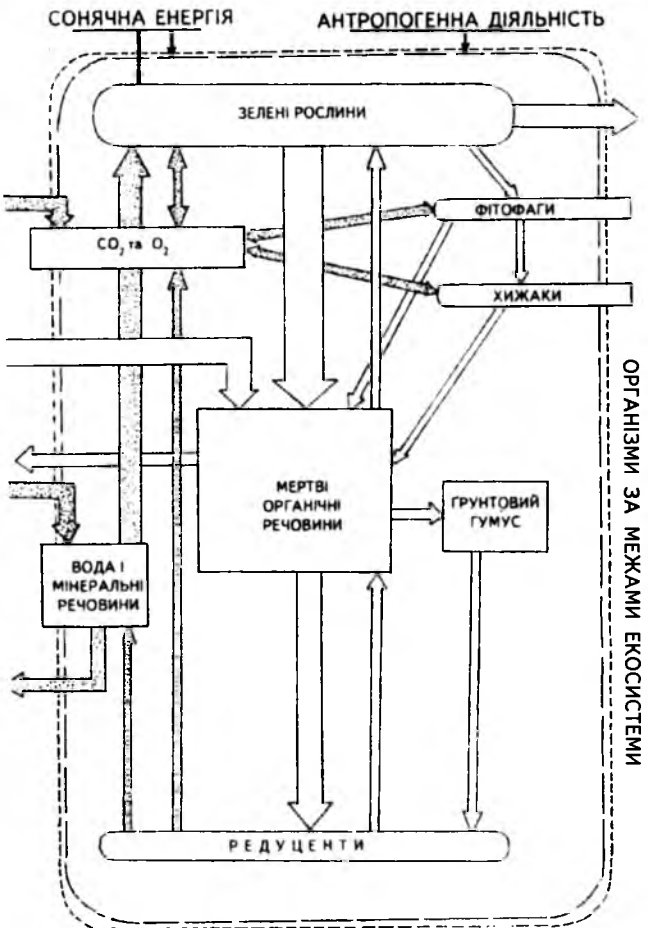


Рис. 6.10, (IV). Еутрофічна екосистема

На рис.6.10, IV зображена схема структурно-функціональної організації *еугемеробної* (керованої) екосистеми типу пшеничного або бурякового лану, лісової плантації або саду, квітника чи газону, виноградника чи декоративного водоймища. Сюди більше, ніж в мезогемеробну екосистему, вноситься іззовні органічної та мінеральної речовини, води і більше вноситься органічної маси у вигляді цілих рослин або плодів. Під сильним антропогенним впливом перебувають латеральні (горизонтальні) речовинно-енергетичні потоки, а існування гетеротрофних блоків повністю залежить від господарської діяльності людини (внесення добрив, хімічні і біологічні методи захисту рослин, підсадка, прополка). Як бачимо, в цих біогеоценозах людина майже повністю управляє енергетичним балансом: шляхом різноманітних агротехнічних заходів і використання інженерно-технічних засобів зменшує чи збільшує надходження сонячної, хімічної, теплової та механічної енергій.

В класифікації гемеробності біогеоценозів особливе місце займають *полігемеробна* (кар'єри, терикони, звалища) та *метагемеробна* (замощення, забудова) екосистеми. Руйнівна енергія антропогенного характеру утворює девастровані ландшафти, наприклад свіжого кар'єру чи звалища (рис.6.10, V). Тут ще немає біогеоценозу: відсутнє рослинне угруповання — фітоценоз, який дав би змогу встановлювати його межі. Отже, це *неповночленний* біогеоценоз з його зруйнованим екоотопом, зміненим кліматом і ледь розвинутим біоценозом (перші рослини, збіднений тваринний і мікробний світи). Однак, без сумніву, на місці ділянки девастрованого ландшафту невдовзі сформується проста піонерна сукцесія, а за нею наступні — більш складні і продуктивні.

Поява перших рослин в зоні девастації земної поверхні пов'язана з наявністю у мертвій материнській породі залишених попередніми екосистемами або занесених водою органічних решток. Ці екосистеми проявляються так, як і перші екосистеми Землі — гетеротрофним шляхом, який залежить від наявності органічної речовини.

Метагемеробна екосистема (збудована чи замощена земна поверхня) теж типова гетеротрофна (рис.6.10, VI). Вона буде розвиватися залежно від наявності мертвої органічної речовини, якої в даний час може й не бути, але тут є нижчі організми, готові її створювати, наприклад, з асфальту чи розкиданих повсюди полімерів. Ця екосистема — зразок майже повного поглинання антропогенною енергією колись природного біогеоценозу лісу, луки чи болота.

Як бачимо, гемеробні екосистеми — наслідок діяльності людини.

Енергетичні добавки в екосистеми можуть мати різну форму: ірригація, добрива, пестициди, транспортування, усунення бур'янів. Якщо раннє землеробство в основному використовувало працю людини, то сучасне сільське господарство використовує енергетичну дотацію у вигляді нафти, добутої за тисячі кілометрів від поля.

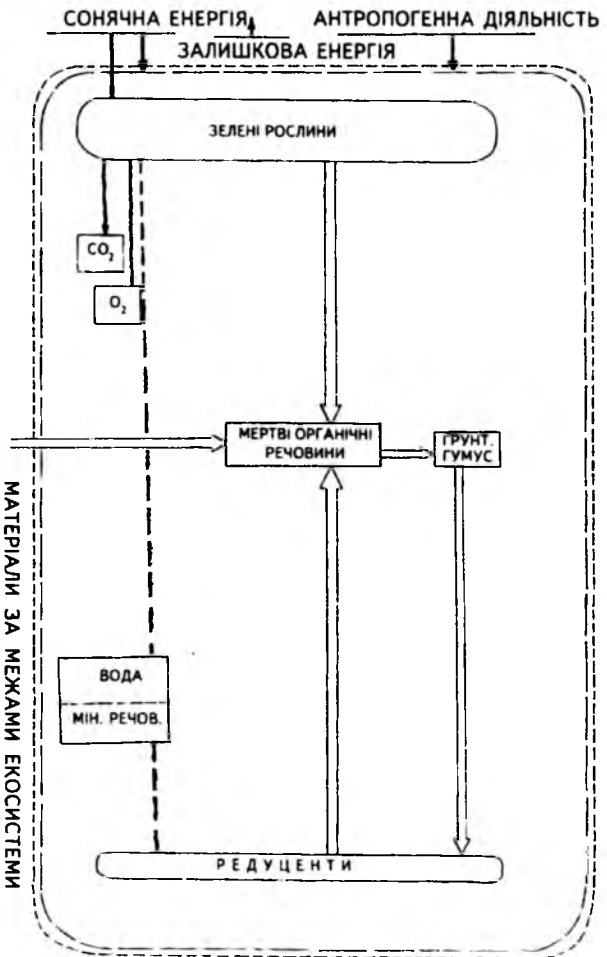


Рис. 6.10. (V). Подлігмеробіа екосистема.

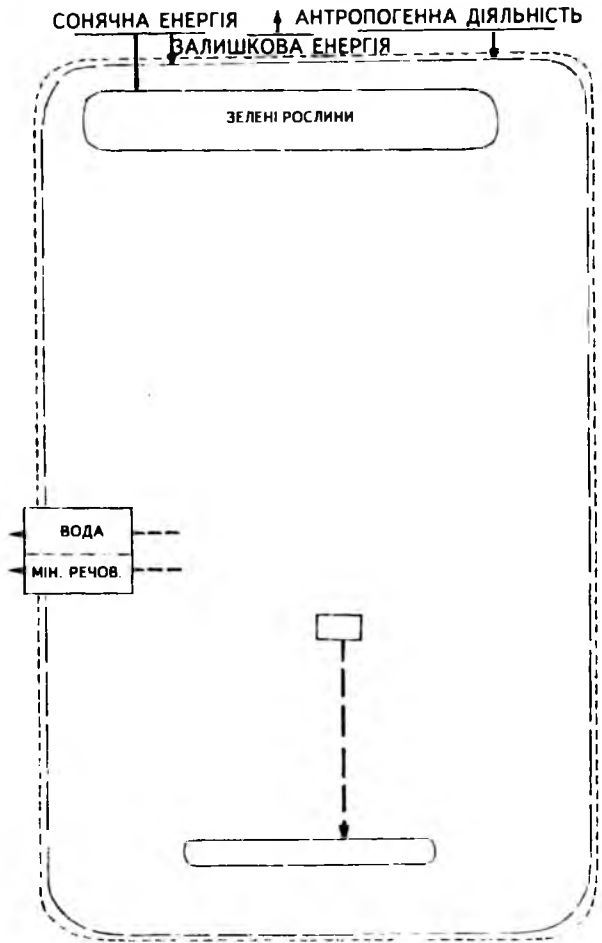


Рис. 6.10. (VI). Металемеробіа екосистема.

6.3.1.1. Рух потоку енергії

Р. Маргелеф (1962) потік енергій в екосистемі поділяє на п'ять фаз: а) імпорт сонячної енергії до зелених рослин; б) перетворення променистої енергії на хімічну; в) розподіл енергії в екосистемі; г) складування енергії; д) експорт енергії.

Імпорт сонячної енергії до зелених рослин. Ця фаза пов'язана з постачанням іззовні в біогеоценоз неорганічної матерії у вигляді сонячного проміння.

Перетворення променистої енергії на хімічну (потенціальну і внутрішню) відбувається в хлоропластах клітин рослин. Частина променистої енергії втрачається у вигляді тепла.

Розподіл енергії в екосистемі. Потенціальна і внутрішня енергії далі передаються кормовими ланцюгами від виду до виду. Потік енергії розщеплюється на окремі дрібніші потоки, які не ізольовані між собою. Рівень енергії консументів першого порядку є значно вищим від енергії, одержаної від продуцентів. У будь-якому кормовому ланцюзі енергія передається зліва направо, від одного виду до іншого (рис. 6.11). Ефективність переносу енергії з одного джерела кормового ланцюга до іншого полягає в зміні теплової продукції потоку енергії. Якщо при переносі енергії із другого джерела (зоофаги) до третього (хижаки) кількість внутрішньої енергії другого джерела буде більша, ніж при перенесенні з першого джерела (фітофаги) до другого, лише тоді можна вважати перенесення енергії ефективним. З цього можна зробити висновок, що тепла продукція на другому-третьому етапах нижча від теплової продукції на першому-другому етапах. Отже, вільна енергія кормового ланцюга змінюється справа наліво. Згідно з положеннями Ліндемана (1942), ефективність переносу і використання енергії зростає від продуцента до хижака.

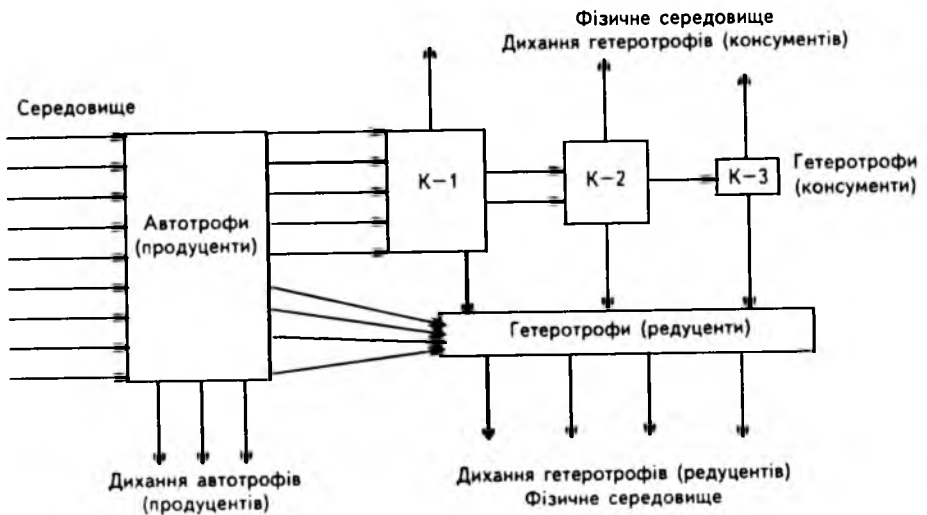


Рис. 6.11. Схема потоку енергії.

Ліндеманивська функція стану прогресивної ефективності спрощено описує стосунки між рівнем енергії λ_n певного трофічного рівня і кожного попереднього. За твердженням Ліндемана, виникає нерівність

$$\frac{\lambda_n}{\lambda_{n-1}} > \frac{\lambda_{n-1}}{\lambda_{n-2}}$$

На думку Ю. Одума, на вищих трофічних рівнях ефективність переносу енергії є вища, ніж на нижчому. Якщо б це було так, зауважують окремі автори, можна було б прийняти, що лис краще використовує термодинамічні механізми, ніж заєць, а останній — ефективніше, ніж ріпа. Завдяки математичним розрахункам було виявлено, що прогресивна ефективність λ_n/λ_{n-1} перенесення енергії з одного рівня на інший у всіх випадках дає усереднений показник, який коливається в межах 10%. Отже, ефективність термодинамічних механізмів виду не залежить від його місця в кормовій мережі. Лис, заєць і ріпа виглядають рівноцінними фазами екосистеми (рис. 6.12).

На кожному трофічному рівні спостерігається певна напруженість енергетичних рівнів. Між рівняннями енергій різних трофічних рівнів виникає різниця, яку називають екологічною силою (рис. 6.13). Згідно з Маргалефом (1962), ця величина виникає із такої нерівності:

$$E_c = \frac{\text{Невикористана енергія}}{\text{Маса}} \geq 0.$$

Екологічна сила є функцією стану, який виражає зміни енергії в матерії. Із наведеної нерівності випливає, що при невисоких її показниках потік енергії використовується ефективніше, ніж при високих. В

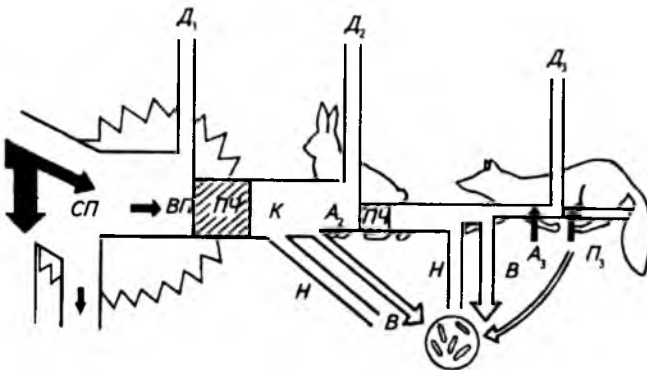


Рис. 6.12. Потік енергії через три рівні простого ланцюга живлення:

СП — сонячне проміння; ВП — валова продукція.

A_2 — другий трофічний рівень; A_3 — третій трофічний рівень; ПЧ — чиста продукція; ВП — валова продукція; Н — невикористана продукція; В — виділення; D_2 — витрати енергії на дихання на другому ланцюзі живлення; A_3 — витрати енергії на третьому ланцюзі живлення; К — органічна речовина продуцентів, використана рослинодними тваринами.

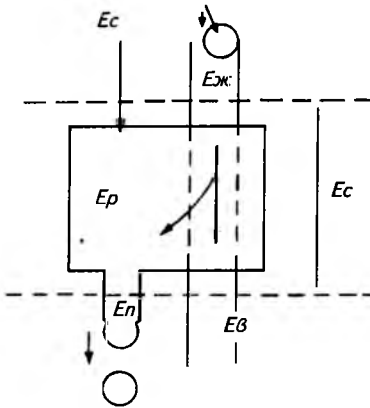


Рис. 6.13. Обмін речовин і енергії між організмом і середовищем:

E_c — сонячна енергія; $E_{ж}$ — енергія живої речовини; E_r — енергія росту; E_n — енергія розмноження; E_v — енергія відпадів; E_c — екологічна сила.

ідеальній самопостачальній екосистемі показник $E_c=0$. В реальних екосистемах цей показник буде завжди $E_c>0$.

Складування енергії. Запасання речовини в рослинних і тваринних тканинах відбувається одночасно із утворенням запасу енергії. При сприятливому енергетичному балансі в екосистемі складування енергії має залишатися сталим.

Експорт енергії з екосистеми відбувається шляхом виділення в оточуюче середовище тепла й еміграції з неї організмів.

Подальше енергетичне перегрупування полягає в розщепленні енергії кормових субстанцій в окремих організмах на: 1) асимільовану енергію вжитого корму; 2) енергію дихання; 3) запасну енергію, яка витрачається для росту і розмноження; 4) енергію відходів. Між цими формами матерії існують відповідні залежності: енергія асимільованого корму → енергія дихання → запасна енергія.

6.3.1.2. Екологічне значення першого і другого законів термодинаміки

Відповідно до твердження першого закону збереження енергії, енергія E певної екосистеми може зрости лише за умови надходження енергії ззовні (у вигляді тепла Q , чи роботи A), а не завдяки її самоутворенню всередині системи (рис.6.14). Жодна екосистема не може бути самопостачальною в екологічному розумінні цього слова.

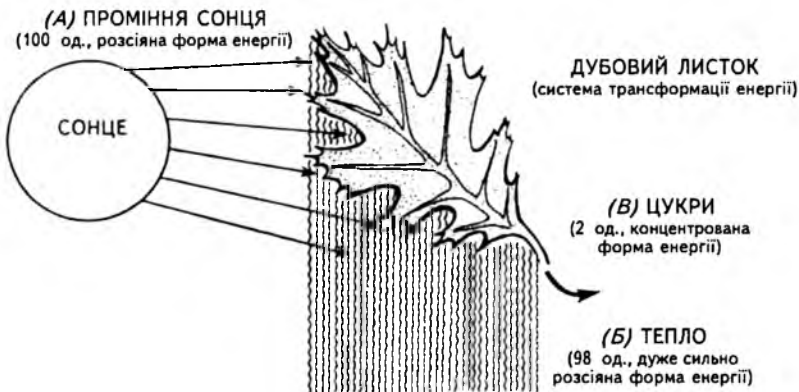


Рис. 6.14. Дія двох законів термодинаміки у випадку перетворення енергії Сонця в енергію корму (цукри) шляхом фотосинтезу. $A=B+B$ (перший закон); B завжди менше A , оскільки при трансформації енергії частина її розсіюється (другий закон).

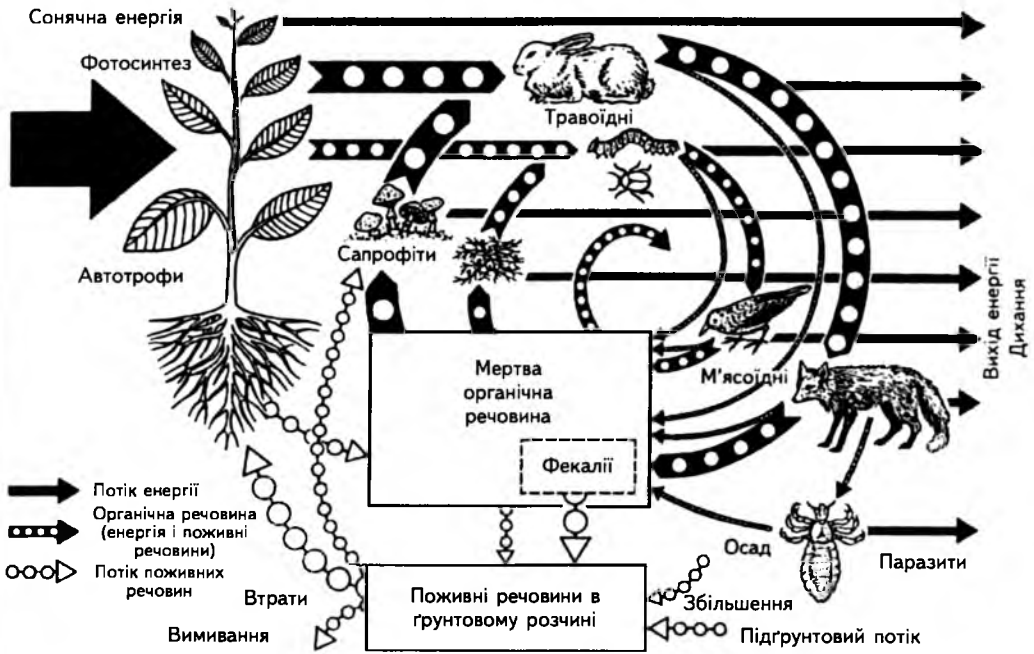


Рис. 6.15. Спрощена діаграма процесів в екосистемі для показу інтеграції потоку енергії, подрібнювання і циклів поживних речовин.

Живі організми творять роботу і тепло з енергії, одержаної з екосистеми. Екосистема в термодинамічному розумінні є відкритою системою, яка вбирає тепло із оточуючого середовища. Тому ріст внутрішньої енергії екосистеми зумовлений лише взаємними стосунками живих організмів з оточуючим середовищем і може бути записаний у вигляді рівняння:

$$\Delta E = Q + A, \quad (6.1)$$

де Q — тепло; A — робота.

В ідеальних умовах вартість вільної енергії 1 г маси у першого і другого видів кормового ланцюга була б однаковою. Це зумовлено тим, що коли ентальпія є сталою, кормовий ланцюг теж стабільний.

Згідно з першим законом термодинаміки, безумовно, величина енергії має спадати у наступних після себе джерелах ланцюга в лінійному порядку. Цей закон має певні винятки: деякі види входять одночасно до декількох кормових ланцюгів. Вид із багатосторонніми кормовими стосунками має вищий енергетичний потенціал, ніж джерело ланцюга, що розташоване між ним і початковим джерелом енергії (рис.6.15). Види-сапрофаги вживають мертву органічну речовину із різних джерел, а тому характеризуються значною чисельністю і багатством енергії.

Приплив тепла до екосистеми веде до її потепління. Вільна енергія не зростає і продуктивність праці збільшується внаслідок додаткового тепла, а не через використання вільної енергії. В екосистемах, які мають

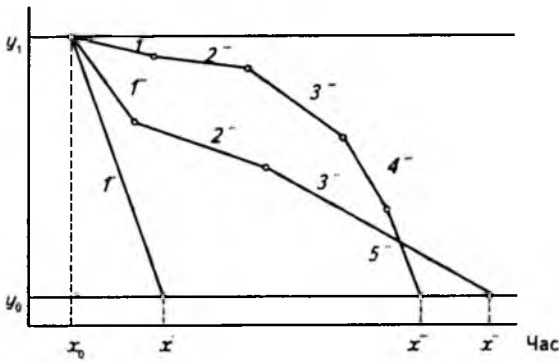


Рис. 6.16. Втрати енергії в трьох кормових ланцюгах з неоднаковою кількістю ланок (2, 4 та 6) і різною тривалістю енергетичних рівнів початкової стадії y_1 і кінцевої y_0 у всіх трьох кормових ланцюгах є однаковими, згідно з першим законом термодинаміки.

додатний енергетичний баланс, вільна енергія спонтанно прямує до мінімального стану.

Екосистема не може довго працювати, не одержуючи іззовні додаткової "порції" енергії. Навіть, здавалось би, замкнута самопостачальна екосистема космічного корабля вимагає час од часу енергетичного поповнення своїх відсіків. Яким же чином енергія надходить до зооценозу і яка частка отриманого енергетичного потенціалу? З першого закону термодинаміки випливає, що *кількість використаної енергії залежить лише від початкової і кінцевої стадій потоку, а не від конкретного шляху тих змін* (рис.6.16). Цей висновок стосується також кормових ланцюгів: *зміна енергії певної кількості речовини і потрібний для того час не залежать від довжини кормового ланцюга, а тим більше від кількості його джерел*. Теплова продукція системи зумовлює підвищення температури. Отже, зміни у системі є якоюсь термодинамічною сталою, званою *ентальпією*.

Ентальпія була виведена із правила Гесса і за допомогою змінних U (енергія), p (тиск) і V (об'єм) описана таким чином:

$$H = U + pV. \quad (6.2)$$

Як свідчить правило Гесса, тепла продукція є реакцією сталою і незалежною від способу її перебігу. Теплова продукція залежить лише від маси речовини, яка бере участь у реакції (рис.6.17).

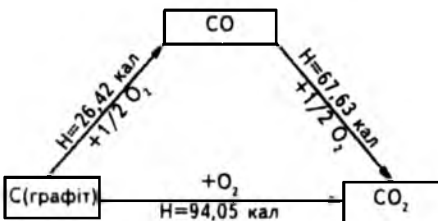


Рис. 6.17. Схема закону Гесса. Довший шлях $C + 1/2 O_2 \rightarrow CO$ і $CO + 1/2 O_2 \rightarrow CO_2$ виявляє ту ж саму енергію, що й коротший: $C + O_2 \rightarrow CO_2$.

Переміщення енергії в процесі переносу поживи від першого до другого виду в межах часу $t_0 \rightarrow t_1$ відповідає продукуванню тепла. Ентальпія всієї маси першого і другого видів підпорядковується в цьому випадку правилу Гесса, яке сформульоване у рівнянні

$$\Delta H_m = \Delta H_p - \Delta H_e, \quad (6.3)$$

де ΔH_p — зміна ентальпії кінцевого продукту (всієї маси кормового ланцюга до часу t_1); ΔH_e — зміна ентальпії біохімічної реакції під час вживання корму.

Як бачимо, внаслідок взаємного впливу системи і її оточення, при переміщенні енергії від однієї системи до іншої з'являється певна кількість тепла. В усіх системах, з яких побудований Всесвіт, включаючи й екосистеми, перебігає безперервна теплова продукція. Згідно з *другим законом термодинаміки*, тепло, утворене під час енергетичних процесів, є сконцентроване лише частково, а це означає, що лише частина тепла включається в подальший процес, а решта ж розсіюється в середовищі, створюючи стан неупорядкованості, тобто *ентропії*.

Найважливіша термодинамічна характеристика організмів, екосистем і біосфери в цілому, — підкреслює Ю.Одум (1986), — здатність створювати і утримувати високий ступінь внутрішньої упорядкованості, тобто стану з низькою ентропією. Система має низьку ентропію, якщо в ній відбувається безперервне розсіювання легко використовуваної енергії (наприклад, енергія світла й їжі) і перетворення її в енергію, яка використовується зі значними труднощами (наприклад, в теплову). Впорядкованість екосистеми — це підтримання складної структури біомаси за рахунок дихання всього угруповання, яке немовби відкачує із угруповання неупорядкованість.

Другий закон термодинаміки пов'язаний з принципом стабільності, згідно з яким будь-яка природна замкнута система із потоком енергії, що через неї проходить (озеро, болото, ліс), схильна розвиватися в бік стійкого стану і породжувати саморегулюючі механізми. Коли стійкого стану досягнуто, енергія звичайно переноситься в одному напрямку і з постійною швидкістю, що й відповідає принципу стабільності.

6.3.1.3. Потік енергії та продуктивність екосистеми

Крупні сучасні екосистеми настільки складні, що їх сутність, можливо, найкраще вивчати враховуючи стадії еволюції життя на нашій планеті, на якій виникає дана екосистема (рис. 6.18).

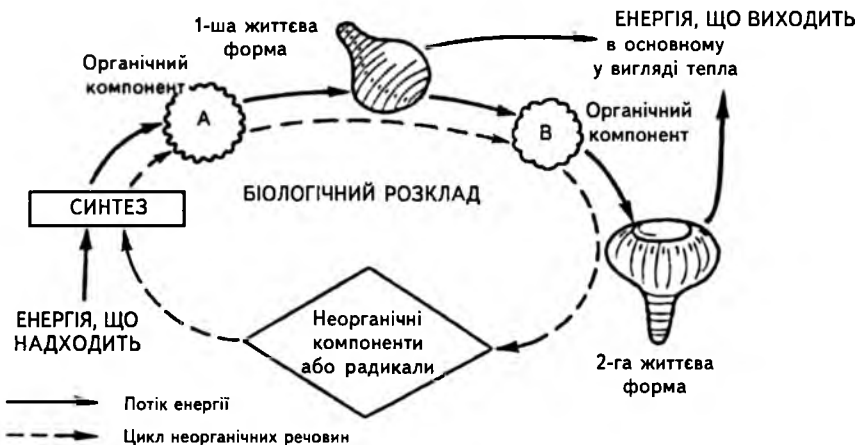


Рис. 6. 18. Перша "екосистема".

Відомо, що багато органічних сполук синтезовано в природі без втручання живих організмів, чиї форми життя народжувалися в органічному “бульйоні” дрібних водоймищ. Ці водоймища часто висихали, а з ними зневоджувалися і тіла живих організмів. Завдяки високій життєздатності вони могли тривалий час очікувати наступного обводнення свого колишнього місцезростання або ж “перебиратися” за допомогою вітру в інше водоймище з подібним органічним “бульйоном”. Потрапивши в сприятливі умови, ця життєва форма ставала знову активною.

Розглядаючи таке первісне водоймище, Дж. Казенс моделює екосистему. Він припускає, що основний корм (джерело енергії) якоїсь форми життя — органічна сполука *A*, що розпалася лише до рівня сполуки *B* (яка через це має менше енергії). Тепер уявімо іншу життєву форму, котра використовує як корм органічну сполуку *B*, розщеплюючи її на неорганічні речовини, і ми, — заключає вчений, — одержимо основи екосистеми, яка включає:

1. Повне перетворення органічної речовини *A* в неорганічну речовину *B* з виділенням енергії.

2. Один функціональний зв'язок між формами життя. Друга істота залежить від першої, яка виробляє сполуку *B*.

Змодельована первісна екосистема залежить від акумулюючої речовини *A* і достатньо ефективного механізму розсіювання, щоб забезпечити появу обох видів у місцях такої акумуляції з регулярними інтервалами. У процесі еволюції фотосинтезуючих організмів, можливо, мільйони років опісля, потенціал біосинтезу органічної речовини виріс на багато порядків, а абіотичний синтез органічних сполук став несуттєвим як джерело енергії. Отже, перші екосистеми, як зазначено вище, були гетеротрофними, тобто залежали від забезпечення органічною речовиною, водночас як абсолютна більшість сучасних екосистем — автотрофні і їх існування залежить від здатності зелених рослин поглинати сонячну енергію.

Незважаючи на те, — підкреслює Дж. Казенс, — що еволюція видів рослин і тварин привела до збільшення розмірів і структурної складності як індивідуумів, так і біогеоценозів, фундаментальні процеси залишилися ті ж, а саме:

1. Синтез органічної речовини, переважно біосинтез матеріалу нових клітин (біомаси); енергія, яку одержує екосистема, — це головним чином сонячне випромінювання.

2. Біологічне розщеплення біомаси і мертва органічна речовина (МОР), одержувані з втратою енергії у вигляді тепла і виділенням неорганічних хімічних речовин.

Оскільки енергія не втрачається, а лише трансформується, бюджет енергії має бути збалансованим. Використовуючи термін енергетика, — зауважує Дж. Казенс, — енергію розглядають як таку, що: а) вливається в екосистему, б) переливається між сховищами органічних речовин, в) виливається з неї у вигляді тепла.

Однак потік енергії, який проходить через систему, є лише побічним продуктом двох головних процесів, про які згадано вище. Біологічне роз-

щеплення — це вивільнення неорганічних хімічних сполук, необхідних для наступного біосинтезу автотрофними організмами. Біологічний розклад зумовлює циркуляцію поживних речовин, а саме елементів всередині системи. Якщо настає рівновага між втратою і накопиченням поживних речовин в екосистемі, то система потенційно здатна функціонувати, доки триває надходження енергії.

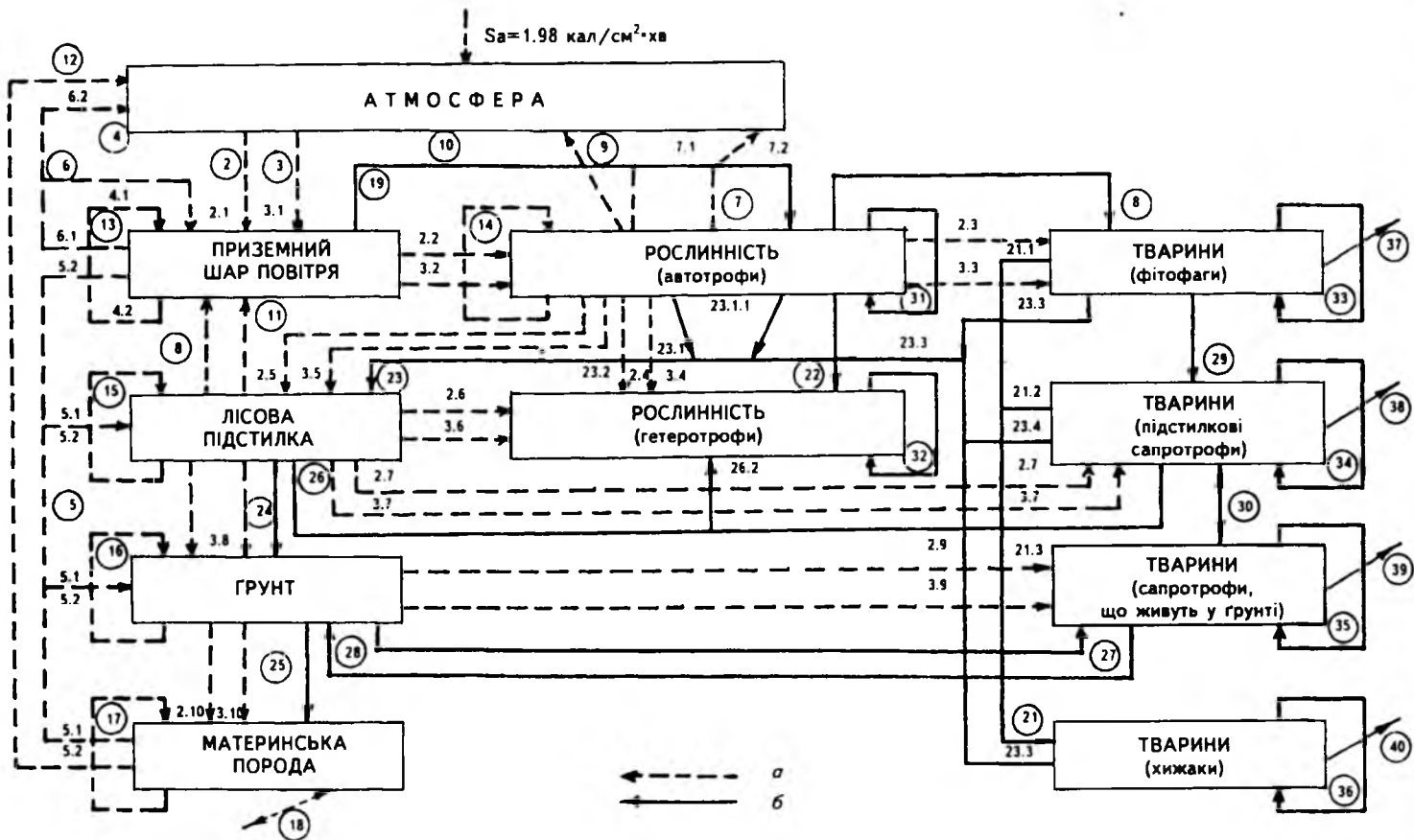
На рис. 6.19 зображено схему потоків енергії в сучасному надзвичайно складному лісовому біогеоценозі (Уткін, 1980), розділених на дві великі групи: а) геофізичні; б) біохімічні.

Для абіотичних компонентів потоки енергії внутрішніх процесів пов'язані зі зміною фізичного стану води, а для ґрунтів, крім того, із різного роду хімічними реакціями розчинів, переміщенням води, зміною енергії кристалічних ґраток мінералів при їх руйнуванні і т.п. Водночас сумарні внутрішні обіги енергії для біотичних компонентів пов'язані переважно із метаболізмом організмів.

Зауважимо, що потоки енергії зелених рослин і тварин не однакові. Це пояснюється тим, що рослини практично не витрачають енергію на пересування з місця на місце, тварини чимало енергії витрачають на рух, а деякі з них — і на регулювання температури тіла. Енергетичні процеси фотосинтезу і дисиміляції у рослин, асиміляції і дисиміляції у тварин характеризуються системою послідовних біохімічних (а для фотосинтезу — і фотохімічних) реакцій.

Розглянемо схему геофізичних і біохімічних потоків енергії. Слід зауважити, що в лісовому біогеоценозі вивчається лише енергетика приземного шару повітря (в межах двох-трьох середніх висот дерев-едифікаторів), яка значною мірою є продуктом трансформації енергії під наметом рослинності. В програму актинометричних досліджень біогеоценозів звичайно включають теплові і радіаційні балансові спостереження, які поєднуються із визначенням надходження і витрачання променистої енергії із різною довжиною хвиль, причому особливо важливі виміри параметрів надходження і поглинання рослинністю фізіологічно активної радіації (ФАР). Актинометричні дослідження часто поєднуються з морфометричними (густота, проекція крони, динаміка росту) та фізіологічними (фотосинтез, дихання, транспірація і т.д.).

Складніше досліджувати у лісовому біогеоценозі біохімічні потоки енергії, які характеризують переміщення в системі енергії фотосинтезу, що поєднуються із масообміном органічної речовини. Як зауважує О.І.Уткін, досить просте зображення потоків енергій трофічними рівнями — насправді надзвичайно складне завдання, особливо коли йдеться про кількісне визначення параметрів цих потоків, які слід розраховувати для окремих популяцій автотрофних і гетеротрофних організмів. На думку автора, оцінка енергетичних потоків на основі потоків вуглецю у біогеоценозах, які визначаються сумарно (облік щорічної продукції, інтенсивність виділення CO_2 із поверхні ґрунту і рослин і т.п.), мабуть, ще довго буде залишатися головним способом кількісної характеристики обміну речовини, потоків енергії. Балансовий



спосіб визначення на вході і виході окремих компонентів ("ящиків") може бути використаний у тих випадках, коли система розглядається у стаціонарній рівновазі. Такі балансові визначення прихідно-розхідних статей обліку органічної речовини мають корегуватися матеріалами експериментального вивчення енергетики організмів, передусім з числа видів-домінантів серед фітофагів і сапрофагів. У ссавців і безхребетних кількість виділеного тепла пропорційна масі тіла.

Сучасний стан дослідження масообміну і потоків енергії в біогеоценотичних системах дає змогу кількісно охарактеризувати більшість зображених на схемі потоків. Однак це вимагає участі великої кількості працівників різних спеціальностей. Така програма передусім має відпрацьовуватися на простіших системах.

Складність вивчення енергопереносу багатоконпонентних біогеоценозів полягає в тому, що дуже часто автотрофні і гетеротрофні компо-

Рис. 6.19. Найголовніші геофізичні (а) та біохімічні (б) потоки енергії у лісових біогеоценозах.

Геофізичні потоки: 1 – надходження сонячної радіації (S_0 – сонячна постійна); 2 – короткохвильова радіація Сонця (2.1–2.10 – потоки між окремими елементами біогеоценотичної системи); 3 – (3.1–3.10) те ж для довгохвильової радіації Сонця і атмосфери; 4 – адвективний приплив (4.1) і відплив (4.2) тепла в приземному шарі повітря; 5 – конвективний приплив (5.1) і відплив (5.2) тепла між ґрунтом і приземним шаром повітря; 6 – те ж (6.1–6.2) між приземним шаром повітря і атмосферою; 7 – витрати тепла на транспірацію (7.1) і випаровування затриманих осадів з поверхні рослин (7.2); 8 – витрати тепла на випаровування з поверхні ґрунту; 9 – довгохвильове випромінювання з поверхні рослин; 10 – альbedo з поверхні рослинного покриву; 11 – альbedo з поверхні лісової підстилки; 12 – довгохвильове випромінювання Землі; сумарні внутрішні оберти тепла компонентів, пов'язані переважно з переходами фазового стану речовини та хімічними реакціями: в приземному шарі повітря (13), фітомасі (14), лісовій підстилці (15), ґрунті (16), материнській породі (17); 18 – винесення та привнесення тепла і хімічної енергії зі стоком, переміщенням ґрунту та іншими процесами під дією сили тяжіння.

Біохімічні потоки: 19 – акумулювання енергії ФАР при фотосинтезі; 20 – відчуження з фітомасою для живлення фітофагів; 21 – використання із зоомасою фітофагів (21.1), підстилкових (21.2) і ґрунтових (21.3) сапротрофів для живлення хижаків; 22 – використання як енергетичної основи рослинами-гетеротрофами; 23 – надходження на поверхню ґрунту і в ґрунт у зв'язку з відмиранням рослин – відпад (23.1) чи їх окремих частин – відпад (23.1.1), рослин-гетеротрофів (23.2), трупів, ексcrementів тварин: фітофагів (23.3), підстилкових сапротрофів (23.4) і хижаків (23.5); 24 – накопичення в ґрунті із деструктивними рослинними рештками (гумусом); 25 – багатовікове депонування рослинних залишків в анаеробних умовах (торфонакопичення); 26 – відчуження з кормом підстилкових сапротрофів (26.1) та рослин-гетеротрофів (26.2); 27 – те ж, сапротрофів, що живуть у ґрунті; 28 – повернення в ґрунт з трупами й ексcrementами ґрунтових сапротрофів; 29 – надходження в підстилку з фітофагами, що зимують тут в стадії личинки та лялечки; 30 – перерозподіл хімічної енергії, зоомаси по ґрунтовому профілю: в спадному напрямку – в періоди посухи (30.1) і у наростаючому – при тимчасовому надлишковому зволоженні (30.2); сумарні внутрішні оберти енергії, пов'язані в основному з біохімічними реакціями обміну речовин організмів, руху тварин і т.п.: рослин-автотрофів (31), рослин-гетеротрофів (32), тварин-фітофагів (33), підстилкових (34) і тих, що живуть у ґрунті (35) сапротрофів, хижаків (36); винесення енергії із системи з міграцією тварин: фітофагів (37), підстилкових (38) і тих, що живуть у ґрунті (39) сапротрофів, хижаків (40) (у випадку імміграції тварин напрямком потоків буде зворотним).

ненти екосистеми розмежовані в просторі і більш-менш розділені за ярусами. Наприклад, автотрофна рослинність і травоїдні тварини існують над землею; ґрунтова ж фауна складається переважно із детритоїдних первинних консументів. У морі фітопланктон і рослиноїдні тварини розташовуються над бентосом, в складі якого багато організмів, які поїдають органічні рештки.

Існує ще й така особливість. Використання гетеротрофними тваринами частини органічної речовини, виробленої автотрофними організмами, часто відбувається із суттєвою затримкою, внаслідок чого перший і другий трофічні рівні екосистеми часто виявляються розділеними через існування двох типів первинних консументів, з одного боку, рослиноїдних і фітопаразитів, які одночасно споживають рослинну тканину, а з іншого — детритоїдних організмів, які використовують тканину мертвих рослин і тварин з деякою затримкою в часі, створюючи значні паузи в енергетичному потоці.

Від ефективності потоку енергії значною мірою залежить фотосинтез, валова первинна продукція і кількість трофічних рівнів. Наприклад, у деревині лісу зосереджена величезна кількість розсіяної малоефективної теплової енергії. Одночасно головним “капіталом” лісового біогеоценозу є зв’язана хімічна енергія ростучих дерев. Близько 500 млн років тому колосальна кількість цієї невикористаної енергії (наслідок перевищення очевидної потреби екосистеми) була зв’язана і перетворена у вугілля. Така ж доля спіткала 150 млн років тому міриади дрібних морських тварин, не повністю розкладені тіла яких були перетворені у нафту і сланці.

Англійський еколог Д.Ф. Оуен (1984) описує прості приклади переносу і запасання енергії в екосистемі. “Розглянемо в якості екосистеми, — пише автор, — живопліт з ожини; киньте під нього недогризок яблука і ви збільшите надходження енергії, яка може зробити незначний внесок у зв’язану хімічну енергію ягід ожини, які дозрівають восени. Зірвавши ягоди ожини, відійдіть від живоплоту, з’їжте ягоди, а не перетравлені шлунком ягоди залиште в якомусь іншому місці: ви взяли енергію із однієї екосистеми і перенесли її в іншу, використовуючи при цьому власну енергію. Або ж поспостерігайте восени за білкою, яка запасає лісові горіхи, і ви станете свідком того, як тварини запасають енергію, яку можна використати пізніше. Довкола нас хімічна енергія переноситься з місця її утворення і врешті-решт вивільнюється десь у вигляді теплової енергії”.

6.3.1.4. Потік енергії і продуктивність у кормових мережах

Перенесення енергії корму від її джерела — рослини — через ряд організмів, яке відбувається шляхом поїдання одних організмів іншими, називається кормовим ланцюгом. При кожному черговому переносі більша частина (80–90%) потенційної енергії втрачається, переходячи в тепло (рис.6.20). Це обмежує можливу кількість етапів або “ланок” ланцюга звичайно до чотирьох-п’яти. Чим коротший кормовий ланцюг (або чим ближче організм до його початку), тим більша кількість доступної енергії.

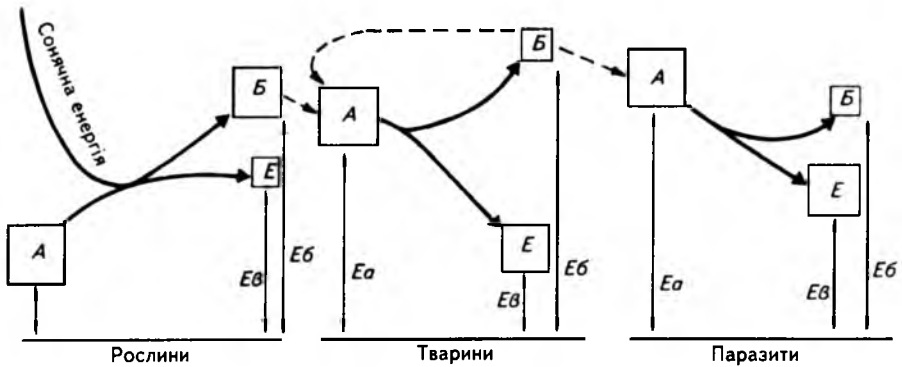


Рис. 6.20. Зв'язки між обігом речовин і енергії в екосистемі: Б — біомаса; А — асиміляція; В — відпад; E_a , E_b , E_b — потенціальна енергія, що їм відповідає.

Як зазначено вище, кормові ланцюги можна поділити на два основних типи: пасовищні, які починаються із зеленої рослини і йдуть далі до тих, хто пасеться, та до хижаків (організмів, які поїдають тварин), та детритні, які розпочинаються з мертвої органічної речовини, ідуть до мікроорганізмів, які ними живляться, а потім — до детритофагів та їх хижаків. Кормові ланцюги тісно пов'язані, а їх переплетіння, як уже згадувалося, часто називають кормовою мережею (рис.6.21).

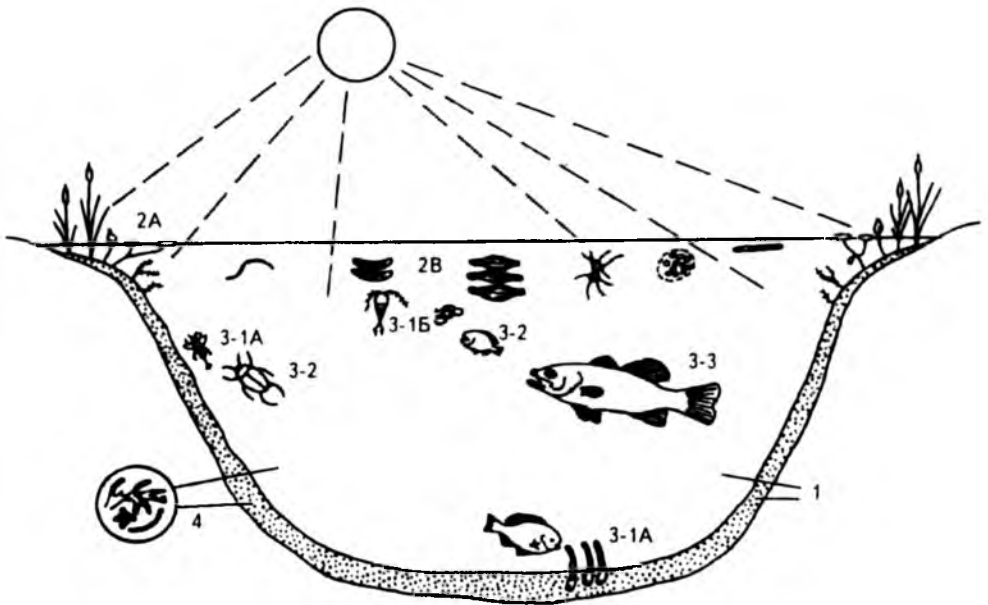


Рис. 6.21. Компоненти екосистеми ставу: 1 — абіотичні субстанції розчинених поживних речовин; 2А — синузія вищих рослин; 2В — фітопланктон; 3-1А — первинні консументи бентосу; 3-1Б — первинні консументи зоопланктону; 3-2 — вторинні консументи; 3-3 — хижаки; 4 — деструктори.

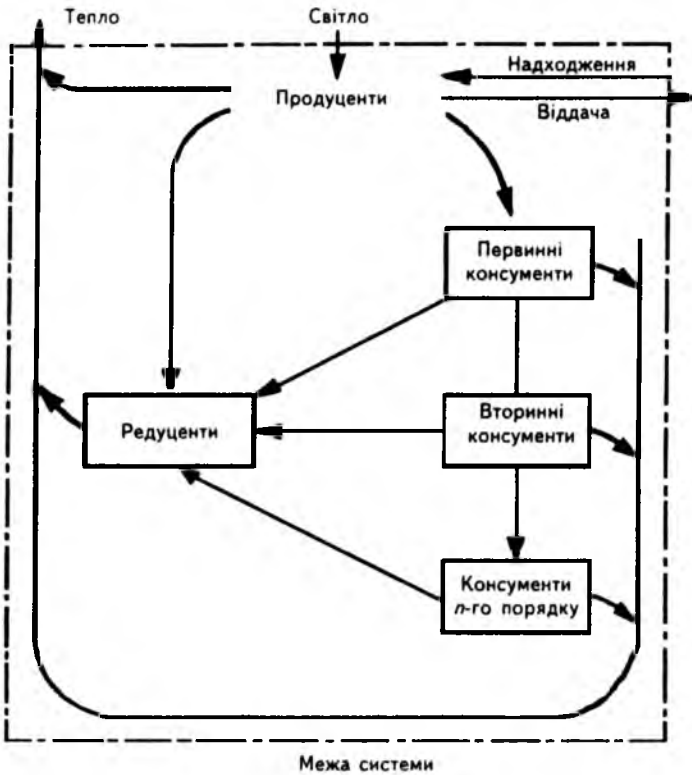


Рис. 6.22. Модель передачі енергії в екосистемі Р.Л.Ліндемана.

У складному природному угрупованні організми, які одержують свій корм від рослин через однакову кількість етапів, належать до одного трофічного рівня. Наприклад, зелені рослини займають перший трофічний рівень (рівень продуцентів), травоядні — другий (рівень первинних консументів), хижаки, що поїдають травоядних, — третій (рівень вторинних консументів), а вторинні і третинні хижаки — четвертий і п'ятий рівні (рівень третинних і четвертинних консументів).

Слід підкреслити, — зауважує Ю.Одум, — що ця трофічна класифікація поділяє на групи не самі види, а їх типи життєдіяльності. Популяція одного виду може займати один і більше трофічних рівнів, залежно від того, якими джерелами енергії вона користується. Наприклад, водоплавні птахи живляться не лише дрібними тваринами, але й листям рослин чи зерном.

Сьогодні існує чимало моделей, які пояснюють розподіл енергії кормовими ланцюгами і кормовими мережами. Наприклад, Д.Ф.Оуен (1984) наводить такі дві моделі: Р.Л.Ліндемана, створену ще в 1942 р. і прийняту усіма екологами, і свою власну (рис.6.22). До речі, ці схеми екосистем за змістом і обсягом відповідають параметрам біогеоценозу: це відкриті системи із власними межами.

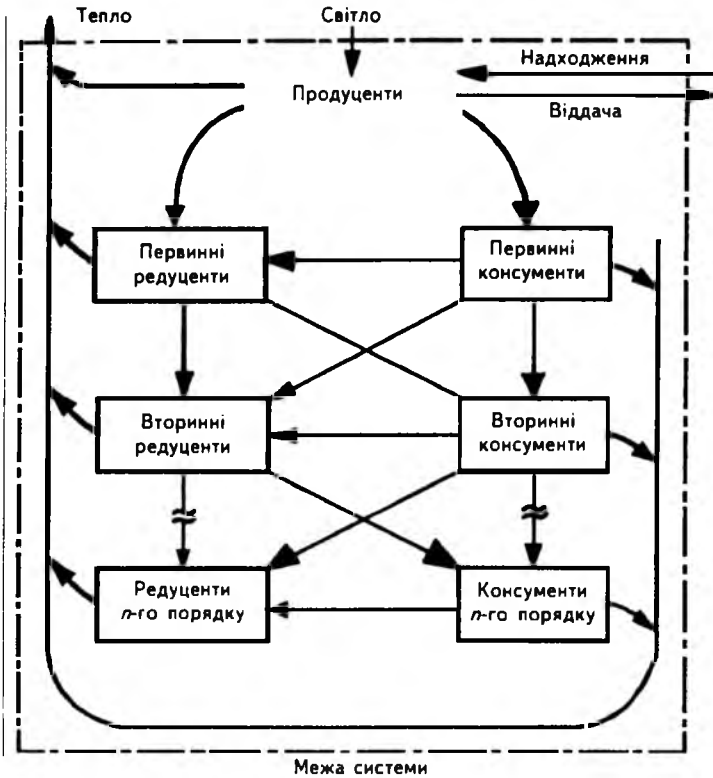


Рис. 6.23. Модель передачі енергії в екосистемі Д.Ф.Оуена.

Модель Ліндемана включає редуценти, які одержують енергію від продуцентів усіх інших трофічних рівнів, але не розміщує самих редуцентів на різні трофічні рівні (аналогічний підхід і в моделі Еленберга (рис.6.23). Однак таке розміщення стає необхідним, — зазначає Д.Ф.Оуен, — коли ми маємо справу з редуцентами мертвих продуцентів, а також із редуцентами мертвих тварин, оскільки ці групи із різних трофічних рівнів: мертві тіла рослин споживають одні редуценти, а тварин — зовсім інші і в іншому місці.

Свою модель Д.Ф.Оуен ілюструє на прикладі терміта, який живиться мертвою деревиною. Терміт, без сумніву, первинний редуцент, і коли він вмирає, то ним може поживитися личинка мухи — вторинний редуцент, але його ще живим може з'їсти комахоїдний птах, в даному випадку вторинний консумент. Дійсно, кормові ланцюги консументів і редуцентів йдуть паралельно, що й враховано в модифікованій моделі Д.Ф.Оуена.

В обох схемах відбувається втрата енергії у вигляді тепла, виробленого в процесі життєдіяльності організмів. Обидві схеми, на жаль, не враховують ті види, які, споживаючи, належать то до одного, то до іншого трофічного рівнів або ж частково є консументами, а частково — редуцентами того ж самого рівня. Більше того, за цими моделями не можна

встановити, живим чи мертвим цей організм вживається. Однак нас цікавлять не стільки види, скільки трофічне становище особини у кожному конкретному випадку, коли вона одержує корм.

Д. Ф. Оуен влучно описує трофічний рівень людини. Як вид людина є одночасно первинним і вторинним консументом. Вона діє як первинний консумент, коли їсть хліб, хоча речовина, із якої він спечений, була “вбита” іншими членами виду. Коли ж людина їсть яловичину, вона є вторинним консументом і, за виключенням риби, лише невелика частина харчових продуктів ставить її в ряд третинного або ж ще вищого трофічного рівнів.

Вивчення потоку енергії в кормових ланцюгах дає можливість зробити висновок про низьку ефективність використання біогеоценозами сонячної енергії. В лісовому біогеоценозі споживається лише незначна частина біомаси. Більшість її стає об'єктом корму лише тоді, коли перетворюється на мертвий відпад. Натомість у водних екосистемах (велике озеро чи океан), в яких продуценти підтримуються водою, а тому відрізняються нескладною будовою організму, спостерігається надзвичайно їх інтенсивне розмноження і майже 100%-не “поїдання” первинними консументами.

Різниця між наземними і водними екосистемами полягає у відмінності самої природи води і повітря: вода може фізично підтримувати продуценти, однак надземні рослини не можуть підтримуватися лише одним повітрям. У спілому листопадному лісі лише 1,2–2,5% чистої первинної продукції використовується первинними консументами. Для пасовищ, на яких випасається худоба, цей показник значно вищий — 35–40%. У відкритому океані, де продуцентом є плаваючий фітопланктон, первинні консументи використовують 60–99% його біомаси.

Різниця між наземними і водними біогеоценозами (рис. 6.24) зумовлює необхідність регулювання популяції на різних трофічних рівнях. Зрозуміло, що чисельність організмів, взятих як одне ціле, лімітується кормом. Однак у наземних екосистемах, особливо в лісах, біомаса первинних консументів незначна стосовно біомаси продуцентів, і тому первинні консументи мають незначний вплив на продуценти. Наприклад, листогризучі комахи лише під час інвазій сильно пошкоджують ліс. З іншого боку, чисельність консументів вторинного і вищого порядків часто обмежується чисельністю первинних консументів, що є причиною нестачі корму. Редуценти живляться усією органічною речовиною мертвих продуцентів і консументів, а тому ця група може бути теж обмежена кормовими ресурсами (наприклад, біогеоценози міських садів і скверів, звідки постійно виноситься мертвий відпад).

Сонячна енергія, потрапляючи в кормовий ланцюг, немовби розчиняється в розгалуженій кормовій мережі, витрачаючи свій початковий потенціал. За даними Голлі (Дажо, 1975), потік енергії в екосистемі перелогу степу в штаті Мічиган (США) виглядає так: із сонячної енергії $47,1 \cdot 10^8$ ккал/м²·рік, яка надходить на земну поверхню, хижак (консумент другого порядку) використовує лише 0,00005% (рис. 6.25). Більша

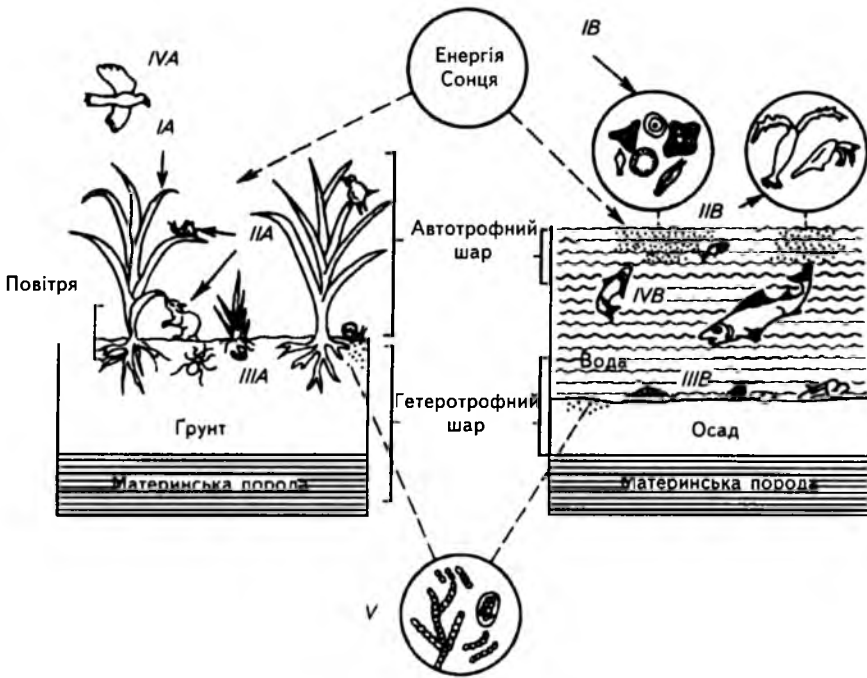


Рис. 6.24. Порівняння надземної (лукопасовищної) і водної (озерної або морської) екосистем: I – автотрофи: А – трави, В – фітопланктон; II – рослиноїдні тварини: А – комахи і ссавці лукопасовищних угруповань, В – зоопланктон в товщі води; III – детритоїдні: А – ґрунтові безхребетні на суші, В – донні безхребетні в воді; IV – хижаки: А – птахи і інші тварини на суші, В – риби у воді; V – сапротрофи: розкладаючі бактерії і гриби.

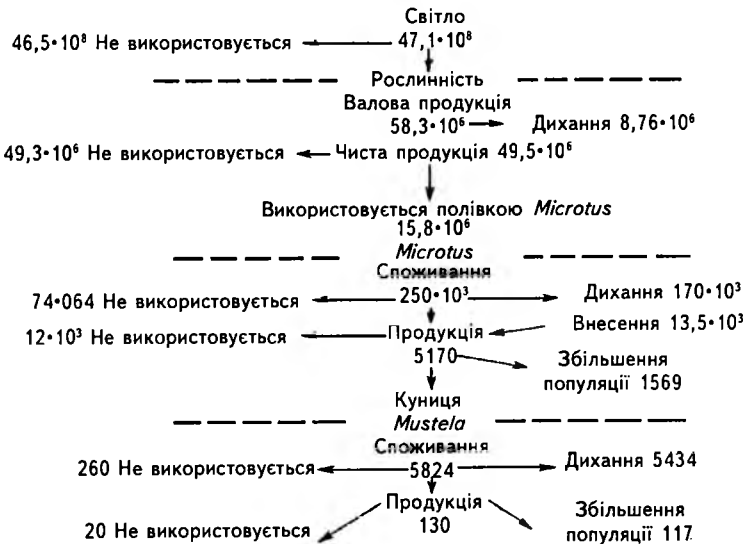


Рис. 6.25. Потік енергії в ланцюгу харчування організмів покинутого поля на півдні Мічігана (США). Цифрові значення в ккал/га/рік.

частина втрат пов'язана із диханням: рослини витрачають на нього 15% накопиченої енергії, полівка — 68%, а куниця — 93%.

6.3.1.5. Потік енергії в популяції

Р. Дажо наводить приклад перенесення енергії в популяції антилопи (Уганда), чисельність якої оцінювалась в 15000 особин масою 2174 кг/км². Популяція займала 400 км² площі місцевого заповідника. За результатами досліджень вчені одержали такі дані (ккал/м²/рік):

З'їдений корм	— 74,1
Потік енергії	— 62,4
Метаболізм	— 61,6
Приріст популяції	— 0,81

Таким чином, на приріст популяції витрачено мізерну кількість енергії — усього близько 1%. Приріст відповідає утворенню 577 кг живої речовини на 1 км².

Р. Дажо для порівняння наводить приклад проходження енергії через популяції чотирьох трав'янистих видів: полівки, слона, віргінського оленя і угандійської антилопи (ккал/м²/рік):

Полівка	— 17,5
Слон	— 23,3
Олень	— 43,1
Антилопа	— 62,4

Із вивчених ссавців популяція угандійської антилопи вирізняється тим, що через неї проходить найбільший потік енергії. Це пов'язане з великими розмірами тварини і щільністю популяції. Антилопа використовує 10% первинної продукції, тоді як полівка — 2%, олень — 4,5%. Найвищий потік енергії серед тварин усього світу зафіксовано у цикадки *Prokelesia (Homoptera)* із прибережних боліт Джорджії (США) — 275 ккал/м²/рік.

Цікаві дані наводить Ю. Одум (1962), який зі співробітниками вивчав потік енергії, що проходить через популяції трав'янистих прямокрилих — кобилок і цвіркуна (штат Джорджія). Виявилось, що маса листя, яке з'їли прямокрилі, становить 85% чистої продуктивності поля, тоді як частка зерна, з'їденого хребетними, не перевищує 7%. Крім того, відсоток споживання корму більшою мірою залежить від харчового раціону (табл. 6.2).

Т а б л и ц я 6.2

Використання енергії зерноїдними і трав'янистими тваринами

Об'єкти досліджень	Доступний корм, ккал/м ² /рік	Використання енергії, ккал/м ² /рік	Використання, %
Зерноїдні хребетні	50–100	10–25	10–50
Трав'янисті прямокрилі	800–1200	22–55	2–7

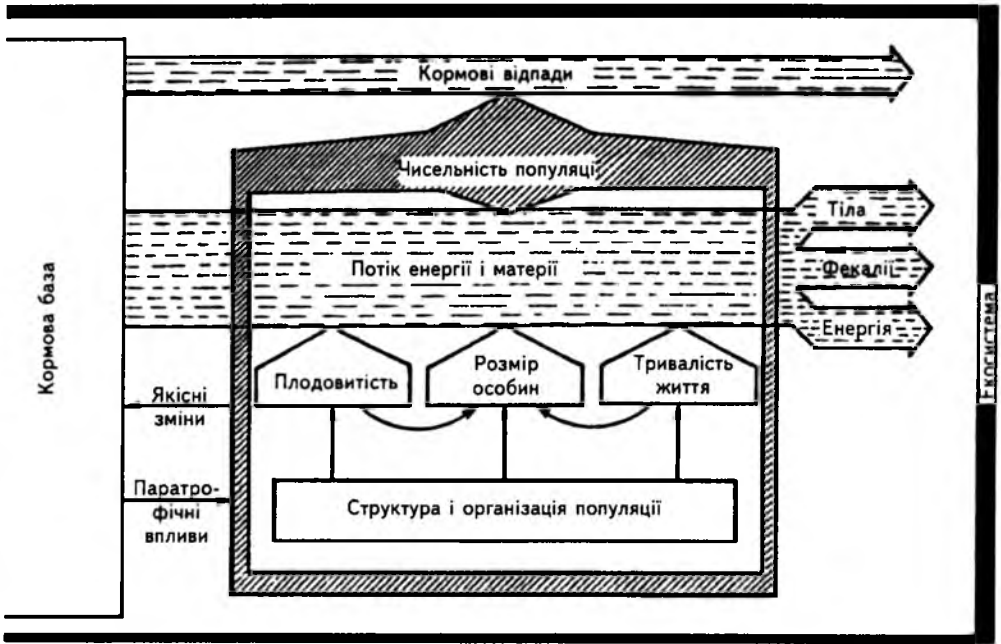


Рис. 6.26. Схема взаємозв'язків факторів, які впливають на продукційні процеси (кругообіг енергії і матерії) популяції.

Як бачимо, відсоток використання корму травоядними прямокрилими (від 2 до 7%) є досить низьким. Зерноїдні хребетні відзначаються значно вищим відсотком використання енергії (10–50%).

Наведені дані підтверджують теорію Хейрстона (1960), згідно з якою величина популяції травоядних тварин, як правило, не пов'язана з відсутністю корму, тоді як у хижаків, детритоїдних і зерноїдних тварин вона часто визначається саме цим. Взимку, коли корму стає мало, вона може стати для зерноїдних, які посідають в екосистемі проміжне місце між м'ясоїдними і травоядними, одним з лімітуючих факторів.

Із енергетикою обміну речовин пов'язані плодовитість, тривалість життя, розмір тіла, раціон і рух популяцій (рис.6.26). Для підтримки свого існування крупним тваринам потрібна більша кількість речовин та енергії, ніж дрібнішим, а щоб одержати цю кількість, вони вимушені переміщатися ширшими просторами, ніж тварини невеликих розмірів, які споживають подібний корм. Оскільки корм травоядних тварин є звичайно в надлишку, вони не займають великих територій. Хижаки ж, а також ті травоядні, які вимушені шукати свій корм (наприклад, насіння або плоди), витрачають багато енергії. Перша група — то "женці", а друга — "мисливці". "Мисливці" за своєю природою "територіальники", тобто захищають свою територію, на що витрачають чимало енергії, "женці" майже не охороняють "своє поле".

Метаболічна вартість руху залежить як від його способу, так і від розміру тіла тварини. Зусилля на переміщення одиниці тіла на деяку стандартну віддаль для крупних тварин в дійсності менше, ніж для дрібних. Пересування по суші вимагає найбільших затрат, політ — середніх, а найекономнішим є плавання.

6.3.1.6. Енергетична ефективність рослин і тварин

Поглинання світла зеленими рослинами є основою для розрахунків енергетичної ефективності трофічного рівня рослин. Вірогідно, — зазначає Р.Ріклефс (1979), — від 20 до 30% усього світла, яке досягає поверхні Землі в продуктивних місцезростаннях, поглинається зеленими рослинами. Більша частина світла або відбивається, або поглинається головним чином ґрунтом і водою. Ефективність загальної продукції, як зазначено вище, становить звичайно не менше 2%. На прикладі кукурудзяного поля автор показує, що лише 1,6% світлової енергії, яка падає на цей зелений килим, асимілюється в процесі фотосинтезу. Решта енергії або перетворюється в тепло (54%) або ж поглинається водою в ґрунті та листках у процесі випаровування і транспірації. В лабораторних умовах ефективність фотосинтезу можна довести до максимального значення — 34%.

Всі живі організми творять біомасу. *Біомаса — це виражена в одиницях маси чи енергії кількість живої речовини організмів (популяцій, видів, груп видів, окремих живих екологічних компонентів, біотичних угруповань загалом), які припадають на одиницю площі або об'єму.* Для зіставлення параметрів біомаси її виражають в одиницях сухої речовини. Сукупну масу організмів, присутніх у різних екосистемах Землі (наземних і водних), наведено в табл.6.3.

Т а б л и ц я 6.3

Біомаса основних екосистем земної кулі

Екосистеми	Площа, 10 ⁶ км ²	Біомаса, кг / м ²		Світлова величина, 10 ⁹ т
		коливання	в середньому	
1	2	3	4	5
Вологі тропічні ліси	17,0	6-80	45	765
Тропічні сезонно-зелені ліси	7,5	6-80	35	260
Вічнозелені ліси помірного поясу	5,0	6-200	35	175
Листопадні ліси помірного поясу	7,0	6-60	30	210
Тайга	12,0	6-40	20	240
Лісо-чагарникові угруповання	8,5	2-20	6	50
Савана	15,0	0,2-15	4	60
Лукостеп	9,0	0,2-5	1,6	14
Тундра і високогір'я	8,0	0,1-3	0,6	5
Пустелі та напівпустелі	18,0	0,1-4	0,7	13

1	2	3	4	5
Сухі пустелі, скелі, піски, льодовики і т.д.	24,0	0-0,2	0,02	0,5
Культивовані землі	14,0	0,4-12	1	14
Болота	2,0	3-50	15	30
Озера та водотоки	2,0	0-0,01	0,02	0,05
<i>Материкові екосистеми</i>				
загалом	149	—	12,3	1837
Відкритий океан	332,0	0-0,005	0,003	1,0
Зона апвелінгу	0,4	0,005-0,1	0,02	0,008
Континентальний шельф	22,6	0,001-0,04	0,01	0,27
Зарості водоростей та рифи	0,6	0,04-4	2	1,2
Естуарії	1,4	0,01-6	1	1,4
<i>Морські екосистеми</i>				
загалом	361	—	0,01	3,9
Загальна біомаса Землі	510	—	3,6	1841

Ще одним надзвичайно важливим показником автотрофного блоку екосистеми є *первинна продукція*, яка являє собою біомасу підземних і надземних органів, а також енергію і біогенні леткі речовини, вироблені автотрофною рослинністю на одиницю площі за одиницю часу. Виражається звичайно в грамах біомаси на 1 м² за рік.

Первинна валова продукція — це сумарна продукція фотосинтезу (сумарна асиміляція), яка включає і речовину, яка згоряє в процесі дихання за період спостереження. *Чиста первинна продукція* (видимий фотосинтез) — це швидкість накопичення органічної речовини понад ту, яка затрачена на дихання, *чиста продукція* — та, яку можна зважити в процесі збору.

Оцінка ефективності чистої продукції коливається в межах 30–85% залежно від місцезростання (табл. 6.4).

Як бачимо, швидкоросла рослинність помірної зони (луки, посіви, водні угруповання) має досить високу ефективність первинної продукції (75–85%). Нижчою ефективністю відрізняється тропічна рослинність (40–50%); це пов'язано, мабуть, з підвищеною ефективністю дихання стосовно ефективності фотосинтезу.

Відмінність в енергетичній ефективності наземних місцезростань приблизно відповідає відмінностям у співвідношенні фотосинтезуючої (листя) і опорної (стовбур, гілки) тканин у різних рослин. У лісових дерев листя становить 1–10% надземної біомаси, у чагарників — 20–60%, а в більшості трав'янистих рослин — понад 80%. Нефотосинтезуючі живі частини рослин дихають, хоча поверхнева кора і серцевина стовбурів і гілок не дихають. Значне місце в процесі дихання відведене корінню.

Тварини, на відміну від рослин, вимушені більше енергії витратити на підтримку свого існування: утримування постійної температури тіла та пересування в пошуках їжі. Крім того, їхня асиміляційна ефективність значною мірою залежить від складу їжі: тваринний корм перетравлюється

краще, ніж рослинний. У хижаків, наприклад, ефективність асиміляції становить 60–90% вживаної їжі. Значно нижча ефективність комахоїдів, оскільки хітиновий поверхневий скелет багатьох комах погано перетравлюється, що погіршує асиміляційну діяльність організму. Ще нижча асиміляційна ефективність тварин, які вживають корм із відносно високим вмістом лігніну, целюлози й інших неперетравлюваних матеріалів. Наприклад, жуки-свердлильники, які живляться дерев'янистими частинами рослин, або дуже повільно ростуть, або ж поїдають нездерев'янілі живі клітини, що розташовані відразу під корою.

Таблиця 6.4

Ефективність чистої продукції (відношення чистої продукції до загальної первинної продукції) деяких рослин у рослинних угрупованнях

Рослинне угруповання	Місцевість (США)	Ефективність чистої продукції, %
Наземні		
Багаторічні трави і злаки	Мічіган	85
Кукурудза	Огайо	77
Люцерна	—	62
Дубовий і сосновий ліси	Нью-Йорк	45
Тропічні луки	—	55
Вологий тропічний ліс	—	30
Водні		
Ряска	Міннесота	85
Водорості	—	79
Придонні рослини	Вісконсін	76
Фітопланктон		
Угруповання Саргасового моря	Тропічна частина Атлантичного океану	47
Угруповання Сільвер-Спрінгс	Флорида	42

Для рослиноїдних тварин кращим кормом є листя, яке містить 2–4% білка. Проте часто рослини, виробляючи механізм захисту листя (потовщена кутикула, шипи й шпичаки, таніни й інші хімічні утворення), роблять його неїстівним. Найпривабливішим повноцінним кормом для рослиноїдів є плоди: соснові горішки, наприклад, містять близько 50% масел, 30% білків і 5% цукру.

Асиміляційна ефективність значною мірою залежить від поживності їхнього корму. Наприклад, при споживанні насіння вона сягає 80%, молодого листя — 60, старого листя — 30–40, а деревини — 10–20% і навіть нижче (залежно від ступеня її розкладу).

Ефективність чистої продукції у тварин обернено пропорційна їхній активності: у птахів, наприклад, вона нижче 1%, у дрібних ссавців із високою швидкістю розмноження (кролі, миші) — до 6%. Людина підтримує ефективність чистої продукції великої рогатої худоби на рівні 11%, забиваючи тварин відразу після завершення їх росту або й раніше.

6.3.1.7. Визначення екологічної ефективності

Рослинні угруповання — наземні і водні, — за образним висловлюванням Р. Ріклефса, — “загнуздують” енергію світла і лише після цього можуть ефективно використовувати його для створення продукції (рис. 6.27). Справа в тому, що перш ніж потрапити до “зеленої пастки” фотосинтезу, світло йде “навмання”: воно може просто перейти крізь лист, його можуть поглинути не ті молекули або ж воно може бути перетворене на тепло. Це пояснюється тим, що світло як одна з форм енергії настільки відрізняється від молекул органічних речовин, що ефективність перетворення світлової енергії на хімічну дуже мала.

Тваринні організми, одержавши готову хімічну енергію рослинної біомаси, перебудовують лише хімічні зв'язки, на що витрачається порівняно небагато енергії. “Лева” частка її припадає на підтримку власного тіла й на “доганання” жертви. Все це є наслідком того, що на створення чистої продукції витрачається невелика частка енергії.

Як бачимо, енергетична продуктивність біогеоценозу залежить від ефективності, з якою організми споживають свої кормові ресурси і перетворюють їх на біомасу. “Ця ефективність, — пише Р. Ріклефс, — називається ефективністю кормового ланцюга, або екологічною ефективністю”. Екологічна ефективність визначається як внутрішніми фізіологічними характеристиками організмів, так і зовнішніми екологічними взаємовідносинами із середовищем.

Для кращого розуміння біологічної основи екологічної ефективності розглянемо схему розподілу енергії в межах однієї ланки кормового ланцюга: продукція жертви → поглинута енергія → асимільована енергія → продукція наступного споживача. Під час поглинання енергії частина її у вигляді відригування потрапляє в детрит. Асиміляційна енергія, як бачимо, далеко не вся переходить у продукцію споживання, оскільки частина її витрачається на дихання, а частина — виділяється із подальшим осіданням у детриті.

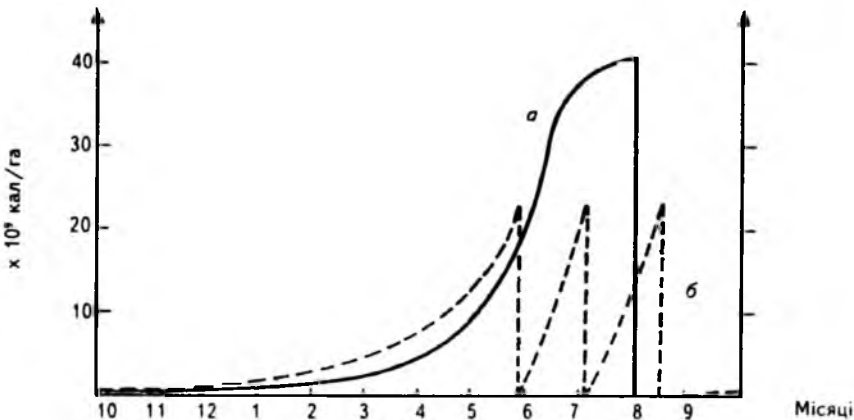


Рис. 6.27. Первинна продукція посіву жита (а) і люцерни (б) у Західній Польщі.

Екологічна ефективність залежить від ефективності трьох головних ступенів у потоці енергії: експлуатації, асиміляції і чистої продукції (табл. 6.5).

Отже, добуток ефективності асиміляції і ефективності чистої продукції дає ефективність загальної продукції — відсоток проковтнутої їжі, перетвореної на біомасу консумента. Добуток ефективностей експлуатації загальної продукції дорівнює ефективності кормового ланцюга, або екологічній ефективності, — відсотку “кормової” енергії, яка міститься в жертві, перетвореній на біомасу консумента.

Таблиця 6.5

**Визначення енергетичних ефективностей
(Ріклефс, 1979)**

$$\text{Ефективність експлуатації (1)} = \frac{\text{Проковтування їжі}}{\text{Продукція жертви}} \text{ ---}$$

$$\text{Ефективність асиміляції (2)} = \frac{\text{Асиміляція}}{\text{Проковтування їжі}} \text{ ---}$$

$$\text{Ефективність чистої продукції (3)} = \frac{\text{Продукція (ріст і розмноження)}}{\text{Асиміляція}} \text{ ---}$$

$$\text{Ефективність загальної продукції (2)*(3)} = \frac{\text{Продукція}}{\text{Проковтування}}$$

$$\text{Екологічна ефективність (1)*(2)*(3)} = \frac{\text{Продукція консумента}}{\text{Продукція жертви}}$$

Енергетична ефективність біогеоценозу значною мірою залежить від часу переносу енергії живими організмами (рис. 6.28). Уже на рівні продуцентів, враховуючи слабе перетравлювання тваринами рослинної їжі, сповільнюється проходження екосистемою асимільованої енергії. Для даного рівня продуктивності, як зазначає Р. Ріклефс, транзитний час, тобто час, затрачений на перенесення енергії в даному угрупованні і запасання хімічної енергії в живій біомасі та детриті, безпосередньо пов'язані між собою: чим більший час переносу, тим більше накопичується живої і мертвої біомаси. Запасання енергії має важливе значення для забезпечення стабільності біогеоценозу.

Середній час переносу енергії, або коефіцієнт накопичення біомаси, у даному біогеоценозі визначається як енергія, запасена цією системою у вигляді біомаси, поділена на швидкість потоку енергії через систему, або

$$\text{Час переносу, роки} = \frac{\text{Біомаса, г/м}^2}{\text{Чиста продуктивність, г/м}^2 \cdot \text{рік}}$$



Рис. 6.28. Розподіл енергії в межах однієї ланки харчового ланцюга.

За даними Уїттекера і Лайкера, вологі тропічні ліси продукують у середньому 2000 г сухої речовини на 1 м^2 площі в рік і їх жива біомаса становить у середньому 45000 г/м^2 . Якщо підставити ці величини у наведену вище формулу, одержимо середній час переносу енергії — 22,5 року. Значення середнього часу переносу для ряду екосистем наведено в табл. 6.6. Як бачимо, воно коливається від 20 років — для лісових біогеоценозів до 20 днів — для водних планктонних угруповань.

Т а б л и ц я 6.6

Середній час переносу енергії в живій рослинній біомасі (відношення біомаси до чистої первинної продукції) для деяких екосистем (Ріклефс, 1979)

Екосистеми	Чиста первинна продукція, $\text{г/м}^2 \cdot \text{рік}$	Біомаса, г/м^2	Час переносу, роки
Тропічний дощовий ліс	2000	45000	22,5
Листопадний ліс помірної зони	1200	30000	25,0
Бореальний ліс	800	20000	25,0
Степи помірної зони	500	1500	3,0
Чагарники пустелі	70	700	10,0
Болота і марші	2500	15000	6,0
Озера і ріки	500	20	0,04 (15 днів)
Зарості водоростей і рифи	2000	2000	1,0
Відкритий океан	125	3	0,024 (9 днів)

Ці цифри, як зазначає Р.Ріклефс, однак, недооцінюють загальний час переносу енергії в даній екосистемі, оскільки не враховують накопичення в підстилці мертвого органічного матеріалу. Оцінку часу переносу або часу пересування енергії в накопиченій підстилці можна одержати за допомогою виразу, аналогічного попередньому:

$$\text{Час переносу, роки} = \frac{\text{Накопичення підстилки, г/м}^2}{\text{Швидкість опад у підстилку, г/м}^2 \cdot \text{рік}}$$

Середній час переносу енергії в підстилці, за даними автора, коливається у таких межах: мінімальний (3 місяці) — у вологих тропічних лісах; 1–2 роки — у сухих і гірських тропічних лісах, 4–16 років — у соснових лісах на південному сході США і понад 100 років — у хвойних лісах, що ростуть у горах.

Для прямої оцінки швидкості потоку енергії використовують радіоактивні мітки. При цьому рослину мітять якимось радіоактивним ізотопом, наприклад ^{32}P , який використовують у вигляді фосфату. Потім через певний час після введення мітки беруть вибірки виду-консумента і досліджують за допомогою лічильника випромінювання.

6.3.2. БІОХІМІЧНІ КРУГООБІГИ В БІОГЕОЦЕНОЗІ

6.3.2.1. Поняття про біохімічні цикли

Важливу роль при переносі матерії в екосистемі відіграють постійні цикли елементів, які суттєво відрізняються від перетвореної енергії, котра врешті-решт, як ми пересвідчилися, деградує у вигляді тепла і ніколи не буде використана знову.

До ознак біогеоценозу, за В.М.Сукачовим (1964), належить певний тип обміну речовиною і енергією між його компонентами. Оскільки рослини і тварини можуть використовувати лише ті біогенні елементи, які є на поверхні землі або поблизу неї, для збереження і продовження життя необхідно, щоб матеріали, асимільовані котримсь із організмів, могли би бути доступними іншому організму. *Здійснюючи кругообіги в біогеоценозі, кожний хімічний елемент рухається завдяки енергетичному потоку чітко визначеним шляхом, раз у раз переходячи із органічної форми в неорганічну, і навпаки.*

В більшості випадків обмін біогенних елементів між живими організмами і неорганічним середовищем є збалансованим. Такий стан екосистеми називають стаціонарним: відтік біогенних елементів із системи врівноважується притоком їх з інших систем — з атмосфери і підстилаючої поверхні. *Ці більш-менш замкнуті шляхи руху речовини називають біохімічними кругообігами (рис.6.29).*

Для синтезу протоплазми живими організмами необхідно близько 40 елементів, з яких найважливішими є вуглець, азот, водень, кисень,

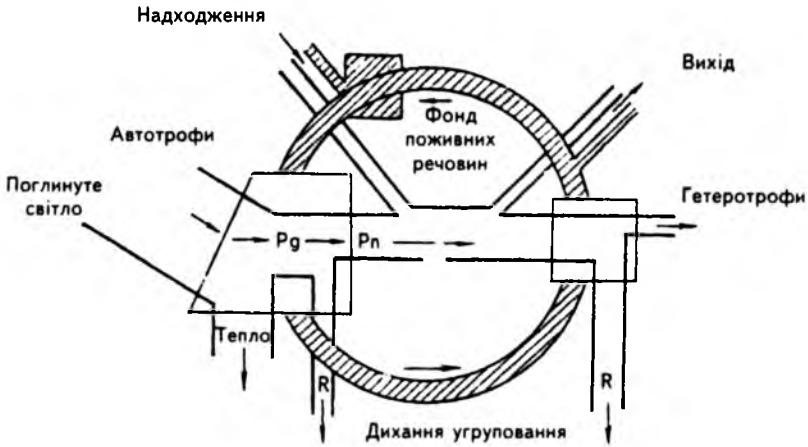


Рис. 6.29. Біогеохімічний кругообіг (заштриховане коло) на тлі потоку енергії:

P_g — валова продукція, P_n — чиста первинна продукція, P — вторинна продукція, R — дихання.

фосфор і сірка. Інші елементи потрібні в менших кількостях, але вони також необхідні: це кальцій, залізо, калій, магній, натрій та ін. Вони по чергово переходять із живої матерії в матерію неорганічну, беручи участь у *біохімічних циклах* різної складності. Останні можна поділити на дві групи: 1) кругообіги газів, в яких атмосфера служить головним резервуаром елемента (вуглець, азот, вода); 2) кругообіги осадові, елементи яких у твердому стані входять до складу осадової породи (наприклад, фосфор і сірка).

Кругообіг вуглецю і кисню забезпечується відомими процесами фотосинтезу і дихання. Більш складний шлях у біогеоценозі проходять азот, фосфор і сірка, причому велику допомогу їм у цьому надають мікроорганізми зі спеціалізованими метаболічними функціями.

Р.Ріклефс (1979) зображає екосистему (рис.6.30) у вигляді ряду блоків, через які проходять різні матеріали і в яких ці матеріали можуть залишатися протягом різних періодів часу. В кругообізі мінеральних речовин в екосистемі переважно беруть участь три активних блоки: *живі організми, мертвий органічний детрит і доступні неорганічні речовини*. Два додаткових блоки — опосередковано доступних неорганічних і органічних поживних речовин — пов'язані із кругообігом біогенних елементів лише частково, інтервали і активність цих зв'язків значно нижчі від тих, які існують між активними блоками.

Як бачимо, завдяки асиміляції і створенню продукції здійснюється перехід мінеральних речовин із неорганічного блока в органічний (живі організми). На цьому етапі кругообігу як творці первинної продукції виступають вуглець, кисень, азот, фосфор і сірка. Проте для життєдіяльності організмів крім цих хімічних елементів потрібні й інші, такі, як натрій, кальцій і калій. Їх вони асимілюють безпосередньо з води, яку п'ють.

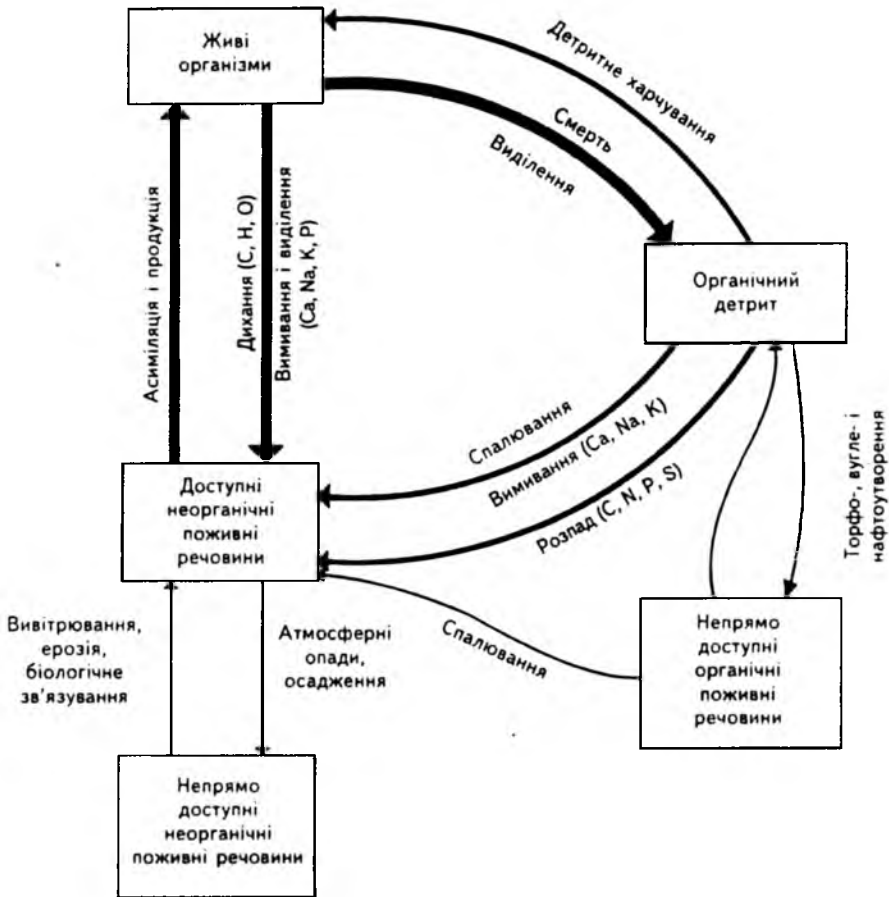


Рис. 6.30. Блочна модель екосистеми із зазначенням деяких найбільш важливих шляхів обміну мінеральних речовин.

Деяка частина вуглецю і кисню внаслідок дихання повертається безпосередньо у фонд доступних неорганічних поживних речовин. Кальцій, натрій та іони інших мінеральних речовин виділяються або ж вимиваються з листя дощем або водою, яка оточує водні організми, і також швидко знову вступають у кругообіг. Включені в процесі асиміляції в живу біомасу, вуглець і азот після загибелі організмів переносяться в детритний блок. Завдяки детритоїдним організмам біогенні елементи, які містяться в детриті, внаслідок вимивання і розкладу знову потрапляють у фонд доступних неорганічних речовин.

Обмін між фондами мінеральних речовин, що беруть активну участь у кругообігу, і величезним резервуаром опосередковано доступних біогенних елементів, які є в атмосфері, вапняках, кам'яному вугіллі і в гірських породах земної кори, протікає повільно, головним чином внаслідок геологічної діяльності.

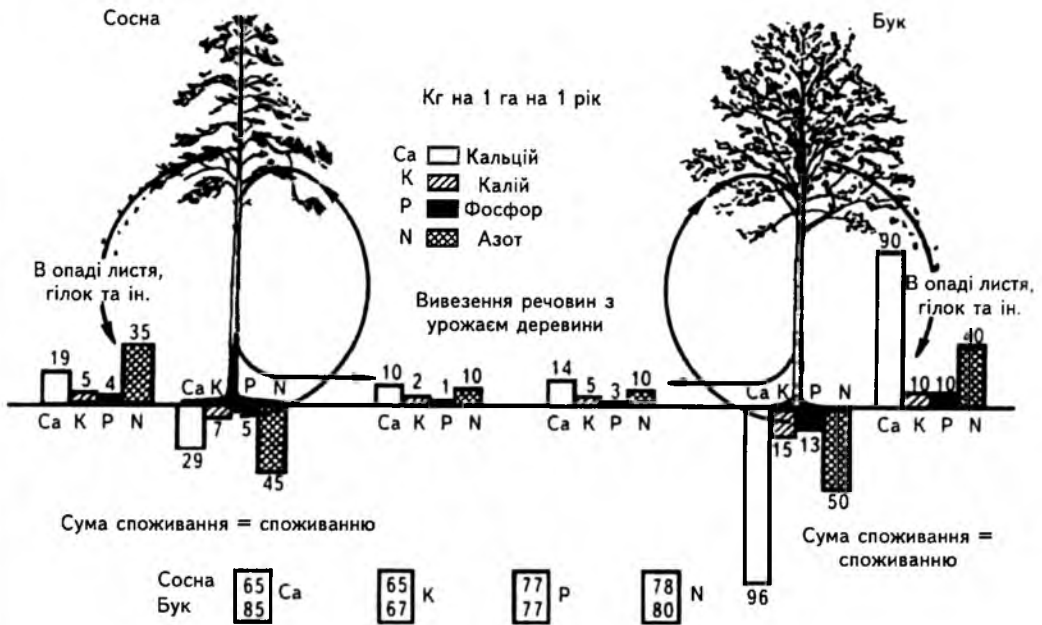


Рис. 6.31. Кругообіг речовин у лісі. З деревиною із лісу вивозиться відносно невелика частка головних поживних елементів — азоту, фосфору, калію та кальцію. Більша частина їх входить до поточного кругообігу і щорічно повертається в ґрунт. Органічний відпад — природне добриво лісового ґрунту; видалення його із лісу неприпустиме.

Процеси асиміляції і розпаду, завдяки яким відбувається кругообіг біогенних елементів у біогеоценозі, тісно пов'язані із поглинанням і вивільненням організмами енергії. *Шляхи біогенних елементів у біогеоценозі паралельні потоку енергії.*

У лісових біогеоценозах, як зазначає П.С.Погребняк (1968), існує постійний сезонний обмін азотом і зольними речовинами між деревами і ґрунтом (рис.6.31). Обмін має характер повного, майже замкнутого кругообігу речовини, що значною мірою попереджує від вимивання за межі ризосфери поживних елементів, які там обертаються. У лісовому біогеоценозі існує два його основних цикли кругообігу (С):

C_1 — *малий цикл*, який здійснюють поживні елементи між листям, дрібними гілками і корінням, з одного боку, і ґрунтом — з іншого. Тривалість малого циклу 1–5 років. Протягом цього строку листя та більша частина дрібних гілочок і корінчиків відмирає, перетворюючись у складові елементи ґрунту, які готові до повторного циклу;

C_2 — *великий цикл*, у процесі якого поживні елементи надходять до стовбура, крупних гілок і коріння та повертаються назад у ґрунт. Поживні елементи задіяні в цьому циклі надовго, деколи на декілька століть. У природному лісі лише після відмирання дерева елементи його циклу повертаються в ґрунт.

Співвідношення поживних елементів, що включаються щорічно в кожний з цих циклів (C_1 і C_2), показове для характеристики впливу деревної породи на родючість ґрунтів. Це коефіцієнт повернення поживних елементів, засвоєних деревостанами з ґрунту. Якщо він більший одиниці ($C_1/C_2 > 1$), баланс обміну речовин позитивний, якщо менший ($C_1/C_2 < 1$) — негативний.

Найбільше поживних речовин поглинають з ґрунту чисті молодняки і жердняки. Наприклад, сосняки протягом цих двох фаз утримують у своїх органах приблизно стільки і навіть більше азоту і зольних елементів, скільки вони повертають із опадом у ґрунт. Починаючи із 40–45-річного віку співвідношення змінюється. Із опадом хвої, гілочок, стовбурів у ґрунт повертається все більша частка взятих з нього елементів. У 95-річному віці сосняк I-го бонітету свіжого субору повертає азоту в п'ять разів, фосфору в чотири, калію в два, магнію в шість, кальцію в сім, сірки у 3,5 раза більше порівняно з кількістю, яка утримується в стовбурах, великих гілках і корінні дерев.

П.С.Погребняк наводить приклади кругообігу зольних елементів і азоту ще в декількох типах деревостанів. Наприклад, в смеречняку повернення в ґрунт азоту, кальцію і магнію починається з 50-річного віку, фосфору — після 30 років, калію і сірки — після 75 років. В осичняку до 30 років спостерігається притримка елементів, взятих з ґрунту; після цього віку відбувається інтенсивне повернення в ґрунт азоту, фосфору і кальцію. В дубняках до 45-річного віку спостерігається затримка лише азоту і кальцію, щодо фосфору, калію і магнію, то віддача їх переважає над затримкою, починаючи з моменту зімкнення дубового молодняка. Особливе місце займає липняк, в якого зовсім немає фази переважного виносу речовини з ґрунту: навіть молодняк повертає в ґрунт більшу частину усіх елементів порівняно з їх затримкою.

Ці приклади дають підставу зробити висновок, що лише хвойним біогеоценозам властива тенденція до розходження між виносом поживних речовин і їх поверненням в ґрунт, причому переважає винос. Правда, в пізньому періоді життя деревостанів (пристигаючі та стиглі) незбалансованість зникає і повернення перевищує винос. У штучних смеречняках, які створювалися з покоління в покоління на одному і тому ж місці, порушується кругообіг речовин, спостерігаються втрати ґрунтом колишньої родючості під впливом підзолотворюючої дії смеречняків. Суттєвого поліпшення лісорослинних властивостей ґрунтів можна досягти, чергуючи хвойні породи із листяними.

Вивчення кругообігу поживних речовин у біогеоценозі дає підстави виділити в кожному кругообігу дві частини, або, як їх називає Ю.Одум, "фонди": 1) резервний фонд — більша маса рухомої речовини, яка пов'язана з організмами (у Ріклефса — блоки опосередковано доступних неорганічних і органічних поживних речовин; П.С.Погребняк називає цей фонд "великим циклом" — C_2); 2) обмінний фонд — менший, але активніший, для якого є характерним швидкий обмін між організмами і їх безпосереднім оточенням (у Погребняка — "малий цикл", C_1).

6.3.2.2. Кругообіг вуглецю

Єдиним джерелом вуглецю, який використовується для синтезу органічної речовини, є вуглекислий газ, що входить до складу атмосфери або перебуває у розчиненому стані у воді. Вуглець гірських порід (переважно карбонати) рослини не використовують.

У процесі фотосинтезу вуглекислий газ перетворюється на органічну речовину (вуглеводи, білкові речовини, ліпіди), яка служить кормом для тварин. Дихання, бродіння і згоряння палива повертає вуглекислий газ в атмосферу.

Концентрація CO_2 найвища навесні і може досягати у пригрунтовому шарі 0,06%. У період з 20 год вечора до 7 год ранку вона становить 0,033–0,035. У 12-річному бучняку протягом вегетації кількість CO_2 досягала 0,055%, а у 80-річному — 0,02%. Улітку вночі в лісовому біогеоценозі, коли фотосинтез зупинений, внаслідок дихання ґрунтових редуцентів різко підвищується концентрація вуглекислого газу, який вдень асимілюється зеленим листям.

У лісових біогеоценозах, розташованих у глибоких долинах і котловинах, а також у молодих і загущених посадках, які слабо провітрюються, концентрація CO_2 значно вища, ніж у насадженнях старшого віку, розташованих на підвищеннях, зріджених і добре освітлених, із багатим трав'янистим ярусом, добре провітрюваних. Меншою концентрацією CO_2 характеризуються також мішані насадження з перевагою хвойних.

Порівняно більше виділяє CO_2 у процесі дихання коріння таких дерев: берези, вільхи, осики, липи, менше — модрина, сосни, бука і дуба, найменше — смереки й ялиці. Водночас виділення CO_2 в процесі дихання листя відносно більш інтенсивне в берези, менше — у дуба і бука, найменше — у модрина, сосни й ялиці.

В більшості листяних біогеоценозів процес асиміляції найінтенсивніше відбувається в період з 8 до 10 год, ослаблюється опівдні, а потім знову зростає протягом 14–16 год. У хвойних біогеоценозах цей процес рівномірний протягом усього дня. Береза, дуб, бук належать до рослин з більшою асиміляційною ефективністю порівняно з сосною, дугласією та смерекою.

Фотосинтез у хвойних відбувається цілорічно. У сосни він інтенсивніший в травні, липні, серпні і вересні, а в червні помітно зменшується. У смереки період інтенсивної асиміляції — квітень, липень, серпень, вересень, жовтень і грудень; помітний спад відбувається у половині листопада, у січні, лютому і березні.

Найвища інтенсивність фотосинтезу спостерігається у сонячні дні при слабкому вітрі в межах 0,5–2 м/с і температурі повітря 10–20°C та освітленості 35000–30000 лк.

Як бачимо, в біологічному кругообігу вуглецю (рис.6.32) беруть участь тільки органічні сполуки і вуглекислий газ. Фотосинтез і дихання повністю комплементарні і взаємно відповідні: весь асимільований у

процесі фотосинтезу вуглець включається у вуглеводи, а в процесі дихання весь вуглець, який міститься в органічних сполуках, перетворюється на вуглекислий газ.

6.3.2.3. Кругообіг кисню

У процесі фотосинтезу на кожний атом фіксованого вуглецю вивільняється по два атоми кисню. Цей, на перший погляд, простий процес значно складніший, ніж його можна вважати, виходячи з відомого рівняння фотосинтезу і дихання. В ньому визначальну роль відіграє вода, яка вступає у складні біохімічні процеси, котрі відбуваються в ході фотосинтезу. Хоч така ж кількість води виділяється в процесі дихання, молекули води, беручи участь в усіх цих процесах, не залишаються зовсім незмінними. Молекула кисню (O_2), яка утворилася в ході фотосинтезу, одержує один атом від вуглекислого газу (CO_2), а інший — від води; молекула кисню, вжита в процесі дихання, віддає один свій атом вуглекислому газу, а інший — воді (рис. 6.32).

Для утворення одиниці сухої маси необхідно затратити 1,83 масової одиниці CO_2 , одночасно при розщепленні води вивільняється 1,32 масової одиниці O_2 . Якщо протягом року 1 га лісу продукує 10 т сухої речо-

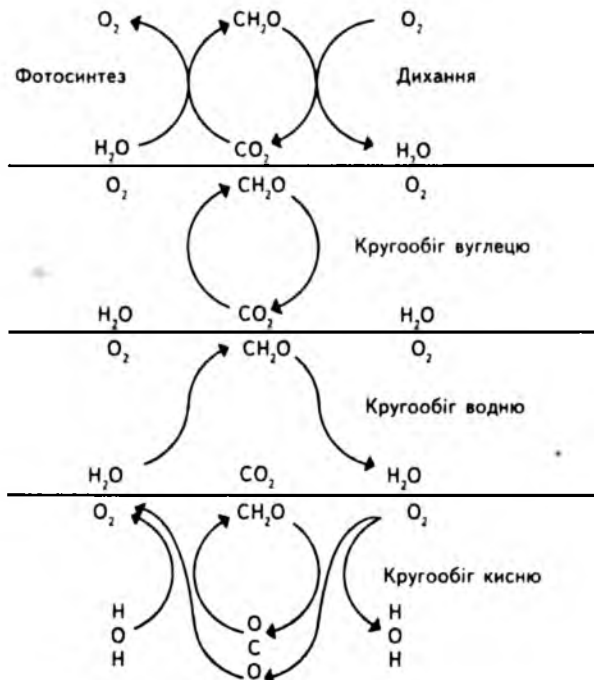


Рис. 6.32. Схема кругообігу вуглецю, водню і кисню в процесах фотосинтезу і дихання.

Стрілками вказані шляхи окремих атомів. В кругообігу кисню наведені структурні формули двоокису вуглецю і води (HOH і OSO відповідно), щоб ясніше показати шляхи окремих атомів кисню.

вини і використовує в процесі фотосинтезу 18,3 т CO_2 , а вивільнює 13,2 т O_2 , то різниця становить 5,1 т вуглецю, тобто, іншими словами, близько 50% продукрованої сухої речовини. В табл.6.7 наведені дані киснепродуктивності різних рослинних угруповань.

Т а б л и ц я 6.7

Кількість нетто-продукції сухої речовини і виділення кисню лісовими формаціями (Молчанов, 1973)

Рослинні формації	Нетто продукції сухої надземної речовини, т/га	O_2 (виділення), т га
Вічнозелений мішаний ліс	20	38
Листяний мішаний ліс	6	8
Сирий вічнозелений ліс	20	26
Сирий листяний мішаний ліс (із опадом листя)	15	20
Вологий листяний мішаний ліс (із опадом листя)	10	13

Позитивна рівновага (баланс) кисню протягом триваліших періодів (за один вегетаційний період, декілька років або століть) спостерігається лише там, де суха речовина утворюється за допомогою ланцюга розпаду, зокрема, при утворенні чи вимиванні гумусу ділового лісу і т.п.

Продуктивність кисневиділення, зрозуміло, визначають не угруповання, а окремі деревні породи, які характеризуються різною ефективністю виробництва кисню. Найбільше виділяють його угруповання дугласії ти-солистої (49 т/га), найменше — сосни звичайної (12 т/га).

У лісовому середовищі виділення кисню в атмосферу відбувається головним чином у ярусі крон, де зосереджена основна маса зеленого листя. В густих дорослих насадженнях зелена маса крон піднята високо над поверхнею землі і у підпологовому просторі дуже обмежена, а у багатьох випадках зовсім відсутня (кленовники, каштанники, дубняки (дуба північного)), що дає підставу стверджувати, що проникнення асимільованого кисню із ярусу крон до поверхні ґрунту незначне. Ю.П.Бяллович (1969) виключає радіалі O_2 із радіалей біогенних продуктів, оскільки O_2 , що перебуває у біогоризонті деревного пологу, в основному атмосферного походження і концентрується якраз у цьому ярусі крон.

В умовах інтенсивної індустріалізації й урбанізації навколишнього середовища, які характеризуються надмірним використанням кисню, виникає необхідність забезпечення балансу споживання і продукування кисню. Тому сьогодні важливо систематизувати ті невеликі розрізнені дані про киснезбагачувальну діяльність рослинних угруповань чи окремих рослин або їх листя — його фотосинтезуючого апарату. Згідно з даними краківського дослідника В.Стажецького, упродовж річної вегетації 1 м² листя виділяє таку кількість кисню: бузок — 1,1 кг; осика — 1,0; граб — 0,9; ясен — 0,89; дуб — 0,85; сосна — 0,81; клен — 0,62; ліщина — 0,59; бук — 0,55; липа дрібнолиста — 0,47; жостір — 0,33 кг.

Виходячи з цих даних, можна розрахувати потенційну киснезбагачувальну здатність 100-річного бука, 800 тис. листків якого мають загальну площу листяної поверхні 1600 м² і виділяють за вегетаційний період 800 кг кисню. Якщо в 100-річному віці на 1 га налічується близько 200 дерев, то річна киснепродуктивність вікової бучини становитиме 160 т.

6.3.2.4. Кругообіг води

Вода бере активну участь у хімічних реакціях фотосинтезу (рис.6.32). Проте більша частина води, яка проходить через біогеоценоз, пов'язана з процесами випаровування, транспірації і випадання. Випаровування і транспірація, — зауважує Р.Ріклефс, — відповідають фотосинтезу в тому відношенні, що процеси ці відбуваються з поглинанням світлової енергії; ця енергія використовується на здійснення роботи, необхідної для того, щоб випарувати воду і підняти її в атмосферу.

У середніх широтах рослини здатні затримувати до 25% води, яка випадає у вигляді опадів. Решта води вбирається ґрунтом або стікає по поверхні. Завдяки випаровуванню частина води повертається в атмосферу (приблизно 52%). Рослини поглинають і транспірують в атмосферу 38% опадів: затримується і йде на створення живої речовини лише 1% атмосферної вологи.

Інтенсивність процесів, які відбуваються в наземних біогеоценозах, значною мірою залежить від особливостей циркуляції вологи в системі “ґрунт–рослина–атмосфера”. Просторовий розподіл у лісовому біогеоценозі двох основних екологічних угруповань рослинності — деревної і трав'яної — визначається головним чином світлом і водою. З точки зору формування основних особливостей біогеоценозів і розподілу типів біогеоценозів на земній поверхні роль вологи, без сумніву, є найважливішим формуючим фактором у межах лісової зони, зрозуміло, якщо розглядати її у всьому екологічному діапазоні — від нестачі вологи до її надлишку.

Слід звернути увагу на ще один суттєвий з екологічної точки зору момент: для підтримки нормальної життєдіяльності наземні рослини дістають із ґрунту дуже велику кількість води, що швидко може призвести до її нестачі, що, в свою чергу, зумовлює різке пригнічення, а деколи й загибель рослин. Тому режим постачання вологою в цілому є контрастніший, ніж, наприклад, режим постачання готовими речовинами чи вуглекислим газом, і роль вологи в сезонних змінах життєдіяльності рослин значно суттєвіша, ніж роль більшості інших факторів.

Ступінь зволоження впливає не лише на найважливіші фізіологічні процеси, які відбуваються в рослинах, але і на процеси в органічній сфері. Водний режим визначає інтенсивність ростових процесів, фотосинтезу, поглинання елементів живлення з ґрунту, процесів обміну тощо. Водночас від вологості ґрунту залежить швидкість утворення і пересування поживних та інших речовин у ґрунті, окислювально-відновних реакцій, направленість ґрунтоутворення та інших процесів, які, в свою чергу, впливають на живі організми.

Проте підрахунок кількості надходження і витрат вологи для конкретного біогеоценозу — це надзвичайно складна справа. Тому для вивчення загального кругообігу води спочатку вивчають водний режим домінантів рослинних угруповань, а також індикаторних видів. Важливе значення має вивчення впливу вологості на життєдіяльність інших компонентів біогеоценозу, особливо мікроорганізмів.

6.3.2.5. Кругообіг азоту

Проходження азоту через біогеоценоз має свої особливості, які значною мірою відрізняються від вуглецевого кругообігу (рис. 6.33). Виділяють чотири такі відмінності кругообігу азоту і вуглецю. По-перше, більшість організмів не можуть асимілювати його із велетенського фонду ($3,85 \cdot 10^{21}$ г N_2), який є в атмосфері. По-друге, азот не бере безпосередньої участі у вивільненні хімічної енергії в процесі дихання: головна його роль полягає в тому, що він входить до складу білків і нуклеїнових кислот, які створюють структуру біологічних систем і регулюють їх функціонування. По-третє, біологічний розклад азотомісних органічних сполук до органічних форм складається з кількох стадій, причому окремі з них можуть здійснюватися лише спеціалізованими бактеріями. По-четверте, більша частина біохімічних перетворень, які беруть участь у розкладі

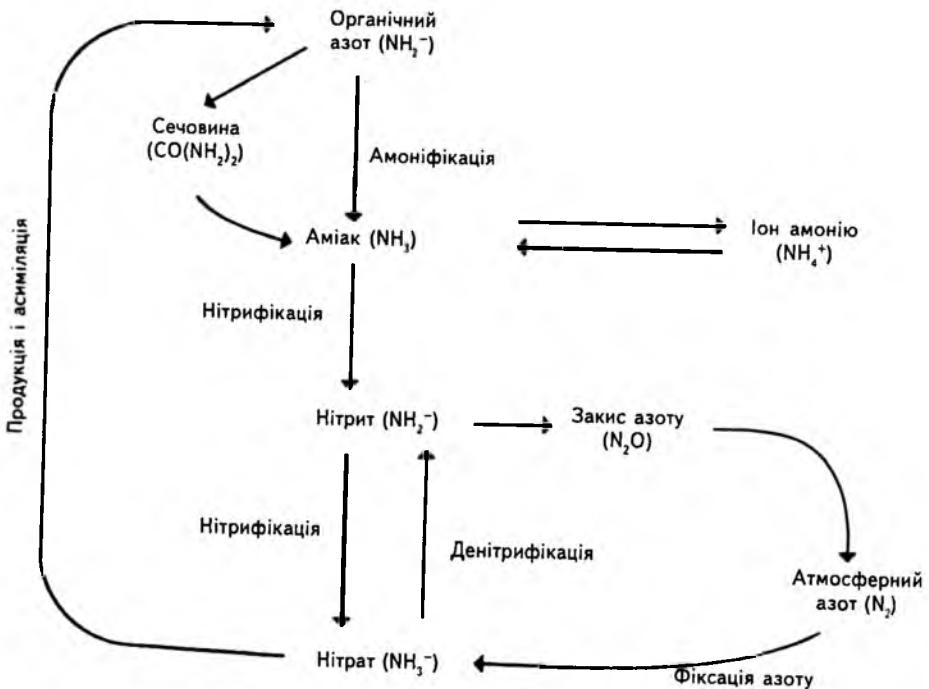


Рис. 6.33. Основні біохімічні етапи кругообігу азоту.

азотовмісних сполук, відбувається в ґрунті, де доступність азоту для рослин полегшується розчинністю його неорганічних форм. Вміст азоту в живих тканинах становить трохи більше 3% його вмісту в активних фондах екосистеми. Решта азоту розподілена між детритом і нітридами ґрунту.

Отже, джерело азоту — це, з одного боку, атмосферне повітря, а з іншого — азот, який міститься у відмерлих рослинах і тваринах. Вільний азот атмосфери можуть використовувати лише окремі організми — фіксатори азоту — бактерії (*Nitrosomonas* і *Nitrobacter*), які живуть у бульбочках на корінні бобових, і деякі синьо-зелені водорості. Білкові речовини трупів завдяки діяльності бактерій поступово перетворюються на амонійні сполуки, а також нітрити і нітрати. Ці речовини і служать основним джерелом азоту для зелених рослин.

Ґрунтові бактерії, які перетворюють аміак на нітрати і нітрити, залежать від джерела кисню, і, якщо в ґрунті спостерігається його дефіцит (наприклад, у випадку затоплення), то вони не можуть функціонувати. В такому разі сполуки, які містять азот, перетворюються іншою групою бактерій на газоподібний азот, який надходить в атмосферу.

У біогеоценозі азот міститься як в надземному блоці (аеротопі), так і в ґрунтовому (едафотопі), а отже, як в біологічній, так і в косній її частинах. На вміст зв'язаних форм азоту в біогеоценозах впливає принесення і відчуження їх під впливом атмосферних, гідрологічних, біотичних і антропогенних факторів. Так, вміст азоту у повітрі, розташованому в межах простору, який займають надземні органи рослин, що входять до складу фітоценозу, коливається від менше 1000 м³ на 1 га (при висоті рослин менше 10 см) до 500–700 тис. м³ на 1 га (при висоті рослин 50–70 см), а деколи і більше, що становить від 1 до 500–700 т/га. В ґрунтах лісових біогеоценозів (шар 0–100 см) міститься така кількість азоту (т/га): підзолисті ґрунти хвойних лісів — 5,7, дерново-підзолисті листяних лісів — 9,7, сірі і темно-сірі ґрунти лісостепу — 12,0. Найбільша кількість азоту міститься в потужних степових чорноземах — 35,8 т/га.

Цікавими є дані про вміст зв'язаного азоту не лише в ґрунті, але й в цілому біогеоценозі. Найбільший його вміст (живі організми рослин, опад, підстилка, ґрунт) змінюється (в кг/га) від 1600 до 23000, зокрема в смерекових лісах (Карелія — 1780–3950, Швеція — 3020–23000, Англія — 7500); в соснових лісах (Швеція — 1600–1890, Англія — 7500); широколистяних лісах (Бельгія — 5200, Англія — 8040). У різних лісах Японії (від бореальних до субтропічних) — 4520–12530, в тропічних лісах — 6070–6925.

У надземних органах рослин у смереच्याках азоту міститься: в Карелії 220–420, в Швеції — 230–770, в Англії — 330; в соснових лісах: Швеції 85–100, Англії — 330; в широколистяних лісах: Бельгії — 330, Англії — 390; в тропічних лісах — 685–1790; в лісах Японії — 400–1050.

У підстилці кількість азоту становить: смереच्याки Карелії — 230–620, Англії — 360; сосняки Англії — 190, широколистяні ліси Бельгії — 670, Англії — 70; тропічні ліси — від 35 до 710, ліси Японії — від 60

(вічнозелений широколистяний субтропічний ліс) до 1220 (бореальний ялицевий ліс).

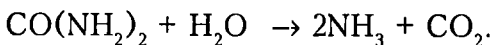
У ґрунті (без підстилки) азоту міститься: в смеречняках Карелії — 1120–3040, Англії — 6600; в тропічному лісі — 4590. В живих організмах рослин звичайно міститься не більше 10% загального вмісту зв'язаного азоту біогеоценозу.

Запас азоту в біогеоценозах частково сформувався за рахунок його вмісту в ґрунтоутворюючій породі, але, без сумніву, більша його кількість нагромадилась у процесі розвитку біогеоценозів. Джерелами його могли бути надходження ззовні внаслідок впливу атмосферних, гідрологічних, біогенних і антропогенних факторів, а також фіксації N_2 прокаріотами.

З атмосферними опадами надходить незначна кількість азоту, деколи всього 1–2 кг/га і не більше 5–10 кг/га. Антропогенні викиди міст та індустриальних центрів збільшують досить часто його вміст до 20 кг/га і більше.

У процесі кругообігу азоту відбувається поетапний розпад органічних сполук, внаслідок чого він переходить у нітратну форму. Найкраща сполука для споживання рослинами — аміак (NH_3), оскільки його перетворення в органічні сполуки вимагає мінімальної хімічної перебудови. Проте токсичність аміаку для рослинних тканин не дає можливості йому бути джерелом азоту, крім того, він легко розчиняється у воді і швидко вимивається з ґрунту. Той аміак, який не вимивається, піддається дії бактерій, котрі добувають енергію шляхом окислення азоту аміаку до нітритів (NO_2^-) і нітратів (NO_3^-). Утворені в ґрунті нітрати швидко асимілюються корінням рослин. Біохімічні перетворення азотовмісних сполук відбуваються кількома шляхами. Найважливіший з них — це амоніфікація і нітрифікація, тобто розпад органічних сполук, далі відбувається процес денітрифікації — відновлення нітратів і нітритів до молекулярного азоту (N_2) і вивільнення його в атмосферу. Паралельно з ним триває процес фіксації — біологічної асиміляції атмосферного повітря. Якщо процес денітрифікації виводить азот із екосистеми, то завдяки процесу фіксації він повертається в її активний кругообіг. Процес фіксації особливо важливий у тих місцезростаннях, де вміст азоту недостатній для нормального росту рослин.

У тваринних організмів виведення надлишків азоту відбувається шляхом відщеплення амінів (NH_2) від органічних сполук і виділення їх у зовнішнє середовище у вигляді аміаку NH_3 або сечовини $CO(NH_2)_2$. До речі, ґрунтові мікроорганізми легко перетворюють сечовину на аміак шляхом гідролізу:



Як зазначено вище, вирішальним етапом кругообігу азоту є нітрифікація, яка забезпечує швидкий перехід нітритів у форми, доступні рослинним організмам. Тому походження едафічних умов (погана аерація ґрунту, нестача вологи, підвищена кислотність тощо) негативно впливає на азотофіксаційні процеси і, таким чином, веде до азотного голодування

рослинних організмів. Один з прикладів такого негативного впливу — це рекреаційна дигресія едафотопу лісових біогеоценозів.

Азотне голодування рослин може статися і у випадку, коли в органічному детриті виявиться невеликий порівняно з вуглецем вміст азоту. Тоді бактерії використовують весь азот, який мав би піти на побудову власних клітин рослин.

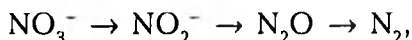
Співвідношення вуглецю і азоту (C/N) у детриті значно впливає на швидкість розкладу його бактеріями (табл. 6.8). Листя шовковиці, наприклад, де відношення вуглецю до азоту є порівняно невеликим (C/N = 25), розкладається швидко завдяки багатству мікрофлори бактерій. Хвої ладанної сосни, де це відношення майже вдвічі більше (C/N = 43), розкладається повільно через збіднену мікрофлору. Проміжне місце в цьому ряду займає дуб білий.

Таблиця 6.8

Середня втрата маси, відношення C/N і мікрофлора для розкладу листя чотирьох видів у лісовій підстилці (штат Теннесі) 3 листопада 1960 р. по листопад 1966 р.

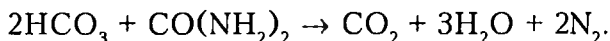
Вид	Втрати маси, %	Відношення C/N	Колонії бактерій, млн/га сухої маси	Колонії грибів, тис/га сухої маси	Бактерії Гриби
Червона шовковиця	90	25	698	2650	264
Черція	70	26	286	1870	148
Білий дуб	55	34	32	1880	17
Ладанна сосна	40	43	15	360	4

Денітрифікація, в процесі якої нітрати перетворюються в азот, відбувається у декілька етапів:



причому на кожному з них виділяється азот. “Бактерія *Pseudomonas*, — пише Р.Ріклефс, — добуває за допомогою цього процесу необхідний для дихання кисень при відсутності його в ґрунті” (1979).

У процесі денітрифікації виділяється закис азоту (N_2O) і молекулярний азот (N_2), які поповнюють його вміст в атмосфері, виводячи тим самим із фондів активного азоту. В кислих ґрунтах процес вивільнення азоту відбувається не з участю бактерій, а як реакція між азотною кислотою і сечовиною:



Не менш важливим з енергетичної точки зору є процес фіксації азоту. Завдяки хімічній енергії, зосередженій в молекулі глюкози ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$), деякі синьо-зелені водорості та бактерії *Azotobacter* можуть асимілювати 8 атомів азоту. Цей біохімічний механізм взаємодії вигідний як одній, так і іншій стороні: рослина постачає бактерію глюкозою, бактерія ж асимілює із газоподібної фази ґрунту азот, роблячи його доступним для рослин.

Бобові та представники деяких родів інших судинних рослин, таких, як вільха, гінкго, лох, араукарія, фіксують азот лише за допомогою бактерій-симбіонтів.

Біологічна фіксація молекулярного азоту вільнорухомими і симбіотичними мікроорганізмами відбувається як в автотрофному, так і в гетеротрофному блоках екосистеми. Отже, в природних біогеоценозах головна роль у постачанні рослин азотом належить, крім бобових, олігонітрофільним організмам-азотофіксаторам, внаслідок розкладу яких збільшується вміст білкових речовин у ґрунті. Вони також створюють перепону міграції у ґрунті вільних форм азотистих сполук, біологічно закріплюючи їх у своєму тілі.

Збільшення родючості земель безпосередньо пов'язане з необхідністю фіксації в ґрунті азоту. Наприклад, у США кількість азоту, яка надходить до ґрунту, така (млн т/рік):

З органічними добривами	2,57
З мінеральними добривами	0,48
З дощами (нітрати) (газ, повітря та аміак)	3,57
У процесі фіксації:	
вільнорухомими бактеріями	4,37
симбіотичними бактеріями	5,46

Ці дані свідчать про грандіозну роботу, яку виконують мікроорганізми для підвищення родючості земель.

Надмірне використання азотних добрив у сільському господарстві сприяє забрудненню нітратами та нітритами як води, так і рослинних продуктів харчування. Особливо високий рівень нагромадження цих токсикантів у рослинах закритого ґрунту, де має місце неконтрольоване внесення добрив у ґрунт.

За даними ВООЗ, за останні 50 років зареєстровано більше 2000 випадків харчового отруєння нітратами у дітей, із них 160 закінчилися летально. Особливо небезпечним це отруєння є для вагітних жінок та дітей раннього віку з їх незрілою системою детоксикації.

6.3.2.6. Кругообіг фосфору

Фосфор належить до головних органогенних елементів, який живі організми вживають у достатньо великій кількості (приблизно 0.1 необхідної кількості азоту). Він входить до складу нуклеїнових кислот, складних білків, клітинних мембран, кісткової тканини і дентину, є основою біоенергетичних процесів.

У наземних біогеоценозах відбувається активний кругообіг фосфору в системі ґрунт → рослина → тварина → ґрунт. Рослини асимілюють фосфор у вигляді фосфат-іона (PO_4^{3-}) безпосередньо із ґрунту і води. Утворені лишки органічного фосфору, одержаного з їжею, виносяться з організму із сечовиною у вигляді фосфатів. Одночасно деякі групи бактерій перетворюють наявний у детриті фосфор у фосфат. Як бачи-

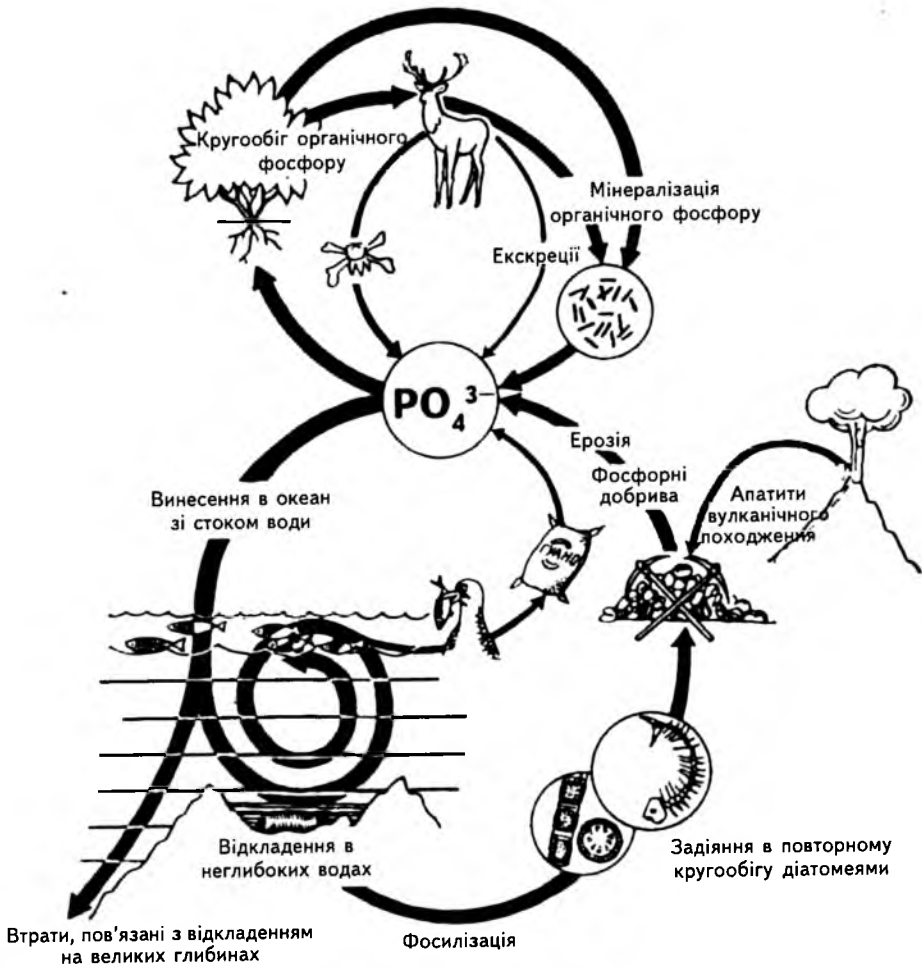


Рис. 6.34. Кругообіг фосфору у біосфері.

мо, в кругообігу фосфору в біогеоценозі беруть участь лише ґрунт і вода (рис.6.34).

У зв'язку з тим що мінеральні сполуки фосфору розчиняються дуже швидко, а тому майже недоступні рослинам, останні використовують легкодоступні форми фосфору, які утворюються із органічних решток рослин і тварин. На доступність фосфору для рослин впливає чимало факторів середовища. Наприклад, у лужному середовищі фосфат-іони легко з'єднуються з натрієм або кальцієм, утворюючи нерозчинні сполуки. У кислому ж середовищі фосфат перетворюється в добре розчинну фосфорну кислоту.

При проміжних рівнях кислотності фосфат-іон утворює сполуки, які відрізняються проміжною розчинністю, як це наведено нижче:

Підвищення кислотності

Іонна форма	$\text{PO}_4^{3-} \rightarrow$	$\text{HPO}_4^{2-} \rightarrow$	$\text{H}_2\text{PO}_4^- \rightarrow$	H_3PO_4
Сіль	Na_3PO_4	CaHPO_4	NaH_2PO_4	-
Розчинність	злегка розчинна	нерозчинна	розчинна	дуже добре розчинна

У сільськогосподарській практиці надто кислі ґрунти нейтралізують додаючи вапно (CaCO_3), щоб підвищити доступність фосфору для рослин. У процесі розкладання трупів тварин, які при житті асимілювали рослинний фосфор бактеріями, фосфати повертаються в ґрунт і знову використовуються рослинами.

6.3.2.7. Кругообіг сірки

Традиційні моделі кругообігу сірки свідчать, що близько 50% сірки з'являється в атмосфері за рахунок її біологічних перетворень наземними і водними екосистемами. Вважається, що внаслідок мікробіологічних процесів у цих природних екосистемах сірка вивітрюється у вигляді сірководню. Основні ланки класичного кругообігу сірки зображено на рис. 6.35.

Відомо, що мікроорганізми продукують сірководень в основному двома шляхами: відновленням сульфатів і розкладом органічної речо-

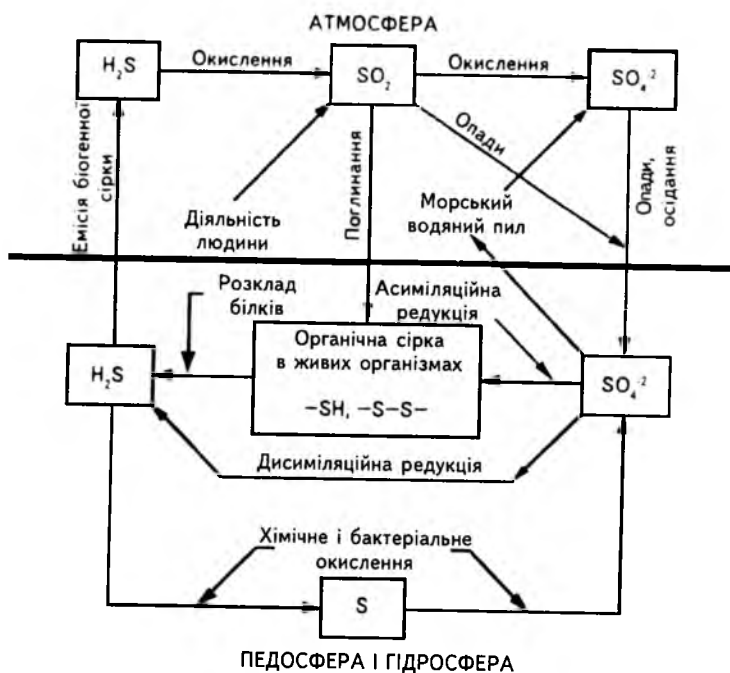


Рис. 6.35. Найбільш відомі сполуки сірки і шляхи її переносу в атмосфері та біоті.

вини. *Desulfovibrio* і близькі їй бактерії — відновлювачі сульфатів — частково заселяють болота та погано дренажовані землі. Вони й використовують сульфати як кінцевий акцептор (приймач) електронів. Друга група мікроорганізмів надзвичайно численна і різноманітна, включає аероби, анаероби, термофіли, психрофіли та гриби-актиноміцети, бактерії, які розкладають органічні сполуки і вивільнюють сірководень.

Рослини поглинають сірку у вигляді розчину сульфатів, включаючи її в білки. Подальший розклад тварин і рослин і виділення тварин призводить до вивільнення сірчастого газу і повернення сульфатів у ґрунт або воду. У кругообігу сірки головну роль, як зазначено вище, відіграють два види спеціалізованих бактерій, один із яких перетворює певну частину сірководню в сульфати, а інший вивільнює сірководень із сульфатів.

На біогеоценози, особливо лісові, все більше впливає промислове забруднене повітря. Як свідчать спостереження за ростом сосен, які ростуть неподалік Новояворівського сірчаного комбінату поблизу Львова, на початку виплавлення сірки його викиди (в основному SO_2) навіть сприяли швидшому росту молодих дерев, а згодом — через 10–15 років — з'явилися ознаки сповільнення росту і дефоліації крон.

Дослідники звернули увагу, що SO_2 впливає на рослини, зокрема на процес фотосинтезу, більше, ніж будь-який інший забруднювач повітря. Історія цих досліджень сягає 1937 р., коли було повідомлено, що короткотривала фумігація високими концентраціями SO_2 зумовлює серйозне зменшення швидкості фотосинтезу люцерни. В процесі зменшення швидкості фотосинтезу люцерни пороговою виявилася доза 655 мкг/м^3 . Польські екологи Т.Літинський і Г.Юрковська повідомляють, що ознаки отруєння рослин сіркою спостерігаються при вмісті SO_2 в повітрі $0,5 \text{ мг/м}^3$.

6.3.2.8. Кругообіг кальцію, калію, натрію і магнію

Калій, кальцій, натрій і магній не зв'язані з органічними сполуками хімічно, хоча вони містяться у великих кількостях у клітинних і позаклітинних рідинах у вигляді заряджених іонів, які називають *катіонами*. Кругообіг катіонів у біогеоценозах слабо пов'язаний із асиміляцією і вивільненням енергії, але відіграє важливу роль у функціонуванні рослин.

Розглянемо кругообіг катіонів в лісовому біогеоценозі, який являє собою відкриту систему (рис.6.36) з її можливостями вільно обмінюватися мінеральними речовинами з іншими частинами середовища. Мінеральні речовини надходять у систему із атмосферними опадами, приносяться вітром у вигляді пилу і органічних решток, а також вносяться в неї внаслідок вивітрювання підстилаючої материнської породи.

В США (експериментальний ліс Хаббард-Брук, штат Нью-Гемпшир) катіонні бюджети вираховували для всього водозбірного басейну на підставі вмісту відповідних мінеральних речовин у атмосферних опадах і воді (рис.6.37). Виявилось, що чистий приріст був відзначений лише

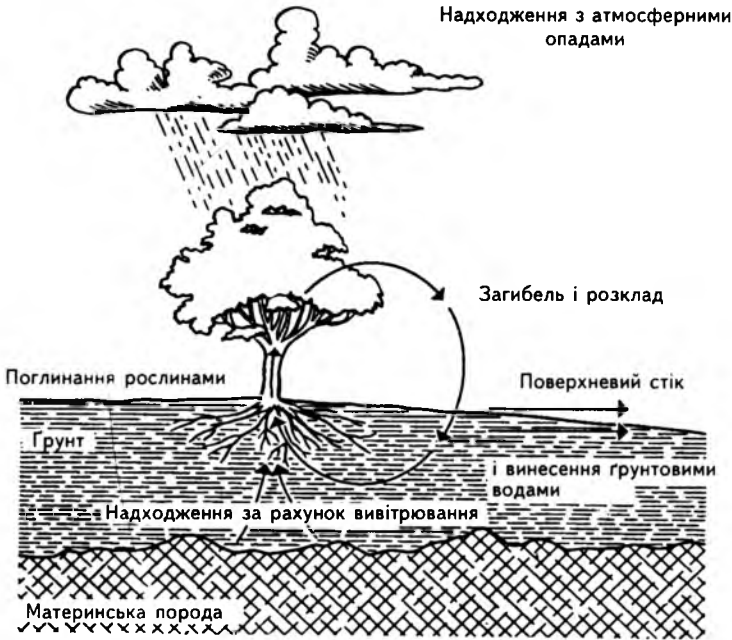


Рис. 6.36. Загальна схема кругообігу катіонів у наземній екосистемі. Якщо система перебуває в стаціонарному стані, то втрати катіонів внаслідок поверхневого стоку і просочування в ґрунтові води врівноважується надходженням їх з атмосферними опадами внаслідок вивітрювання материнської породи.

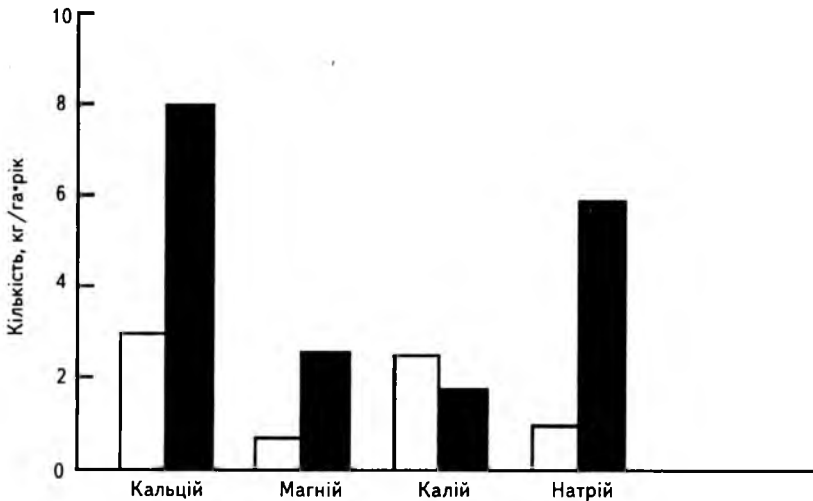


Рис. 6.37. Катіонні бюджети експериментального лісу Хаббард-Брук (штат Нью-Гемпшир) протягом 1963–1964 рр.

Білі стовпці — надходження, чорні — винесення.

для калію. Найбільше винесення із біогеоценозу зафіксоване для кальцію та натрію.

Кругообіг кальцію. Багато материнських порід містять кальцій, який у розчиненому вигляді надходить до рослин за допомогою коріння. Тварини його одержують під час водопою чи їди, згодом кальцій повертається до ґрунту при розкладі мертвих організмів. Кальцій входить до складу скелетів і раковин у вигляді карбонату кальцію. Після смерті тварин раковини (панцирі) нагромаджуються на дні ставків, озер і морів і врешті-решт перетворюються на материнську породу. Далі поверхневі та ґрунтові води розчиняють сполуки кальцію в материнській породі, і цикл повторюється. Вивільнення кальцію із материнської породи тісно пов'язане із вивільненням вуглецю, оскільки кальцій звичайно трапляється у вигляді карбонату кальцію. На рис. 6.38 зображено кругообіг кальцію в сосновому лісі.

Кругообіг калію. Початок біологічного кругообігу калію дають рослинні організми, які беруть участь у процесах фотосинтезу. Калій впливає на обмін вуглеводів азотистих і фосфорних сполук, значною мірою визначає осмотичний тиск клітин. Калій концентрується в плодах і насінні,

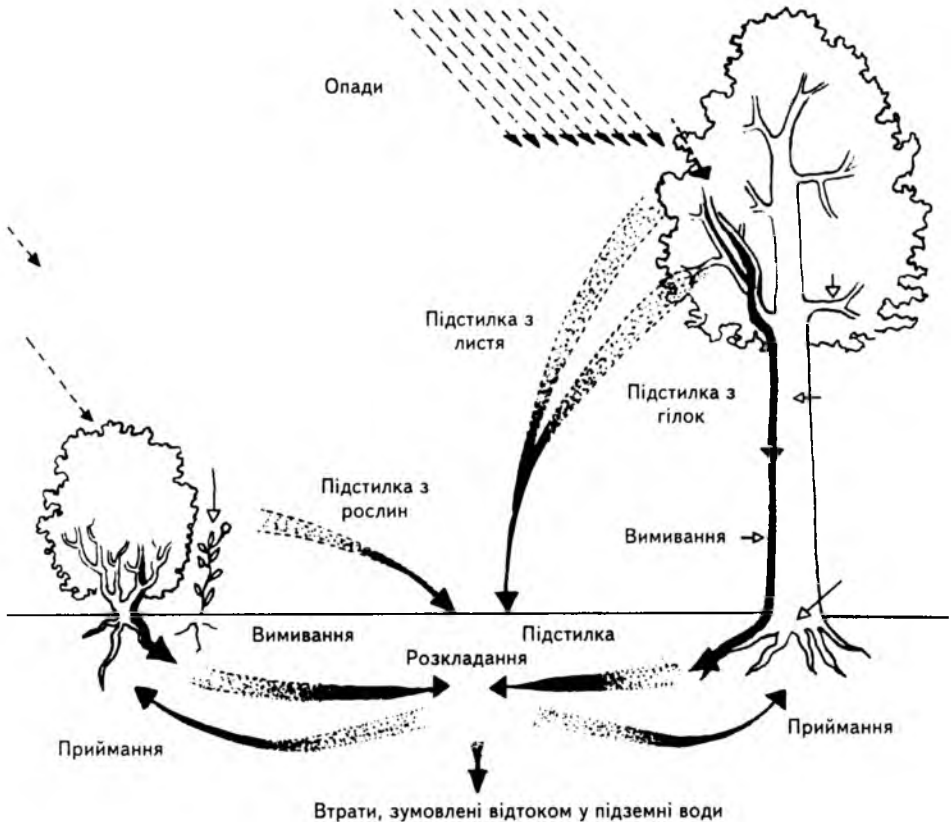


Рис. 6.38. Кругообіг кальцію у сосновому лісі.

в тканинах і органах рослин, які інтенсивно ростуть. У зв'язку з тим що калій міститься в живих організмах в іонній формі і майже не утворює сполук з органічними речовинами, його біогенна міграція дуже велика. В процесі відмирання організмів ці елементи швидко повертаються в середовище, знову активно втягуються в кругообіг біогеоценозу.

Кругообіг магнію. Магній є одним з найпоширеніших елементів в організмах рослин і тварин. У землі магній присутній головним чином у мінералах, таких, як олівін, авгіт, біотин, серпентин, тальк, доломіт, магnezит та ін. Певна кількість магнію налічується в живих організмах та органічних рештках рослин і тварин. Кількість цього елемента в органічній матерії є невелика і здебільшого не перевищує 1% загальної кількості ґрунтового магнію.

Рослини одержують магній у формі іона Mg^{2+} . Кількість взятого магнію залежить від віку і частини рослини. Питома вага магнію в рослинах найчастіше коливається у межах 0,1–1,0% MgO у сухій масі, деколи ж буває нижчою або вищою. Відносно невелика кількість магнію міститься в зернових, а частина — в просапних (буряки) і бобових.

Кореневою системою магній надходить до рослини і переміщується до надземної її частини. В разі нормального забезпечення рослин магнієм його переміщення від старого до молодого листя невелике. Коли ж у ґрунті не вистачає магнію, відбувається його помітний перехід із старих листків до молодих. Тому магнієвий мінімум найчастіше трапляється в старому листі. Рухомість магнію значно вища, ніж кальцію. В період формування насіння частина магнію переміщується з вегетативних до генеративних органів і там нагромаджується, про що свідчить приклад насіння зернових, в яких магнію у 2–3 рази більше, ніж у стеблі (табл.6.9).

Таблиця 6.9

Середній вміст азоту, фосфору, калію, кальцію і магнію в найважливіших сільськогосподарських рослинах

Рослина		Вміст, % сухої маси				
		N	P_2O_5	K_2O	CaO	MgO
Жито	Зерно, солома	1,56	0,89	0,72	0,10	0,19
		0,53	0,19	1,25	0,29	0,12
Пшениця	Зерно, солома	2,03	0,88	0,53	0,06	0,21
		0,68	0,24	1,42	0,38	0,16
Ячмінь	Зерно, солома	1,81	0,91	0,66	0,09	0,23
		0,65	0,27	2,05	0,72	0,21
Овес	Зерно, солома	1,74	0,85	0,60	0,14	0,25
		0,78	0,34	2,75	0,67	0,20
Картопля	Бульба, картоплиння	1,37	0,56	3,13	0,10	0,22
		2,53	0,39	4,29	3,17	0,59
Буряк цукровий	Коренеплоди, гичка	1,90	0,62	0,95	0,55	0,41
		3,30	0,72	5,98	2,18	1,09
Ріпак	Корішня, солома	3,30	1,67	1,02	0,55	0,44
		0,68	0,30	2,04	2,33	0,22
Колюшина	Сіно	2,45	0,57	1,52	1,95	0,41
Люцерна	Сіно	2,76	0,65	2,99	1,89	0,36
Сіно лучне		1,89	0,61	2,29	1,00	0,34

Магній у рослинних організмах присутній у формі іонів, утворюючи окисли та солі (наприклад, солі щавелевої, яблучної, лимонної, пектинової, хітинової кислот). Він пов'язаний з хлорофілом, який містить 4,5% MgO. Значна роль належить магнію в синтезі білків і жирів. Встановлений взаємозв'язок між забезпеченістю магнієм і всмоктуванням та переміщенням фосфору в рослині.

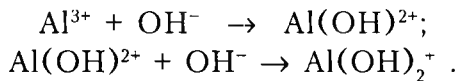
Магній бере активну участь у життєдіяльності тваринних організмів. Він присутній як в хлорофілових зернах рослин, так і в червоних кров'яних тільцях тварин. Таким чином, після смерті рослинних і тваринних організмів присутній в них магній за допомогою мікроорганізмів переводиться з детриту в доступну рослинам іонну форму.

6.3.2.9. Кругообіг алюмінію

Алюміній — один із найпоширеніших елементів земної кори — перебуває в ґрунтах у складі первинних і вторинних мінералів у формі орґано-мінеральних комплексів і в поглиненому стані (в кислих ґрунтах). Його вміст у верхніх шарах ґрунту коливається в межах 1–8% Al, а в окремих випадках значно більший.

У процесі руйнування первинних і вторинних мінералів, які містять алюміній, вивільняються його гідрооксид, значна частина якого в ході вивітрювання залишається (як малорухома) і лише частково переходить у розчин у вигляді золю. При слаболужній реакції гідрооксид алюмінію повністю випадає у вигляді колоїдних осадів — гелів ($\text{Al}_2\text{O}_3 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), які переходять при кристалізації у вторинні мінерали — гіббсит ($\text{Al}_2\text{O}_3 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$) і беміт ($\text{Al}_2\text{O}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$).

У кислому середовищі ($\text{pH} < 5$) гідрооксид алюмінію стає рухомих і алюміній появляється у ґрунтовому розчині у вигляді іонів $\text{Al}(\text{OH})_2^+$:



В умовах подальшого зростання рН утворюється гідрооксид алюмінію $\text{Al}(\text{OH})_3 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$.

Водорозчинний і колоїдний гідроксид алюмінію, взаємодіючи з орґанічними кислотами, утворює рухомі комплексні сполуки, які можуть переміщуватися профілем ґрунту.

Вміст алюмінію в ґрунті залежить від складу материнської породи, а також стану орґанічної матерії: чим більше орґанічної субстанції, тим менше алюмінію у ґрунтовому розчині. Тому й вважають, що на вміст алюмінію в ґрунті значною мірою впливають мікроорґанізми. Наявність таких мікробіологічних процесів, як нітрофікація чи окислювання сірки, які зумовлюють зниження рН ґрунту, можуть збільшити в ньому вміст твердої форми алюмінію.

Вміст алюмінію в рослинах найчастіше коливається (табл.6.10) в межах від кількох десятків до 200, іноді до 500 ppm. Гідрофільні росли-

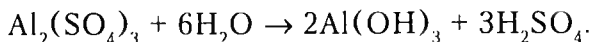
ни збирають його більше, ніж ксерофільні. Окремі види нагромаджують цього елемента близько 1,5%, а листя чаю — 2% сухої маси.

Т а б л и ц я 6.10

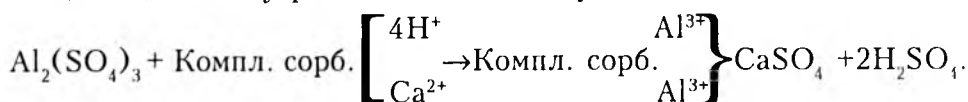
Вміст алюмінію в деяких сільськогосподарських рослинах

Рослина	Al, % сухої маси
Червона конюшина, сіно	68
Люцерна, сіно	257
Овес, зерно	12
Овес, солома	57
Ячмінь, зерно	12
Ячмінь, солома	157
Жито, зерно	37
Жито, солома	124
Пшениця, зерно	17
Пшениця, солома	43
Картопля, картоплиння	980
Картопля, бульби	127
Цукровий буряк, гичка	410
Цукровий буряк, коренеплоди	104
Кукурудза, зелень	170
Кукурудза, зерно	17

На всмоктування алюмінію рослинами впливають передусім ті чинники, які відповідають за його доступність для рослин. Алюміній не належить до елементів, які вкрай необхідні рослинам. Проте відомі численні факти позитивного впливу його сполук на врожайність окремих сільськогосподарських культур. Наприклад, передпосівне намочування зерна пшениці розчином $Al_2(SO_4)_3$ в умовах посушливого літа підвищувало її урожайність. У квітникарстві цей розчин використовують для вирощування кальцієфобних рослин, таких, як азалія, з метою підкислення ґрунту. В присутності цієї солі утворюється сірчана кислота:



Алюміній, який входить до сорбційного комплексу, витісняє з нього іони H^+ , завдяки чому рН ще більше знижується:



В практиці часто стикаємося з фактами негативного впливу алюмінію на рослини. Наприклад, трапляються випадки отруєння рослин алюмінієм в умовах кислих ґрунтів. У рослин, які дуже вразливі до цього елемента, його шкідливий вплив може проявитися вже при вмісті понад 1 ppm в ґрунтовому розчині. До таких видів належать: буряк, салат, гірчиця, ячмінь, льон, пшениця, огірки. Середньовразливими є горох, картопля, овес; маловразливими є люпин, ріпа. В цілому шкідливість алюмінію для рослин проявляється в стадії сходів, пізніше цей вплив не є таким відчутним.

Наслідками отруєння рослин алюмінієм є сповільнення поділу клітин, пошкодження всмоктуючих закінчень коріння. Алюміній негативно впливає на утворення генеративних органів. Сильні дози алюмінію призводять до сповільнення процесів дихання і синтезу ДНК, активності деяких ферментів, обмежують всмоктування ряду поживних елементів. Його дія на фізіологічні і біохімічні процеси, зрозуміло, негативно впливає на врожайність багатьох культур та якість плодів і насіння.

Алюміній прямо чи опосередковано погіршує поглинання рослинами інших поживних елементів, зокрема, фосфору, кальцію, калію, магнію і міді. Негативно впливаючи на розвиток кореневих систем рослин, він перешкоджає поглинанню не лише поживних речовин, але й води. Токсичним є алюміній і для людини. Його біологічна активність проявляється у витісненні з ряду ферментів магнію, кальцію, натрію, заліза. Алюміній здатний порушувати метаболічні процеси, зокрема гальмувати синтез гемоглобіну, порушувати функцію центральної нервової системи.

Зниженню токсичності алюмінію сприяє внесення в ґрунт органічних, а також фосфорних добрив.

6.3.2.10. Кругообіг мікроелементів

У попередніх розділах описана роль мікроелементів — азоту, сірки, калію, кальцію і магнію — у функціонуванні біогеоценозів і, зокрема, життєдіяльності рослинних і тваринних організмів, а також фрагментарно розкриті кругообіги цих елементів в екосистемах.

В 60-х роках минулого століття німецькі вчені Я.Захс і В.Кноп внаслідок досліджень з використанням водних культур з'ясували, що для нормального розвитку рослин, крім С, О і Н, необхідні ще N, S, P, K, Ca, Mg і Fe (класична “десятка” Захса і Кнопа). Водночас було взято до уваги, що такі елементи, як Cu, Mn, Zn, As і B, є токсичними і шкідливими для рослинних організмів. Погляд на цю групу елементів змінився лише в 20-х роках нашого століття, коли стало відомо, що кожний із цих “токсичних” елементів необхідний у невеликих кількостях рослинним і тваринним організмам. Ці мікроелементи назвали стимуляторами, мінеральними ферментами, або ж каталізаторами. До них належать: Fe, Mn, Cu, Mo, Zn, B, Cl, а також інші елементи — Na, Si, Co, Wd, I, Se, Al, Pl, F, Cd, Hg, Br, Cr, As, Ni, Sr.

Польські екологи Т.Літинський і Г.Юрковська у своїй фундаментальній праці “Життєвість ґрунту і життєдіяльність рослини” (1982) довели, що практично всі мікроелементи включені в кругообіг біогеоценозів і мають суттєве значення для розвитку рослин і тварин. Людина, в організмі якої присутні всі ці мікроелементи, також включена у ці кругообіги.

Кругообіг заліза. Хоча залізо Захсом і Кнопом було занесено до десятки найважливіших, потреби рослин у цьому елементі є невеликі, і тому його вважають мікроелементом. Загальна кількість заліза в ґрунті може коливатися в межах 0,002-10%, в середньому становить близько 2%.

Рослини використовують залізо у формі іонів Fe^{2+} і Fe^{3+} , а також *хелатів* (хелат — стійкий осад, утворений металом разом з метаболітом). Наприклад, сільськогосподарські рослини вживають заліза від 2 до 2500 г/га. Одночасно вони виділяють в ґрунт хелатори (наприклад, органічні кислоти), які зв'язують у ньому залізо, утворюючи хелати.

На засвоєння заліза рослинами впливає багато чинників, зокрема, кислотність ґрунту, концентрація деяких катіонів, які сильно погіршують всмоктуваність заліза (наприклад, мідь, висока концентрація якої часто пов'язана з використанням мідного купоросу для захисту рослин). Доброму всмоктуванню заліза перешкоджає концентрація важких металів — Ni, Mo, Zn, Co, V.

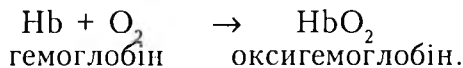
Залізо бере участь у важливих фізіологічних процесах рослин. Нестача заліза призводить до зменшення кількості хлорофілу. Типовим виявом нестачі цього елемента є поява хлорозу молодого листя, яке стає ясно-зеленим, жовтуватим або навіть повністю білим. Старе листя може залишатися зеленим, а згодом теж змінює забарвлення, або ж зеленими на листковій пластинці залишаються лише прожилки.

Явище хлорозу навело дослідників на думку, що саме залізо є одним з творців хлорофілу. Однак виявилось, що тим чинником є магній, а залізо допомагає лише синтезу магнезопрофірину — складової хлорофілових зерен. Впливаючи позитивно на синтез хлорофілу, залізо опосередковано бере участь у процесі фотосинтезу. Вже в 1843 р. Овене і Галс відкрили, що за допомогою заліза можна лікувати хлороз рослин, а через рік Гріс встановив, що цей елемент просто необхідний рослині. Схильність рослин до хлорозу, зумовлена нестачею заліза, є неоднаковою для різних видів. Особливо часто це явище спостерігається в азалії, рододендронів, клена ясенелистого, бобових, а також в кукурудзи і помідорів.

В окремих випадках, коли в ґрунті концентрується велика кількість Fe^{2+} , рослини можуть проявляти ознаки отруєння. Наприклад, на землях рисових плантацій, а також на землях з високим рівнем засвоюваності заліза на листках появляються бронзові плями, а згодом усі вони стають бронзовими.

Залізо є поживним мікроелементом не лише для рослин, але й для людей і тварин. Більша половина заліза тваринного організму знаходиться в гемоглобіні — червоному барвнику крові. Цей елемент присутній у білках, таких, як міоглобін, трансферин, ферритин та інші, а також у деяких ферментах (каталази, пероксидази, цитохром).

Гемоглобін відіграє важливу роль в організмі тварин, переносячи кисень в тканини:



Під час переходу гемоглобіну в оксигемоглобін залізо переходить у форму іона Fe^{2+} . Оксигемоглобін є нетривкою сполукою і швидко звільнює кисень. Значно краще зв'язується з гемоглобіном вуглекислий газ, утворюючи вуглекислогемоглобін. Шкідливість вуглекислого газу

полягає в тому, що він перешкоджає перенесенню кисню через гемоглобін. У випадку, коли в організмі зв'язані 50–80% гемоглобіну з вуглекислим газом, настає смерть внаслідок задухи. Отже, відпрацьовані гази автомобілів шкідливі і небезпечні для життя людей.

Нестача заліза в процесі утворення гемоглобіну, в свою чергу, призводить до анемії — недокрів'я. Справа в тому, що тварини, поїдаючи рослинну їжу, використовують лише декілька відсотків заліза, яке там знаходиться.

Для забезпечення потреб свійської худоби в залізі необхідно, щоб його кількість в сіні становила в середньому 100 ppm. Фактично цей показник буває значно вищим, наприклад, для червоної конюшини він коливається в межах 157–608 ppm у сухій масі.

Кругообіг марганцю. Марганець є незамінним поживним мікроелементом як для рослин, так і для тварин. Первинним джерелом надходження марганцю в ґрунт є вивітрювання мінералів і їх часткове накопичення в едафотоні біогеоценозів. У сільськогосподарські землі він потрапляє разом з перегноєм. Втрати марганцю часто пов'язані з опадами, які його вимивають, головним чином із кислих ґрунтів, де він виступає в розчинній двовалентній формі. В помірній зоні атмосферні опади вимивають протягом року близько 250 г/га марганцю. За такий же період із сільськогосподарських земель разом із врожаєм його виноситься 100–200 г/га.

Рослини вживають двовалентний марганець з його розчинних солей. Кількість марганцю, яку засвоюють рослини, коливається в межах 200–1500 г/га залежно від виду рослин, доступності, а також різних чинників, які впливають на його всмоктування корінням. Найбільше марганцю серед сільськогосподарських культур забирають з ґрунту конопля і буряк (табл.6.11).

Таблиця 6.11

Кількість деяких мікроелементів, накопичених сільськогосподарськими рослинами, г/га

Рослина	Врожай, г/га	B	Cu	Mn	Mo	Zn
Жито, зерно і солома	3	60	50	300	5	200
Пшениця, зерно і солома	3	70	60	300	5	200
Картопля, бульба і картоплиння	30	70	50	350	5	350
Буряки, коренеплоди і гичка	40	400	100	700	15	500
Ріпак, насіння і солома	2,5	110	60	300	7	300
Кукурудза, зерно і солома	6	100	70	320	6	350
Люпин, насіння і солома	2	70	30	250	5	350
Льон, солома і насіння	5,6	80	40	200	6	300
Конопля, солома і насіння	10	120	60	1000	8	400
Коношина червона, сіно	10	250	80	350	8	300
Сіно лучне	9	80	50	350	12	300

Вміст марганцю в рослинах переважно становить декілька десятків ppm в сухій масі (пшениця — зерно — у 34,4, солома — 25,4; жито — зер-

но — 45,1, солома — 32,1; буряк цукровий — в корені — 22,0, в гичці — 426; люпин — в насінні — 143,1; конюшина — сіно — 52,5).

Потреба рослин у марганці зумовлена різними його функціями в метаболізмі рослин, зокрема, таких важливих, як інтенсифікація процесу фотосинтезу та дихання рослин. Нестача марганцю призводить до різних хвороб рослин (сіра плямистість вівса, хлорози).

Марганець необхідний також для життєдіяльності організмів людей і тварин. Встановлено, наприклад, що марганець потрібний ссавцям і птахам для розвитку кісток, репродукційних процесів; нестача цього складника зумовлює послаблення росту, порушує координацію рухів, а також розроджуваність.

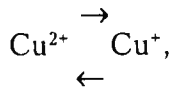
Кругообіг міді. Загальна кількість міді у верхніх шарах ґрунту коливається у межах 1–180 ppm, а найчастіше становить 5–50 ppm. У випадку постійного використання фунгіцидів кількість її може зростати до 1000 ppm. У ґрунтах, забруднених промисловими викидами, цей показник сягає навіть 5000 ppm.

Первинним джерелом міді в ґрунті є деякі мінерали (Cu_2S , CuFeS_2 , Cu_2O , $\text{CuCO}_3 \cdot \text{Cu}(\text{OH})_2$). Вміст міді в ґрунті значною мірою залежить від її наявності в материнській породі. Рослини споживають мідь у формі іонів Cu^{2+} або ж у вигляді хелатів.

Кількість міді, яку вбирають рослини, залежить від виду, можливостей материнської породи, а також різних чинників, які впливають на її засвоєння рослинним організмом. Вона є невеликою і становить 20–100 г/га, у виняткових випадках може сягати 200 г/га. Більшу кількість (понад 100 г/га) вбирають такі культури, як помідори, морква, шпинат, буряки.

Мідь може надходити до рослин не лише через коріння, але й через листя, тому при нестачі цього елемента в ґрунті використовують обприскування рослин розчинами солей міді.

Нагромадження міді в рослинах є порівняно з іншими мікроелементами невеликим: 2–20 ppm, зрідка 1–70 ppm Cu в сухій масі. Мідь виконує в рослинах важливу фізіологічну функцію і є необхідним елементом для їх розвитку, що передусім пов'язане зі здатністю зміни ступеня окислення:



а також зі здатністю утворення тривалих комплексних сполук з різними органічними зв'язками.

Нестача міді зумовлює різні хвороби рослин, зокрема хлорози. В цитрусових спостерігається хвороба листя, збудником якої помилково вважали патогенні гриби. Обробка листя бордоською рідиною рятувала дерева, оскільки через листя мідь проникала в рослину.

Надлишок міді також шкідливий, як і його нестача. Отруєння рослин трапляється в місцях постійної фумігації для потреб захисту рослин. Це особливо стосується кислих ґрунтів, де надлишок міді негатив-

но впливає на врожайність рослин. Якщо міді в рослинах є забагато, то це шкідливо і для тварин, особливо овець, які отруюються навіть при малих дозах цього елемента в рослинах (10–20 ppm Cu в сухій масі). Самі ж рослини на землях з високим вмістом міді можуть нагромадити до 1000 ppm Cu і більше у сухій масі без будь-яких ознак отруєння. До речі, середня фонові концентрація міді в листях лісових дерев становить 128,0 ppm, а порогові коливання < 10–3000.

Тварини одержують мідь із рослинною їжею, вона входить до складу багатьох органічних сполук людини і тварин, зокрема ферментів катехолази, цитохромової оксидази, урикази і білків — еритрокупреїну в еритроцитах, гепатокупреїну в печінці, цереброкупреїну в мозку ссавців. У ссавців найбільше міді виявлено у печінці, мозку, нирках і серці.

Нестача міді у тваринних організмах часто призводить до недокрив'я, деформації кісток, зумовлює “хворобу лизання”, коли хворі тварини мають нахил до лизання оточуючих їх предметів. Тому рекомендують на пасовищах разом з азотними добривами вносити і мідь.

Кругообіг молібдену. Молібдену в ґрунті надзвичайно мало — близько 2 ppm з коливанням від 0,2 до 5 ppm. Рослини вбирають молібден з ґрунту у формі іонів MoO_4^{2-} , а також у виді хелатів. Кількість засвоєного молібдену в рослині є незначною — декілька грамів на 1 га (табл.6.10). Найбільше цього мікроелемента засвоюють бобові, найменше — зернові культури. В нормальних умовах його вміст у рослинах коливається в межах від 0,1–3 ppm.

По-різному відбувається нагромадження мікроелемента в рослині. Наприклад, в листі гороху його виявлено 0,3 ppm, в корінні — 2,0, а в кореневих бульбочках — 4,8 ppm. У генеративних органах більше молібдену, ніж у вегетативних. Він нагромаджується на початку вегетаційного періоду, згодом його вміст зменшується. Найважливіша роль молібдену полягає в підвищенні ефективності метаболізму азоту, в тому числі з участю мікроорганізмів — азотобактерій.

Ознакою дефіциту молібдену є його нижня межа вмісту в ґрунті, яка становить 0,1 ppm, граничною межею його вмісту в рослині вважають 0,1–0,2 ppm. Нестача молібдену найчастіше спостерігається на кислих, з великою домішкою заліза ґрунтах. Щоб збільшити вміст молібдену, ґрунти вапнують, а також вносять домішки цього мікроелемента.

В тваринних організмах вміст молібдену звичайно нижчий, ніж 0,1 ppm. Правда, є тварини, які нагромаджують його надзвичайно велику кількість. Наприклад, в тканинах *Oslonic* виявлено до 470 ppm Mo. Відомо, що молібден входить до складу ксантинової й аладегідової оксидаз. Ксантинова оксидаза, як відомо, відіграє велику роль у функціонуванні печінки. Встановлено, що нестача молібдену часто зумовлює відкладення каміння у нирках.

На підставі досліджень приросту овець, які вживали корм з домішкою молібдену, встановлено, що він позитивно впливає на активність бактерій у процесі жування, підвищуючи перетравлення целюлози, а отже, й ефективність використання кормів.

Кругообіг цинку. Загальний вміст цинку у верхніх шарах ґрунту коливається в межах 5–300 ppm і значною мірою залежить від ступеня його нагромадження в материнській породі. В 10 т перегною накопичується близько 400 г Zn.

Рослини споживають цинк у формі іонів Zn^{2+} , або хелатів цинку. Вони можуть нагромадити 200–500 г, а деколи понад 2 кг/га цинку.

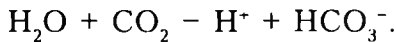
На кількість вживання цинку рослинами впливає передусім стан ґрунтів. Встановлено, що кислі ґрунти краще забезпечують вбирання цинку. Певний вплив виявляють також азотні добрива, які можуть знижувати (вапняна селітра) або ж підвищувати (сірчаний амоній) всмоктувальну здатність рослин. Вапнування кислих ґрунтів може понизити всмоктуючу здатність рослини.

Вміст цинку в рослині залежить передусім від її виду. Наприклад, відома усім фіалка (*Viola tricolor var. calaminure*) може акумулювати до 12000 ppm Zn у сухій масі. Нормальний же вміст цього елемента коливається в межах 20–200 ppm.

Виявлена значна різниця вмісту цинку в різних органах рослин. Наприклад, в листі цукрового буряка його міститься 67,8 ppm, а в коренеплодах — 21,85 ppm. Значну кількість цинку містить часник, цибуля, листя мальви, зате надзвичайно мало його у фруктах, у моркві і капусті.

Роль цинку для рослинних організмів полягає передусім у його участі в багатьох ферментативних реакціях, в яких його дія нагадує дію Mn^{2+} і Mg^{2+} .

У рослин цей фермент сконцентрований у хлоропласті, він виступає каталізатором у реакції



Нестача цинку спричинює ряд хвороб, таких, як хлороз листя між прожилками, здрібнення листкових пластинок, утворення розеток із пагонів у фруктових дерев тощо. Фруктові дерева, яким не вистачає цинку, дають мало плодів, до того ж останні дуже дрібні.

Негативно впливає на рослини й надмірна кількість цинку, оскільки його надлишок зумовлює зниження фіксації рослинами фосфору і заліза. Рослини по-різному реагують на накопичення цинку. Окремі з них дуже толерантно переносять аномальну концентрацію цинку в ґрунті і можуть без особливих виявів отруєння нагромаджувати його в своїх тканинах. Польські екологи Я.Грешта і С.Годзік називають три рослини, які надзвичайно стійкі до високої акумуляції цього елемента в ґрунті (4500 ppm): *Arabis halleri*, *Calamagrostis epigeios* та *Triticum repens*. Ці рослини росли купками, не створюючи суцільної дернини. Суцільна дернина утворювалася лише тоді, коли концентрація цинку в ґрунті становила 2300 ppm. Висока концентрація цинку є токсичною для лісових дерев.

Необхідність цинку для організму тварин вперше виявлена в 30-х роках. Він є складником багатьох ферментів (карбоксіпептидази, вуглецевої ангідрази тощо). Багато цинку міститься у волоссі та нігтях. Для

нормального розвитку худоби, наприклад, треба мати в сіні 30–80 ppm Zn у сухій масі.

Шкідливість цинку проявляється за умов його високих концентрацій в зоні промислових викидів. Навіть низькі концентрації цинку, зазначає У.Х.Сміт (1985), призводили до міжжилкового хлорозу у клена червоного, а високі концентрації зумовлювали в'янення молодого листа і пагонів та некроз тканини листа і пагонів. У сосни Веймутова сповільнювався ріст хвоїнок, а в ялини високої спостерігався хлороз молодого хвої.

Кругообіг бору. Загальний вміст бору в ґрунті коливається в межах 2–80 ppm. На засолених землях його вміст сягає 200 ppm. Джерелом бору є мінерали, а також атмосферні опади, які несуть із собою бор викидів промислових підприємств або піднятих в атмосферу крапель морської води (прибережна зона морів). Наприклад, кількість бору, який вноситься в ґрунти Польщі з атмосферними опадами, в середньому становить: в сільськогосподарських районах — 24 г/га, в приморських — 41 г/га, а в промислових — 142 г/га. Значна частина бору вноситься з добривами та з препаратами захисту рослин.

Рослини споживають бор у вигляді борної кислоти. Кількість вживаного бору залежить від виду рослин і становить у середньому 100 г/га (можливі коливання від 60 до 600 г/га). Найвищий вміст бору виявлено у капусті і шпинаті, а у фруктових — в яблуках і цитрусових.

На відміну від попередніх мікроелементів роль бору у фізіологічних процесах не зовсім з'ясована. Відома його участь у будові клітин. Нестача бору негативно впливає на формування меристеми. Достатня його присутність у ґрунті позитивно впливає на цвітіння і плодоношення.

Нестача бору зумовлює некрози надземних частин і коріння (наприклад, цукрового буряка), відмирання ростових бруньок, в'янення листа і хлороз, сповільнення росту коріння. До ознак нестачі бору належить і таке явище, як утворення шкаралупи на яблуках. Хвороби, зумовлені нестачею бору, трапляються часто в рослин, які ростуть на ґрунтах з малим вмістом бору або ж на кислих легких ґрунтах вологого клімату.

Достатнє забезпечення бору є основою для високих врожаїв насіння і плодів, а також для підвищення морозостійкості окремих плодових дерев (черешня, персики). Нестача бору може негативно вплинути на якість врожаю. Наприклад, коріння салери буріє і втрачає смакові якості, бульбини картоплі стають дрібними, мають потріскану поверхню і буруваті всередині.

Шкідливою для рослин є і надлишкова концентрація бору в ґрунті. Отруєння окремих видів рослин бором може статися навіть при його вмісті у воді в кількості 1 ppm: спостерігалось отруєння цитрусових під час паводку, який приніс воду з підвищеним вмістом цього мікроелемента. Отруєння бором рослин виявляється в побронзовінні листя, часто лише країв листової пластинки. У випадку більшої концентрації бору рослина всихає. Хворі рослини містять велику кількість бору. Наприклад, у пагонах помідорів виявлено 200 ppm сухої маси. Шкідливий вплив бору можна зменшити шляхом вапнування ґрунтів.

Немає даних про якийсь вплив бору на тварин. Однак добра якість плодів, які ми вживаємо, значною мірою залежить від його участі.

Кругообіг хлору. У природі хлор найчастіше трапляється в складі мінералів, зокрема хлорапатиту ($3\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot \text{CaCl}_2$). У ґрунт він потрапляє внаслідок вивітрювання цих порід і там розчиняється. В ґрунтах Швеції, наприклад, його виявлено 2,5–40 кг/га, в Норвегії — до 257 кг/га на рік. Кількість хлору в опадах залежить від відстані до морського узбережжя. Наприклад, у віддалених сільськогосподарських районах його вміст становить 4,9 кг/га, а в приморських — 29,1 кг/га. Кількість хлору в орних землях залежить від кількості і складу органічних і мінеральних добрив (в органічних добривах його вміст коливається в межах 0,1–1,2 %).

Рослини вбирають хлор в його іонній формі Cl^- як за допомогою коріння, так і листя. Хлор добре засвоюється рослинними організмами. Вміст хлору в рослинах може коливатися від 0,01 до 10% і залежить від його вмісту в ґрунті. Наприклад, листя кущів порічки, малини, агрусу, під які вносили добрива без цього складника, містило 0,3–0,7% хлору, тоді як у випадку його присутності вміст останнього сягав 4%.

Нестача хлору веде до сповільнення росту рослин (наприклад, помідорів), зниження врожаю плодів і насіння. В разі недобору хлору листя має зеленкувато-голубе забарвлення, збільшення дефіциту призводить до побронзовіння листової пластинки, а згодом до хлорозу і некрозу. Якщо нестача стає великою, рослина всихає.

Роль хлору у фізіологічних процесах рослин є маловивченою. Відомо лише, що він бере участь у фотосистемі II, яка включає поряд з хлорофілом *b* та іоном Mn^{2+} також іон Cl^- . Хлор активізує також транспортування електронів між цитохромами у фотосинтетичній фосфорилізації.

Хлор відіграє значну роль у житті окремих мікроорганізмів, є складником ряду антибіотиків (детреоміцину, хлортетрацикліну). Позитивно впливає на регулювання транспірації в посушливий період вегетації, знижуючи її активність. Відомий його вплив на поліпшення азотного живлення рослин.

Водночас надто велика концентрація хлору в ґрунті є шкідливою для рослин. Вона призводить до здрібнення листових пластинок, посвітління їх забарвлення, некрозів, передчасного всихання і опадання листя. Це явище можна спостерігати у вуличних посадках дерев і чагарників як наслідок посипання взимку тротуарів кухонною сіллю.

В тваринних організмах хлор представлений передусім у мінеральних зв'язках. Він є складником крові, сприяє травленню, а деколи виступає в ролі бактерициду для окремих патогенних мікроорганізмів. Його нестача зумовлює зменшення маси тіла, ослаблення організму. Вважається, що сіно містить близько 0,01–0,17% Cl в сухій масі. Для забезпечення потреб свійських тварин у цьому мікроелементі до сіна додають трохи кухонної солі. В мисливських господарствах практикують встановлення спеціальних солонців у місцях підкормки тварин. Хлор та його органічні сполуки, які викидають в атмосферу підприємства, є

одним з найнебезпечніших ксенобіотиків, які спричиняють такі види захворювань людей: хронічні хвороби серця; хвороби системи кровообігу; хвороби органів дихання; хвороби органів травлення; злоякісні новоутворення; шкірні захворювання (меланома шкіри).

Кругообіг кобальту. Кобальту в ґрунті міститься менше, ніж інших мікроелементів (1 до 40 ppm). Більше кобальту міститься в тяжкій глині з присутністю заліза, менше його в ґрунтах гранітового, піщаникового та вапнякового походження, а також в торф'яниках. Кількість кобальту значною мірою залежить від ґрунтоутворюючих і біологічних процесів, присутності в цих ґрунтах заліза і марганцю. З органічними добривами в ґрунт вноситься 2 г Co на 10 т, в фосфатному борошні його вміст досягає 50 ppm.

Рослини споживають кобальт у вигляді іонів Co^{2+} або хелатів у невеликій кількості (0,02–0,5 ppm). Більшість рослин одержує кобальту 1–3 г, лише деякі близько 10 г/га (табл. 6.12). Кобальт є необхідним мікроелементом для організмів, які зв'язують атмосферний азот, зокрема для бобових, а також для вільхи.

Роль кобальту в метаболізмі рослин вивчено недостатньо, але встановлено, що завдяки йому активізується багато ферментативних реакцій, причому він активізує дію аргінази, лецитинази, карбоксилази. Виявлено позитивний вплив кобальту на синтез білка, на фосфорне живлення рослин. Невеликі дози кобальту, внесені в ґрунт, підвищують вміст білка (наприклад, у зерні вівса). Відома дія кобальту на синтез деяких вітамінів, зокрема вітаміну PP (нікотинової кислоти).

Таблиця 6.12

Кількість кобальту в деяких сільськогосподарських рослинах

Рослина	Co, г/га
Зернові	1–2
Картопля	1–5
Цукровий буряк	2–8
Кормовий буряк	2–8
Коношина червона	2–3
Люцерна	2–5

Високі концентрації кобальту як одного з важких металів у ґрунті зумовлюють хлорози, некрози і навіть всихання листя. Надлишок кобальту може шкодити споживанню і засвоєнню інших важких металів, наприклад заліза. Фонова концентрація кобальту в листях лісових порід США становить 6,2 ppm, межі коливань надзвичайно великі – 1–10000 ppm, що свідчить про високу толерантність рослин до присутності цього мікроелемента в оточуючому середовищі.

Нестача кобальту в їжі тварин зумовлює чимало негативних явищ. Наприклад, у Новій Зеландії й Австралії загинули телята, які випасалися на пасовищах із недостатньою кількістю кобальту в рослинах. Кобальт сприяє мікроорганізмам, які беруть участь у процесі жування, синтезувати вітамін B_{12} , необхідний для нормального розвитку молодняка.

Встановлено, що недобір кобальту жуйними трапляється у випадку, коли його вміст у ґрунті падає нижче 5 ppm.

Кругообіг фтору. Вміст фтору в ґрунті найчастіше коливається в межах 100–500 ppm, але в окремих випадках сягає 1500 ppm. Відомі факти, коли в ґрунтах, сформованих із фосфорної материнської породи або розташованих поблизу джерел промислових викидів, його вміст становив близько 500 мкг/г сухої маси.

Вміст фтору в ґрунті залежить від стану материнської породи, механічного складу ґрунту. Натуральним джерелом ґрунтового фтору є деякі мінерали, такі, як флюорити, криоліти, апатити. Невелика кількість фтору є в перегній (до кількох ppm в сухій масі), дещо більше в мінеральних добривах.

Рослини вміщують різну кількість фтору — від слідів до близько 80 ppm в сухій масі. Особливо багато фтору в черешні, вишні, моркві, огірках, квасолі, салаті, капусті, буряку. Малий вміст фтору в сливі, вишні, малині, кавунах.

Споживання фтору рослинами залежить від факторів, які впливають на зміни фторових зв'язків у ґрунті. Відомо, що підвищення рН, а також більший вміст вапна, фосфору, алюмінію, гумусу, колоїдних фракцій знижує всмоктування цього мікроелемента.

Немає даних про позитивний вплив фтору на рослини, але його шкідливість в умовах високих концентрацій для рослинних організмів встановлено. Він негативно впливає на активність деяких ферментів (еколази та фосфатаз), порушуючи дихальні процеси. Діючи деструктивно на хлорофіл, фтор сповільнює асиміляцію CO_2 .

Знижуючи своїм впливом доступність фосфору рослинам, фтор негативно діє на їх ріст. Однак, незважаючи на токсичність, в цілому він у малих дозах не впливає на життєздатність рослин.

Тенденція до накопичення фтору рослинами в зонах промислових викидів підштовхнула вчених до дослідження впливу концентрації цього елемента на їх розвиток. Проведені дослідження виявили, що зрослі за рахунок викидів промислових підприємств концентрації фтору в атмосфері сповільнюють ріст дерев. Наприклад, річний приріст дугласової ялиці, яка зазнала впливу фторидів, що викидалися алюмінієвим заводом, зменшився на 50%. Цей вплив (1968–1977 рр.), зумовлений втратою радіального приросту плюс загибель дерев, завдав лісовому господарству (площа 5360 га) збитків у 150000 м³ ділової деревини.

Токсичність фтору залежить від форми сполук, які він творить. Найтоксичніший є HF, менш токсичними є NaF, KF, NH_4F , до малотоксичних належить перозцинний у воді CaF_2 .

Якщо про суттєвий позитивний вплив фтору на розвиток рослин маємо дуже мало даних, то значення цього мікроелемента для людей і тварин загальновідоме. По-перше, фтор потрібний для нормального стану здоров'я. Фтор міститься в кістках і зубах (особливо в емалі), де його кількість може досягати кількох сот ppm в перерахунку на суху масу. Водночас м'яка тканина містить його не більше 1 ppm.

Ураженість зубів флюорозом у дітей Червоноградського вугільного басейну

Вік(роки)	Населений пункт					
	Червоноград		Гірник		Соснівка	
	всього оглянуто (чол.)	частота флюорозу	всього оглянуто (чол.)	частота флюорозу	всього оглянуто (чол.)	частота флюорозу
2-6	1409	53(4%)	64	3(5%)	629	217(35%)
7-14	10958	1916(18%)	505	87(18%)	1931	1494(78%)
Всього	12367	1969(15,9%)	569	90(15,8%)	2560	1713(67%)

Нестача фтору в організмі може призвести до руйнування зубів та порушень в кістковій системі. В табл.6.13 наведена частота ураження тимчасових і постійних зубів фтористою гіпоплазією емалі — виявленого масового захворювання дітей у шахтарському селищі Соснівка на Львівщині. Фтор виявляє антибактеріальний вплив. Для забезпечення організму людини фтором достатньо, щоб питна вода його містила близько 1 мг/л. Тому в деяких країнах питна вода збагачується сполуками фтору.

Надлишок фтору, особливо токсичні його промислові викиди в атмосферу, зумовлює зміни в метаболізмі кальцію в кістковій тканині тварин, засвоєнні його, порушує апетит, обмежує надій молока.

Вплив фтористих викидів на комах вивчали в однокілометровому радіусі біля алюмінієвого заводу (штат Монтана, США). Контрольні комахи, зібрані в точках, вільних від заводських емісій, містили фториди в межах 3,5–16,5 мкг/г (розрахунок у сухій масі). Вивчення лісових комах свідчить, що наступний діапазон навантажень для основних груп комах такий: 58,0–585 мкг/г — у опилувачів; 6,1–170,0 мкг/г — у хижаків; 21,3–255 мкг/г — у листоїдних; 8,5–52,5 мкг/г — в організмів, які живляться у камбіальній зоні. Серед фітофагів найвищу середню концентрацію фторидів мали листоїди; вони проковтують фтористі сполуки, які осіли на поверхні листя, а також проникають у глибину листкової пластинки. Відносно високе навантаження на особину у хижих остомід, різнокрилих і рівнокрилих бабок підказало дослідникам, що ці комахи можуть одержувати фториди як дихальними шляхами, так і кормовим ланцюгом. Одночасно зазначено, що підвищення фтористих сполук в організмі короїдів свідчить про фтористе забруднення судинної тканини дерев господарств та їх листя. Вважається, що пороговий рівень фтористих сполук у листі, схильного до пошкодження листовійкою і сосновою міллю, наближується до 30 мкг/г.

Кругообіг кадмію. Вміст цього важкого металу в ґрунті дуже малий — 1–2 ppm. Проте в умовах присутності порід рудних покладів або промислових забруднень вміст кадмію може сягати близько 300 ppm, а у виняткових випадках — 1500 ppm. При внесенні перегною в ґрунт додатково потрапляє близько 0,8 ppm кадмію у сухій масі, у випадку вне-

сення фосфорних добрив його кількість деколи перевищує 100 ppm. Переважно він акумулюється у верхніх шарах ґрунту.

Рослини вживають незначну дозу кадмію, яка в більшості випадків перевищує 1 ppm. Проте в зоні промислових забруднень вміст його в деяких рослинах досягає 300 ppm.

Найчастіше рослини одержують кадмій із розчинного $CdCl_2$. На інтенсивність вбирання мікроелемента рослинами впливає стан ґрунту, наприклад, при зростанні рН його засвоюваність зменшується. Тому вапнування ґрунтів часто призводить до погіршення всмоктування його корінням рослин. На зменшення його вмісту в рослинах впливає присутність у ґрунті іншого важкого металу — Zn.

Не визначена потреба рослин у кадмії, однак відомо, що надлишок його є токсичним і негативно впливає передусім на фізіологічні процеси, зокрема на процес фотосинтезу. Дослідження, проведені на листях соняшника, свідчать, що доведення в них концентрації кадмію до 96 мкг/г знижувало ефективність фотосинтезу на 50%. Як відомо, середня фонові концентрація кадмію становить 7,0 ppm, межа коливання — 0,05–60. Характерною є рухливість кадмію: потрапляючи в рослину, він швидко виводиться з організму. Цим він відрізняється від ванадію і ртуті, які акумулюються в організмі.

Стосовно ж людей і тварин, то кадмій вважається мікроелементом, здатним акумулюватися організмом. Надлишок кадмію пошкоджує нирки, зумовлює зміни метаболізму кальцію і фосфору, що негативно впливає на кісткову систему.

Кругообіг ртуті. Присутність ртуті в ґрунті є незначною, ледве сягає 0,1 ppm. Відзначені її коливання в межах 0,01–2 ppm, а в ґрунтах, забруднених промисловими викидами, її концентрація сягає близько 10 ppm. З добривами в ґрунт надходить досить мала доза мікроелемента — близько 0,2 ppm у сухій масі. Значна частка ртуті (кілька десятків ppm) міститься в комунальних і промислових стоках, а також в його осадах.

Рослини одержують ртуть з ґрунту, а також з повітря (промислові викиди, випаровування з ґрунту). В природних умовах кількість ртуті в рослинах часто становить 0,03 ppm, в середньому ж не перевищує 0,2 ppm. По-різному ртуть розміщується в організмі. Наприклад, у соломі зернових її кількість більша, ніж у зерні. Існує думка, що рослини створюють певний фізіологічний бар'єр, який затримує переміщення ртуті від коріння до надземних органів. Тому більшу небезпеку являють собою атмосферні викиди, оскільки рослини здатні вбирати ртуть листям і акумулювати. Вбирання рослинами ртуті з ґрунту можна зменшити шляхом його вапнування і підвищення рН до 6,5.

Ртуть надзвичайно шкідлива для людей і тварин. Її негативний вплив полягає перш за все у здатності зв'язуватися з групами сульфгідрилових амінокислот, що веде до руйнування білка та ферментів. Ртуть акумулюється головним чином у нирках, печінці та мозку. Вона пошкоджує нирки, нервову та кров'яну системи, зменшує імунну стійкість організму, зумовлює генетичні зміни.

Використання ртутних препаратів для боротьби зі шкідниками рослин стала причиною масового отруєння людей і домашніх тварин (Ірак, Гватемала). В ряді країн (Швеція, Канада, США) передпосівна обробка зернових препаратами ртуті зумовила численні отруєння диких птахів (куріпок, качок), які скльовували зерно. Зафіксовані отруєння людей, які їли м'ясо цих птахів. Увесь світ в 60-х роках облетіла звістка про хворобу Мінамата, викликану споживанням японцями риби, отруєної промисловими стоками підприємств.

Кругообіг нікелю. Загальна кількість нікелю у верхніх шарах ґрунту коливається в межах 10–40 ppm, а в окремих випадках його вміст становить до 500 ppm, мінімальна доза дещо нижча — 1 ppm. Нікель як важкий метал у більших концентраціях може траплятися поблизу рудників і металургійних підприємств. У незначних дозах (кілька десятків ppm в сухій масі) він потрапляє в ґрунт з перегноем. Надзвичайно велику кількість нікелю несуть стоки промислових підприємств: в них знайдено 20–5000 ppm звичайного Ni і 7–2400 ppm, розчиненого в 0,5 моль/дм³ оцтової кислоти.

В рослинах вміст нікелю коливається від 0,1 до 5 ppm сухої маси. Проте в ґрунтах з високою концентрацією цього важкого металу в окремих випадках рослини містили його кілька тисяч ppm в сухій масі. На зменшення вмісту нікелю в рослинах позитивно впливає підвищення рН ґрунту. Виявлено, що цей мікроелемент необхідний для життєдіяльності рослин. Він може сприяти збільшенню вітаміну Р, алкалоїдів (особливо у лікарських рослинах), знижує пошкодження пшениці сажкою.

Збільшення концентрації в ґрунті вище допустимих норм (фонова концентрація 37 ppm) веде до токсикації організму рослин, ослаблює фотосинтез і транспірацію, а також погіршує метаболізм деяких поживних речовин. До ознак отруєння рослин нікелем, наприклад помідорів, належать некрози старіючого листя та дрібні плоди, покриті коричневими плямами. Отруєння рослин нікелем призводить до недобору ними заліза. Вбирання поживних речовин погіршується в зв'язку з пошкодженням його коріння надмірними концентраціями.

У тваринних організмах вміст нікелю дуже малий. Порівняно недавно виявлено необхідність цього мікроелемента для тварин. Нікель активізує дію деяких ферментів, можливо, бере участь у метаболізмі ліпідів. Недобір нікелю зумовлює зміни в оперенні, нагромадженні жирів, погіршенні якості кісток.

Не менш шкідливою є надмірна концентрація нікелю, яка може погіршувати розвиток усього організму, зокрема сповільнювати ріст. Поблизу родовищ нікелю спостерігаються такі захворювання, як "нікелева екзема", зумовлена нагромадженням цього важкого металу в шкірі людей. Через надмірну концентрацію нікелю в організмах ягнят і телят майже 30% поголів'я захворіло на "нікелеву сліпоту".

Кругообіг свинцю. У верхніх шарах ґрунту міститься в середньому 2–200 ppm свинцю. Найбільше він трапляється поблизу рудних родовищ або ж у зоні промислових або транспортних викидів, де кількість цього важ-

кого металу досягає 3500 ppm, а у деяких випадках — понад 1%. Крім материнської породи, свинець потрапляє в ґрунт разом із органічними добривами (до 15 ppm), а також з фосфатними (близько 200 ppm) та вапняковими (близько 1500 ppm) добривами.

Найбільшу концентрацію свинцю в ґрунті спостерігаємо в місцях забруднення оточуючого середовища металургійними, лакофарбовими, скловарними заводами. Особливо це стосується транспортних забруднень, зумовлених додаванням до бензину чотириетилового свинцю (C_2H_4)Pb і його викидами з двигунів у вигляді дрібних частинок неорганічних сполук.

У рослинах свинець присутній у кількості від слідів до декількох сот ppm в сухій масі (середня фонові концентрація 135,0), крайні межі коливань в листях лісових деревних порід < 10–3000 ppm.

За даними українських дослідників Е.М. Кондратюка, В.П. Тарабріна та ін., немає достовірної різниці у вмісті свинцю в неоднакових умовах забруднення, за винятком дуба і кінського каштана, яка виявлена в кінці вегетації (табл. 6.14). Найбільший вміст свинцю спостерігається у клена й тополі. Однак ці дані свідчать про відсутність значного забруднення середовища свинцем, а не про поглинальну здатність рослин. За численними даними, зауважують автори, вміст свинцю у рослин вздовж автомобільних шляхів і вулиць з інтенсивним рухом транспорту в 5–20 і навіть 100 разів перевищує норму. Поблизу промислових підприємств, пов'язаних із переробкою свинцю, кількість його у хвойних порід досягає 1280–2342 ppm, а в трав'яних — 350–1200 ppm, тоді як у контролі — 10–15 ppm сухої речовини.

Подібно нікелю, цей мікроелемент, взятий з ґрунту, теж має схильність кумулюватися, головним чином в коріннях, одночасно атмосферний свинець нагромаджується в тканинах листя.

Численні спостереження не підтвердили потребу свинцю для розвитку рослин. Водночас виявлені факти впливу невеликих його доз на підвищення врожаю буряків, моркви, капусти, огірків та яблук.

Незважаючи на те що не виявлені факти його високої токсичності для рослин, незаперечним є його негативний вплив на їх розвиток, що проявляється у зниженні ефективності фотосинтезу, абсорбції води та ін. У випадку високого вмісту свинцю в ґрунті він в основному завдяки зв'язкам з органічними сполуками кумулюється в корінні, а тому не є таким токсичним для тварин.

Для людей і тварин цей важкий метал є надзвичайно шкідливим.

Концентрується він в основному в кістках, нирках і печінці. Скормлювання паші з високою концентрацією свинцю (а це часто буває при покосах поблизу автомагістралей) робить молоко отруйним. Це ж трапляється і в разі випасу худоби в цих місцях. Надлишок свинцю може зумовити недокрів'я, сповільнює дію ферментів, негативно впливає на нервову систему. В дітей свинець може ушкоджувати мозок, зумовлювати демутації.

Допустима норма свинцю в продуктах — 2 ppm. Не рекомендується

вживати овочі і фрукти, вирощені на захисних смугах автомагістралей, та використовувати для кормів викошене там сіно.

Т а б л и ц я 6.14

Вміст свинцю в листях рослин зелених насаджень м. Донецька, мг/кг сухої маси

Вид	Червень	Липень	Вересень
Заводський парк			
Акація біла	12 + 0,4	13 + 0,4	14 + 0,6
Дуб звичайний	6 + 0,2	12 + 1,1	21 + 1,3
Кінський каштан	16 + 0,9	17 + 0,9	23 + 1,1
Клен гостролистий	15 + 0,5	23 + 1,2	38 + 2,9
Липа дрібнолиста	11 + 0,9	13 + 0,5	21 + 1,5
Міський парк			
Акація біла	17 + 1,1	14 + 0,7	13 + 0,4
Дуб звичайний	4 + 0,4	11 + 0,9	26 + 1,3
Кінський каштан	9 + 0,3	14 + 1,2	21 + 1,8
Клен гостролистий	14 + 0,9	41 + 2,9	36 + 2,4
Липа дрібнолиста	11 + 0,5	11 + 0,3	21 + 1,1
Ботанічний сад			
Акація біла	12 + 0,4	19 + 1,6	22 + 2,9
Дуб звичайний	6 + 0,4	12 + 0,6	22 + 0,8
Кінський каштан	13 + 0,8	18 + 1,2	21 + 2,3
Клен гостролистий	12 + 0,3	31 + 4,3	48 + 3,2
Липа дрібнолиста	8 + 0,8	15 + 1,4	17 + 1,7
Контроль			
Акація біла	12 + 1,3	15 + 0,5	13 + 0,6
Дуб звичайний	4 + 0,2	9 + 0,6	15 + 1,5
Кінський каштан	14 + 1,2	14 + 1,2	16 + 1,2
Клен гостролистий	13 + 0,7	19 + 1,1	36 + 2,7
Липа дрібнолиста	10 + 0,8	12 + 0,8	30 + 2,9

Кумулюють свинець у пришляхових смугах також комахи-фітофаги. Дослідження комах у пришляховій смузі із транспортним навантаженням 10–12900 машин на добу в окрузі Урбани (штат Іллінойс, США) свідчать, що на ділянках, де викиди свинцю високі, комахи, які живляться соками рослин, зокрема листогризучі та ентомофаги, містили відповідно 10, 16 і 25 мкг/г свинцю. На ділянках із низьким рівнем свинцевих емісій у тих же категорій комах виявлено 5,3 і 3 мкг/г свинцю відповідно.

Кругообіг стронцію. У багатьох випадках у верхніх шарах ґрунту можна виявити 50–1000, рідше — 1–5000 ppm стронцію, природним джерелом якого є мінерали, зокрема, целестин (SrSO_4) — мінерал класу сульфатів і стронціаніт (SrCO_3) — мінерал класу карбонатів. Кількість стронцію в орних землях коливається в межах 8–400 ppm; із органічними добривами в ґрунт може потрапити декілька десятків ppm.

Вперше інтерес до стронцію проявився в період перших атомних вибухів, а також аварій на атомних підприємствах і пов'язаних з ними радіаційним забрудненням ґрунтів і рослинності. Радіоактивні речовини, які

утворюються в момент атомних вибухів, можуть переноситися на великі відстані і, поступово випадаючи, призвести до радіоактивного забруднення штучними радіоізотопами, яким є і стронцій (^{90}Sr). Ізотопи стронцію вважають одними із найнебезпечніших, оскільки вони відрізняються тривалим (28 років) періодом напіврозпаду. Ступінь забруднення радіоактивним стронцієм ґрунтів корелює із рівнем атмосферних опадів, які й осаджують радіоактивний пил.

Стронцій (^{90}Sr) має високу енергію випромінювання і здатність активно включатися в біологічний кругообіг. Характерна особливість стронцію — це досить повне його поглинання твердою фазою ґрунту, тому основна його кількість (80–90%) концентрується у верхньому шарі ґрунту (5–9 см). При цьому найбільшою сорбцією відрізняються ґрунти з високим вмістом гумусу, багатою фракцією намулу. Міграція продуктів розпаду залежить від міцності їх зв'язків з ґрунтом: у легких ґрунтах вони виражені краще, ніж у важких.

Вміст стронцію в рослинах коливається від кількох до десятків ppm. В окремих випадках трапляється його нагромадження в межах 1–169 ppm. Не встановлено, що природний стронцій є потрібним рослинному організму. Водночас є дані про позитивний вплив природного стронцію на врожайність яблук, підвищення цукристості плодів. Навіть при підвищеному вмісті він є малотоксичним для рослин, однак може зумовити некрози листя, головним чином старого.

Вміст природного стронцію в організмі тварин не перевищує 1 ppm в сухій масі. Найбільше його в м'яких тканинах. Він не зарахований до елементів, необхідних тваринному організму.

Природний стронцій є малотоксичним, проте при його надлишку виявлено різні порушення в організмі. Наприклад, витісняючи Са з кісткової тканини, він призводить до так званого "стронцієвого рахітизму".

Надзвичайно шкідливим для людини внаслідок своєї радіоактивності є ^{90}Sr . Подібно до твердого стронцію він нагромаджується в кісткових тканинах, стає причиною їх руйнування і викликає недокрів'я (чи білокрів'я).

Концентруючись в ґрунті і осідаючи на поверхні листя, радіоактивний стронцій потрапляє в організм тварин. Головним джерелом отруєння людей є молоко і молочні продукти, м'ясо, зерно й овочі.

6.3.2.11. Особливості кругообігу важких металів у лісових біогеоценозах

Важкі метали — це кольорові метали з щільністю більшою, ніж у заліза (7874 кг/м^3), — Pb, Cu, Zn, Ni, Cd, Co, Sl, Sn, Bi, Hg. Індустріалізація, яка вивела ці елементи із природного геологічного кругообігу, включила їх у вигляді промислових викидів у біохімічні кругообіги лісових біогеоценозів, які перетворилися у важливий механізм поглинання домішок повітря.

Компоненти лісових та інших наземних біогеоценозів, які поглинають домішки із атмосфери і акумулюють, транспортують і переносять їх, називають "поглиначами". Основними поглиначами домішок, які надходять у лісові біогеоценози, є передусім ґрунт і рослини.

Тверді частинки потрапляють із атмосфери в лісові ґрунти шляхом безпосереднього осідання у вигляді так званих сухих випадів або ж метеорологічних опадів, а також опосередковано з листяним або ж гілковим відпадом, що створює сприятливі умови для акумуляції в них важких металів. Деколи, потрапляючи в повітря і залишаючись у зваженому стані, вони переміщуються вітровими потоками на тисячу і більше кілометрів від місця викиду. Існують достатні обґрунтування, які дають змогу вважати, що лісові ґрунти можуть служити кінцевим або тимчасовим сховищем важких металів, які входять до складу цих частинок. Відомо, що ґрунти, особливо їх глинисті й органічні колоїдні компоненти, служать чудовим сорбентом важких металів.

Аналізуючи шляхи і дію викидів свинцю, вчені роблять узагальнений висновок про те, що коли важкий метал типу свинцю потрапляє в ґрунт, він може (рис.6.39): 1 — абсорбуватися обмінною поверхнею ґрунтових частинок; 2 — осідати в незміненому вигляді; 3 — вимиватися в нижні шари ґрунтового профілю; 4 — виноситися в атмосферу; 5 — трансформуватися ґрунтовою фауною або мікроорганізмами в процесі їхнього метаболізму; 6 — поглинатися корінням рослин. Вважають, що лісові ґрунти, особливо органіка лісової підстилки, крім свинцю, поглинають з різною мірою інтенсивності цинк, кадмій, мідь, нікель, марганець, причому всі ці елементи пов'язані із надходженням твердих опадів із атмосфери. Однак, попереджують вчені, не варто поспішати із висновками про відносну інтенсивність і значимість поглинання цих різних металів, доки не буде досягнуто глибшого розуміння їх динаміки в широкому діапазоні типів ґрунтів. І все ж процес поглинання промислових викидів може відігравати важливу роль, особливо у лісових екосистемах, які розташовані поблизу джерела забруднення.

В лісових біогеоценозах, поряд із ґрунтом, накопичувачем атмосферних забруднень є рослинність. Стосовно таких забруднювачів, як стійкі частинки важких металів, функції їх сховищ у рослинах і ґрунті тісно пов'язані, оскільки частина важких металів потрапляє в ґрунт через рослинність, яка постачає відпад у лісову підстилку.

Поверхня рослин виконує головну фільтраційну функцію, забезпечуючи взаємодію із атмосферою і відіграючи важливу роль у перенесенні поллютантів із атмосфери в біогеоценози. Перехоплення і утримання атмосферних частинок рослинами відбувається найрізноманітнішими способами і в основному залежить від: а) розміру, форми, вологості і температури поверхні частинок; б) розміру, форми, вологості і температури поверхні вловлюючого органу рослини; в) мікро- і макрокліматичних умов, в яких знаходяться рослини.

Надмірне нагромадження важких металів, зокрема, свинцю, кадмію, цинку і міді, в органічному горизонті лісової підстилки навело вче-

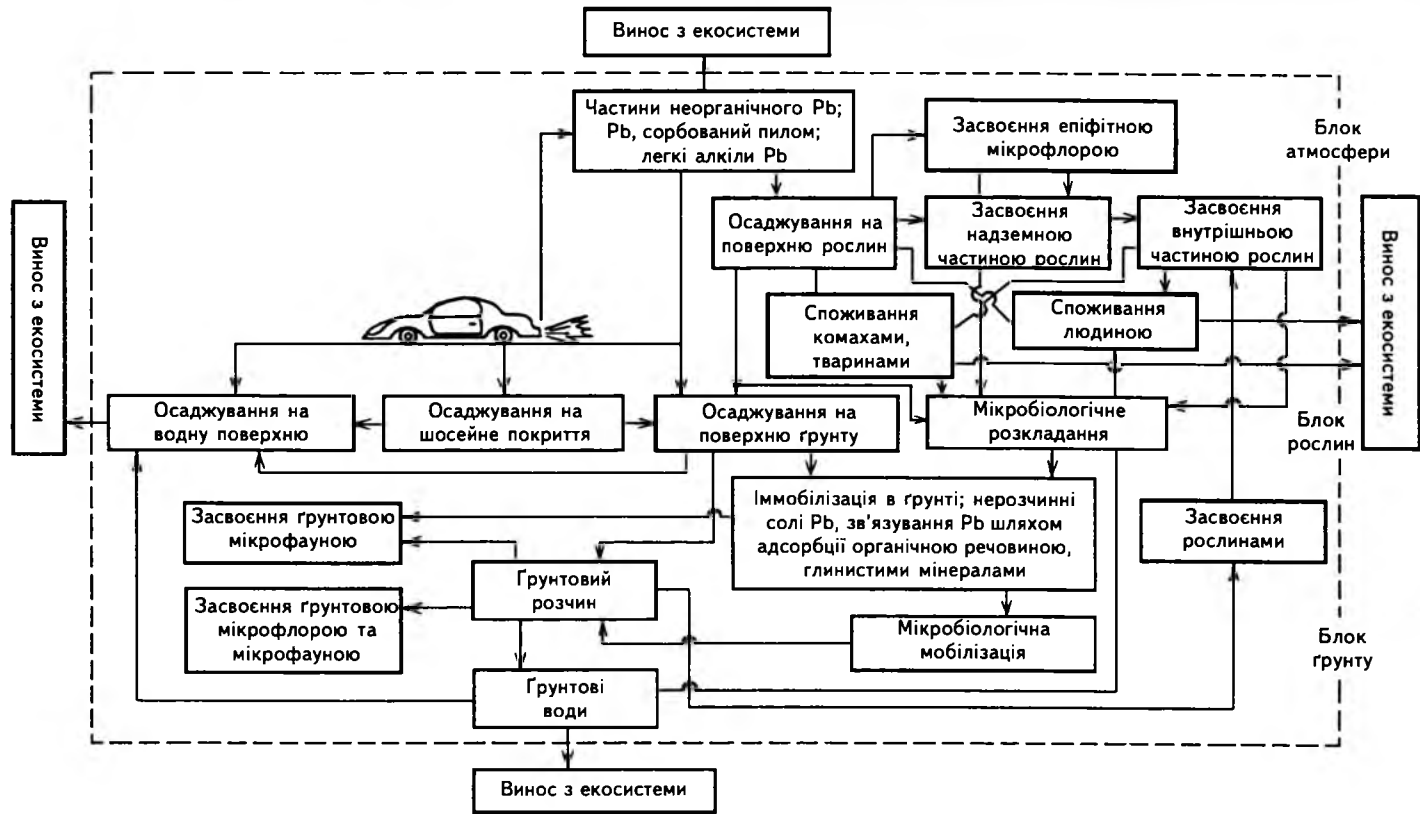


Рис. 6.39. Потенційний розподіл і шляхи переносу свинцю в екосистемі біля узбіччя автомагістралі.

них на думку, що багато металів сповільнюють швидкість процесу розкладу. На їхню думку, розклад лісового відпаду і повторна мобілізація поживних речовин сповільнюється внаслідок зв'язування важких металів колоїдами органічних речовин. Іони металів можуть також виявити прямий токсичний вплив на мікроорганізми-редуценти або ж ферменти, які вони виробляють.

Першими, на кого токсично впливають важкі метали, є мікроорганізми і ґрунтова фауна. Американські екологи Джексон і Уотсон, які вивчали вплив свинцю, кадмію, цинку і міді, що надходили до ґрунту листяного лісу у Національному лісі Кларка (штат Міссурі, США) від заводу, який виплавляв свинець, встановили значне виснаження ґрунту і запасів поживних речовин в опаді. Крім того, спостерігалось пригнічення угруповань редуцентів і переміщення поживних речовин (табл.6.15).

Таблиця 6.15

**Концентрація рідкісних металів у біомасі і кальцію
в листях дуба в Національному лісі Кларка
на різній віддалі від металургійного заводу**

Віддаль від заводу, км	Рідкісні метали у лісовій підстилці				Біомаса грибів, мг/м ²	Концентрація кальцію в листі дуба, мг/г
	Pb	Cd	Zn	Cu		
0,4	88349	129	2189	1315	0,86	7,6
0,8	30420	59	917	448	2,46	95,0
1,2	11872	36	522	183	5,8	11,6
2,0	6856	21	351	113	16,1	10,4
21,0 (контроль)	398	2	111	26	22,1	13,0

Важкі метали негативно впливають на ґрунтову мікро- і мезофауну, яка відіграє важливу роль у зміні фізичних властивостей підстилки в процесі її послідовного руйнування. Наприклад, у тому ж Національному лісі Кларка біомаса членистоногих виявилася значно меншою на ділянках, підданих надмірному забрудненню рідкісними металами, які викидаються свинцевоплавильними заводами. В радіусі 0,8 км від заводу було помічено значне зменшення чисельності хижаків, опадодійних і грибодійних видів (табл.6.16).

Сьогодні вже ніхто не має сумніву, що забруднення середовища важкими металами гальмує процеси розкладу органічної речовини і сповільнює кругообіг поживних елементів. Пороги токсичності для численних бактерій, грибів, комах та інших компонентів ґрунтової біоти перебувають у межах 100–10000 ppm катіона металу на суху масу ґрунту.

Високі концентрації важких металів зумовлюють порушення процесів метаболізму у лісових біогеоценозах і, зокрема, головного з них — фотосинтезу. А фотосинтез — це врешті-решт 95% продукованої сухої маси рослини. Швидкість чистого фотосинтезу (сумарна фіксація вуглекислого газу мінус витрати під час дихання у темноті і при світлі) в не-

Т а б л и ц я 6.16

**Середня біомаса членистоногих хижаків, опадоїдних і грибоїдних в опаді
Національного лісу Кларка на різній віддалі від свинцевоплавильного заводу**

Віддаль від заводу, км	Біомаса		
	хижаки	опадоїдні	грибоїдні
0,4	2,1	2,3	0,8
0,8	6,8	16,6	2,4
1,2	14,0	12,6	5,8
2,0	87,6	92,6	16,1
21,0 (контроль)	17,3	61,3	22,1

пошкоджених листях дорослих дерев свідчить про те, що в цілому за добу засвоюється 200 мг вуглекислого газу на 1 г сухої маси рослини. Наприклад, засвоювання вуглекислого газу на 1 г живої маси берези становило 67 мг на добу, бука — 53, смереки — 14 мг. На рис.6.40 зображено схему відбору і реєстрацію даних у процесі вивчення впливу полутантів на фотосинтез дерев.

Досліджуючи хід фотосинтезу соняшника, виявили, що чистий фотосинтез повністю пригнічувався в ньому через 45 хв після введення 18 мМ (мілімоль) кадмію. Через 2 год після введення дози 9 і 4,5 мМ кадмію фотосинтез відповідно знижувався на 40 і 70% максимуму. Продовжуючи ці досліді на окремих листях соняшника, виявили, що важкі метали, напевно, впливають на функцію продихів і зменшують фотосинтез на 50% максимуму, коли концентрація металів у тканині листка досягає таких величин: талію — 63 мкг/г, кадмію — 96, свинцю — 193 і нікелю — 79 мкг/г.

Вплив на швидкість фотосинтезу 2–3-річних сіянців платана західного хлориду свинцю і хлориду кадмію зображено на рис. 6.41. Виявлена залежність між свинцевими і кадмієвими добавками у ґрунт і фотосинтезом. Як бачимо, комбіновані дози обох елементів не виявили ефекту синергізму — вторинного забруднення з його ще сильнішою токсичною дією.

Які ж механізми пригнічення фотосинтезу? Найважливіші з них — це атмосферні полутанти, які можуть змінювати розміри отвору або ступінь відкриття продихів, втручатися у функціонування мембран, хлоропластів, впливати на концентрацію хлорофілу, змінювати величину рН, окислювально-відновні реакції, потік електронів і фосфорилування або ж атакувати найважливіші білки чи ферменти, які беруть участь у фотосинтезі.

Як зазначено вище, свинець, кадмій і нікель (сюди належить ще й олово) не відрізняються ніякими метаболічними функціями, але всі вони потенційно шкідливі для дерев. Особливо небезпечними є Cd, Co, Cr, Cu, Pb, Hg, Ta, Wa і Zn. Механізм їхньої токсичної дії, на думку У.Х.Сміта, полягає: 1) в порушенні функції ферментів; 2) в антиметаболітичній дії; 3) в утворенні стійких осадів, або хелатів, із головним метаболітом; 4) у

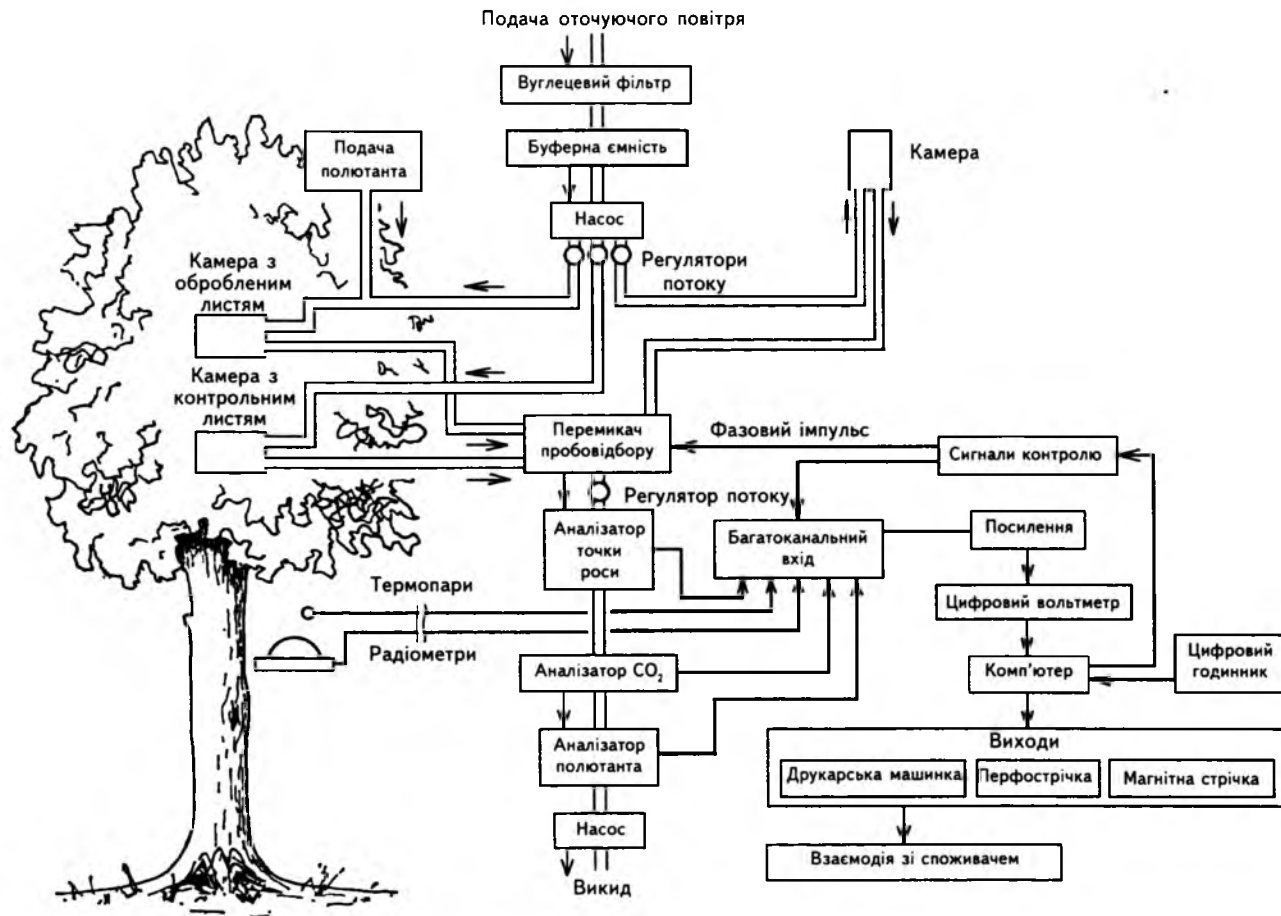


Рис. 6.40. Схеми відбору і реєстрації даних при використанні методу малих камер для визначення впливу газоподібних атмосферних полютантів на фотосинтез дерев.

виконанні ролі ката- лізатора розкладу голо- вного метаболіту; 5) в зміні проникливості клі- тинних мембран; 6) в заміщенні важливих структурних або електро- хімічних важких еле- ментів у клітині. Кожна з цих аномалій здатна серйозно порушити ці- лий ряд найістотніших фізіологічних функцій.

Зворотна реакція де- ревних рослин на вплив важких металів надзви- чайно різноманітна і за- лежить головним чином від генетичних факторів, віку, стану рослини і ото- чуючих умов. Іденти- фікувати пошкодження, зумовлені різними подразниками, складно, але головні, стресові, еколог має знати. Підсумкова обробка даних загальних симптомів пошкодження і порогові дози для головних забруднювачів наведені в табл.6.17.

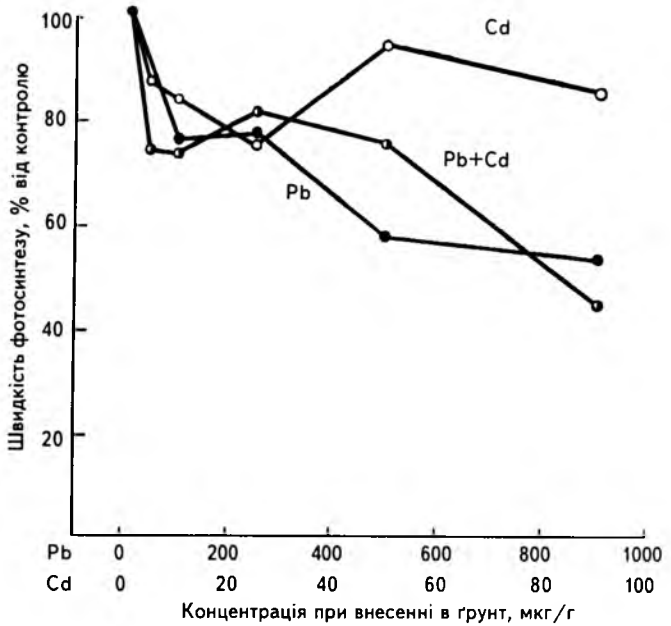


Рис. 6.41. Вплив внесених в ґрунт свинцю і кадмію на фотосинтез сіячців платана західного.

Т а б л и ц я 6.17

Часті пошкодження листя лісових порід, зумовлені основними і другорядними атмосферними забруднювачами

Забруднювач	Пошкодження	Доза
1	2	3

А. Основні

Двоокис сірки	Покритонасінні: міжжилкові некротичні плями Голонасінні: червоно-коричнева суховерхишність або фасціація (деформація) пагонів	0,70 ppm (1820 мкг/м ³ протягом 1 год) 0,18 ppm (468 мкг/м ³ протягом 8 год); 0,008-0,017 ppm (21-44 мкг/м ³ протягом вегетаційного періоду)
Двоокис азоту	Покритонасінні: міжжилкові некротичні плями Голонасінні: червоно-коричневий некроз	20 ppm (38·10 ³ мкг/м ³ протягом 1 год); 1,6-2,6 ppm (3000-5000 мкг/м ³ протягом 48 год); 1 ppm (1900 мкг/м ³ протягом 100 год)

1	2	3
Озон	Покритонасінні: крапинки на верхній поверхні Голонасінні: дистальний некроз, припинення росту хвої	0,20–0,30 ррм (392–588 мкг/м ³ протягом 2–4 год); деякі хвойні 0,08 ррм протягом 12–13 год
Пероксиацетил Нітрид	Покритонасінні: бронзувате забарвлення нижньої поверхні Голонасінні: хлороз, ранне старіння	0,20–0,80 ррм (989–3985 мкг/м ³ протягом 8 год)
Фториди	Покритонасінні: некроз кінчиків і країв листя Голонасінні: дистальний некроз	< 100 мкг/м ³ фториду (розрахунок у сухій масі)
Рідкісні метали	Покритонасінні: міжжилковий хлороз, некроз кінчиків і країв листя Голонасінні: дистальний некроз	Різні; не встановлено
Б. Д р у г о р я д н і		
Кислий дощ	Покритонасінні: некротичні плями Голонасінні: дистальний некроз	рН < 3,0
Аміак	Покритонасінні: міжжилкові плями некрозу Голонасінні: дистальний некроз	55 ррм (38280 мкг/м ³ протягом 1 год)
Хлор	Покритонасінні: хлороз, крапчастість верхньої поверхні як при пошкодженні озоном Голонасінні: дистальний некроз	0,5–0,15 ррм (1400–4530 мкг/м ³ протягом 0,5–3,0 год)
Етилен	Покритонасінні: хлороз, некроз, опад листя Голонасінні: низько-рослість, скидання хвої	Різні; не встановлена
Сірководень	Покритонасінні: міжжилкові плями некрозу Голонасінні: дистальний некроз	110 ррм (14·10 ⁴ мкг/м ³ протягом 5 год)

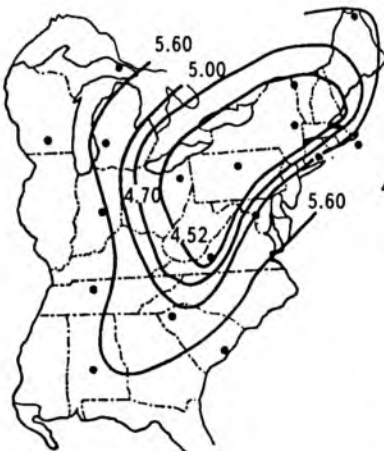
6.3.2.12. Кислі опади в біохімічному кругообізі лісових біогеоценозів

“Кислими” вважають опади у вигляді дощу або снігу при значенні $pH < 5,6$. В чистій атмосфері, яка не має домішок, опади підкисляються вуглекислою, яка утворюється із CO_2 , забезпечуючи рівень pH в межах 5,6–6,0. Забруднення атмосферного басейну промисловими викидами над територією Північної і Центральної Європи, над північним сходом Північної Америки, а також над прилеглими районами Канади знизило кислотність опадів, величина pH якої перебуває в межах 3,0–5,5, а в окремих випадках падає до 2,0–3,0 (рис.6.42).

Найістотнішу роль у підкисленні опадів відіграють азотні сполуки і газоподібна сірка, присутні в атмосфері, які збільшують кислотність опадів в 10–100 разів порівняно з природними умовами. Опадаючи на земну поверхню, кислі дощі мають значну потенційну здатність при низькій величині pH змінювати кругообіги поживних речовин у лісових біогеоценозах, негативно впливаючи на життєвість деревних рослин. У.Х.Сміт (1985) розглядає ці впливи під такими кутами зору: а) олужнення рослинності; б) олужнення ґрунтів; в) вивітрювання ґрунтів.

Олужнення рослинності кислими дощами найчастіше проявляється при рівні pH 4,0 і нижче. Особливо посилюється цей процес у випадку пошкодження кислими дощами кутикули листя. Однак порогова величина для такого пошкодження для деяких порід дерев дорівнювала 3,0. Враховуючи, що рослини споживають більшість елементів аеральним шляхом, тобто безпосередньо із атмосфери через поверхню листя, а також всмоктують їх з ґрунту корінням, не варто перебільшувати роль кислих дощів у вимиванні поживних речовин з листя.

1955–56



1972–73

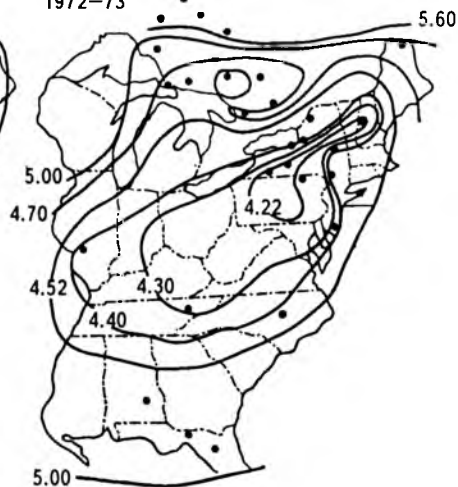


Рис. 6.42. Середньозважені річні величини pH опадів на сході Сполучених Штатів у 1955–1956 і 1972–1973 рр. Крапки вказують розташування станцій забору проб.

Більше відомо про вплив кислих опадів на *олужнення ґрунтів*. Зміни в ґрунтових розчинах в основному залежать від здійснюваного ними переносу речовин, швидкість якого пов'язана із впливом кислих опадів. *Переміщення катіонів ґрунтовим профілем униз із будь-якого вищерозташованого горизонту разом із ґрунтовими водами називають олужненням*. Олужнені із опадів, який розкладається, катіони за своєю відносною мобільністю розташовуються в такому порядку:

натрій → калій → кальцій → магній.

Яка ж швидкість процесу олужнення і від чого вона залежить? Швидкість вимивання катіонів залежить від мобільності аніонів, які в лісових ґрунтах виникають разом із катіонами водню і трапляються в місцях атмосферного забруднення у вигляді кислот (в основному сірчаної та азотної).

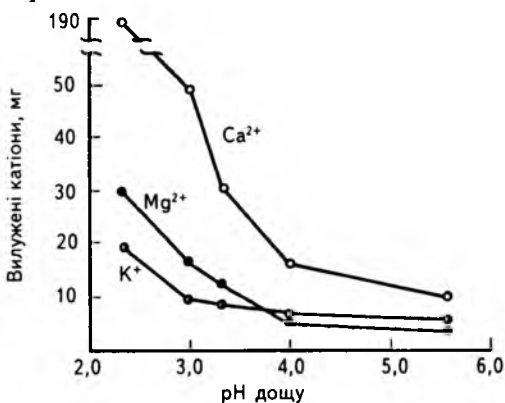


Рис. 6.43. Вилугування калію, магнію і кальцію із посудин з сіянами сосни Веймута при щотижневій 6-годинній обробці штучним дощем з різною величиною рН протягом 20 тижнів.

Перенесення катіонів поживних речовин у лісовому біогеоценозі ґрунтовим профілем внаслідок олужнення — дуже важливий процес у біохімічному кругообізі. Проведені дослідження свідчать, що суттєве прискорення міграції кальцію, калію і магнію відбувається при випаданні опадів із величиною рН 3–4 (рис.6.43). У деяких лісах, наприклад у субальпійському лісі у Новій Англії (США), порогові величини рН, які збільшували олужнення, перебували в межах 4,0–5,4.

Важливий аспект ґрунтового олужнення в районах із кислими опадами — це можливе збільшення концентрації розчиненого алюмінію у ґрунтовому профілі, а його присутність, як уже згадувалось, є причиною багатьох пошкоджень рослин, а отже, зменшення продуктивності лісових біогеоценозів. Стосовно ж хімічного *вивітрювання ґрунтів*, яке відбувається за участю ґрунтових кислот, то воно вивчене недостатньо.

За даними спеціалістів, лісові ґрунти вразливіші до впливу кислих опадів, ніж окультурені. Стосовно ж молодих насаджень, то вони дуже чутливі до шкідливого впливу кислого дощу, оскільки підкислення ґрунту сповільнює кругообіг поживних речовин. Це пов'язане з тим, що у молодому насажденні "контроль" екосистеми за збереженням поживних речовин дуже малий.

Схема можливих процесів впливу кислих дощів та інших емісій на деревні рослини зображена на рис.6.44.

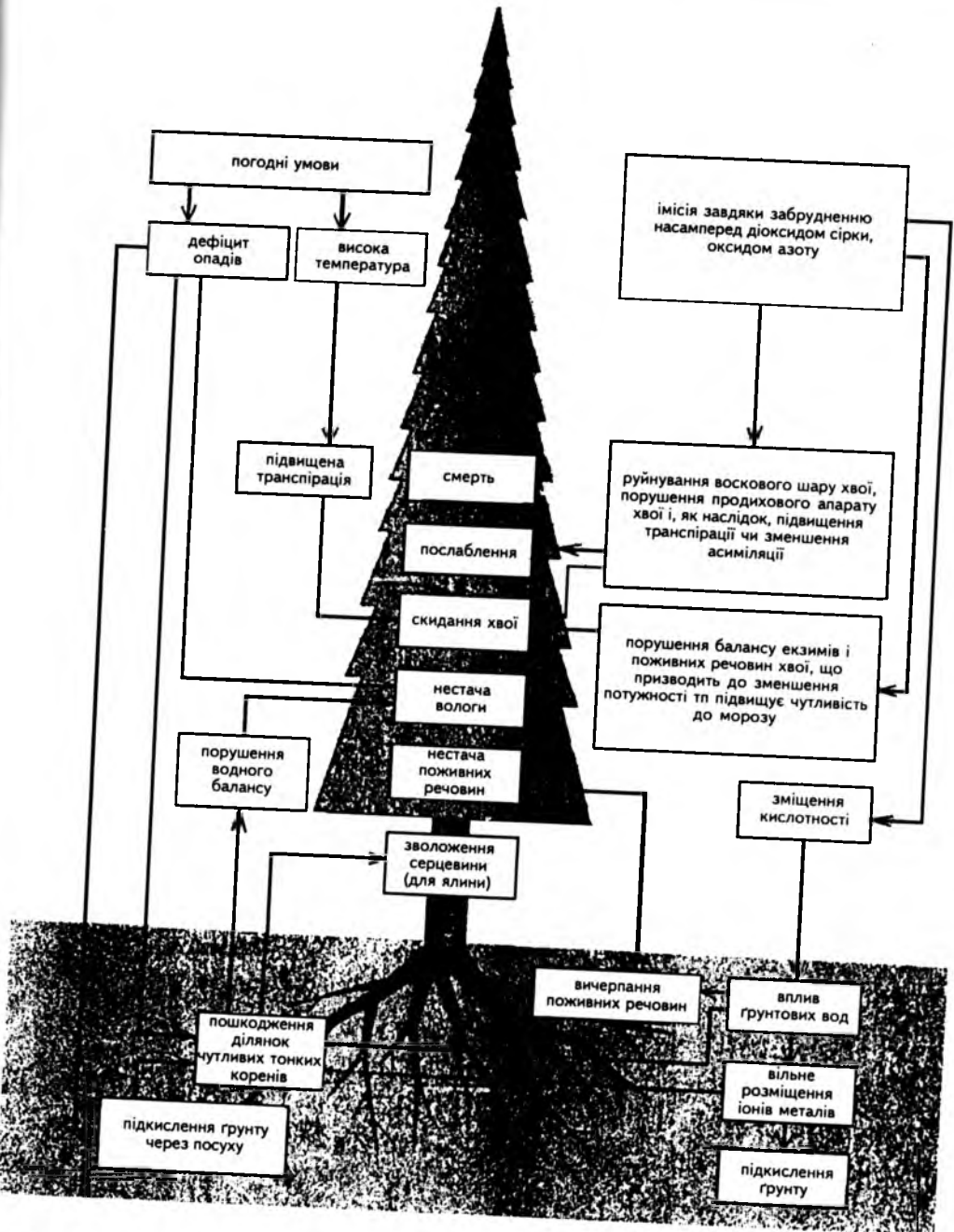


Рис. 6.44. Спрощена схема можливих процесів при "смерті лісу". Впливи можуть не залежати один від одного або взаємно посилюватись у перспективі.

6.3.2.13. Алогенні (екзогенні) сукцесії в зоні атмосферних забруднень

Стреси, нав'язані лісовим екосистемам атмосферними забруднювачами, розглядають як алогенний процес ХХ ст., потенційно небезпечний для лісових екосистем.

Зазначимо, що в центрі Європи в кінці 60-х років в одному лише адміністративному районі Усті (колишня ЧССР) було пошкоджено сірчистими викидами теплових станцій і хімічних підприємств 55 тис. га лісу, причому ялицеві ліси на площі 15 тис. га були знищені повністю. На значних ділянках у недалекому минулому чудових лісів зовсім не відбулася лісова сукцесія. Вважають, що в центральноєвропейських вічнозелених лісах 1 млн га деревостанів серйозно пошкоджені, а 100 тис. га — гинуть.

Проведена ще в 1969 р. міністерством сільського господарства США аерофотозйомка лісових насаджень, охоплених атмосферними викидами велетенської міської агломерації Лос-Анджелеса, виявила, що 1,3 млн дерев сосни жовтої (або сосни Жиффрея) на площі понад 405 км² були тою чи іншою мірою пошкоджені. У широкому ареалі одночасно виявлено загибель сосни жовтої із-за зараження короїдом пригнічених викидами дерев. У цих же насадженнях значно пошкоджені віддалені один від одного екземпляри ялиці одноколірної. Стосовно ж сосни Ламберта, кедра ладанного і дуба каліфорнійського, то їх хвоя і листя зазнали лише незначних пошкоджень. Протягом 1968–1972 рр. загибель сосни жовтої становила 10–12%, згодом відпад цього виду продовжувався.

На думку дослідників, втрата домінантного виду (за естетичними ознаками найкращого в цих рекреаційних лісах) зумовить суттєві зміни в лісовій екосистемі. Складено прогноз, згідно з яким дві третини експериментальної ділянки буде зайнято в основному ялицею одноколірною. Друге місце за нею займе, скоріше за все, кедр ладанний. Поширення сосни Ламберта обмежується її більш слабкою конкуренцією та зараженням ялівцевоаягідником. На оголених і сухих гірських хребтах передбачається заліснення дубом каліфорнійським і чагарниками.

Вчені звертають увагу на сукцесії не лише популяцій деревних порід, але й у чагарниковому і трав'яному ярусах. Водночас коли більшість деревних порід, які мають товарне значення, добре розвиваються на ґрунтах із низьким показником рН – 3,5, то різноманітні чагарники виявляють більшу чи меншу чутливість до низького ґрунтового рН. Наприклад, у провінції Альберта (Канада) виміри на лісових площах, підкислених принесеною вітром елементарною сіркою, показали, що при рН ґрунту від 5 до 4 кількість видів чагарників у нижньому ярусі скоротилася, при рН від 4 до 3 збереглося тільки декілька видів, а при рН нижче 3 — чагарниковий ярус зник зовсім.

Вдалося одержати узгоджені дані між рівнем забруднення атмосферного повітря і станом рослинності різних ярусів лісового біогеоценозу. Лісову рослинність досліджували в семи подібних деревостанах, розташованих вздовж 50-кілометрової трансекти, прокладеної у

верхів'ї р. Огайо (США). Деревостани розміщалися за градієнтами забруднення атмосферного повітря підвищеними концентраціями хлоридів, фторидів, оксиду сірки і, можливо, інших забруднювачів. Результати цих досліджень виявили, що видова насиченість (насиченість видів), однорідність (індекс домінантності) та індекс різноманітності Шеннона були звичайно знижені як у верхньому деревному ярусі, так і в нижчих підліскових та трав'яних ярусах тих насаджень, які знаходилися ближче до промислових джерел атмосферного забруднення. Характерно й те, що зростаюче забруднення веде до розрідження верхнього пологу, сприяючи тим самим ряснішому заселенню нижніх ярусів. Різко зменшується в усіх ярусах, відповідно до збільшення рівня забруднення повітря, присутність клена цукристого, тоді як каштан кінський виявився толерантним до повітря поганої якості.

На думку У.Х.Сміта, ступінь негативного впливу забрудненого повітря на сукцесію і видовий склад лісового біогеоценозу змінюється залежно "від віку і сукцесійного стану лісу" (1985). Виявляється, що найчутливіші до полютантів види першими вступають у ранні етапи сукцесії. Середньочутливі і толерантні дерева звичайно належать до середньо- і пізньосукцесійних етапів. На останніх стадіях сукцесії лісові угруповання чинять найбільший опір змінам видового складу. В цілому, — вважає автор, — найстійкішими до полютанто-забруднювальних факторів є екосистеми, які перебувають у стадії зрілості (табл.6.18).

Створення модельних систем, побудованих на даних інвентаризації компонентів лісових біогеоценозів, передусім деревостанів і процесів, які в них відбуваються, дає можливість ученим і практикам прогнозувати сукцесійні процеси і, якщо це можливо, оптимізувати їх. Підсистеми, які розглядають на рівні деревостану, включають динаміку популяцій, потік окислювачів, ріст дерев, утворення і розклад підстилки, плодоношення, динаміку популяцій дрібних ссавців тощо. Взаємодію на рівні угруповання в екосистемі хвойного лісу зображено на рис.6.45.

Як відомо, розрізняють залежно від властивостей середовища два типи сукцесій: первинні і вторинні. У випадку хіміко-деградогенних процесів (рис.6.46), коли на місці лісових біоценозів появилися пустища (території довкола гірничих і металургійних підприємств), маємо справу з *первинною сукцесією*. В умовах повторного заселення цих ділянок (рекультивация і залужнення) відбуваються незворотні зміни місцезростання, що й зумовить наступну прогресуючу зміну біоценозів. Такі первинні сукцесії (антропогенні і природні) можна спостерігати в зоні впливу азотного комбінату поблизу м.Пулава (Польща), які стали результатом значних зусиль науковців і практичних працівників, вжиття ряду еколого-компенсаційних заходів.

Коли ж хіміко-деградогенні процеси не зайшли надто далеко і не призвели до повного руйнування біоценозу та його едафотопу за умов усунення негативних впливів полютантів, у даній конкретній місцевості може розвинути *вторинна сукцесія* відновлювального типу, яка в майбутньому завершиться клімаксовим станом.

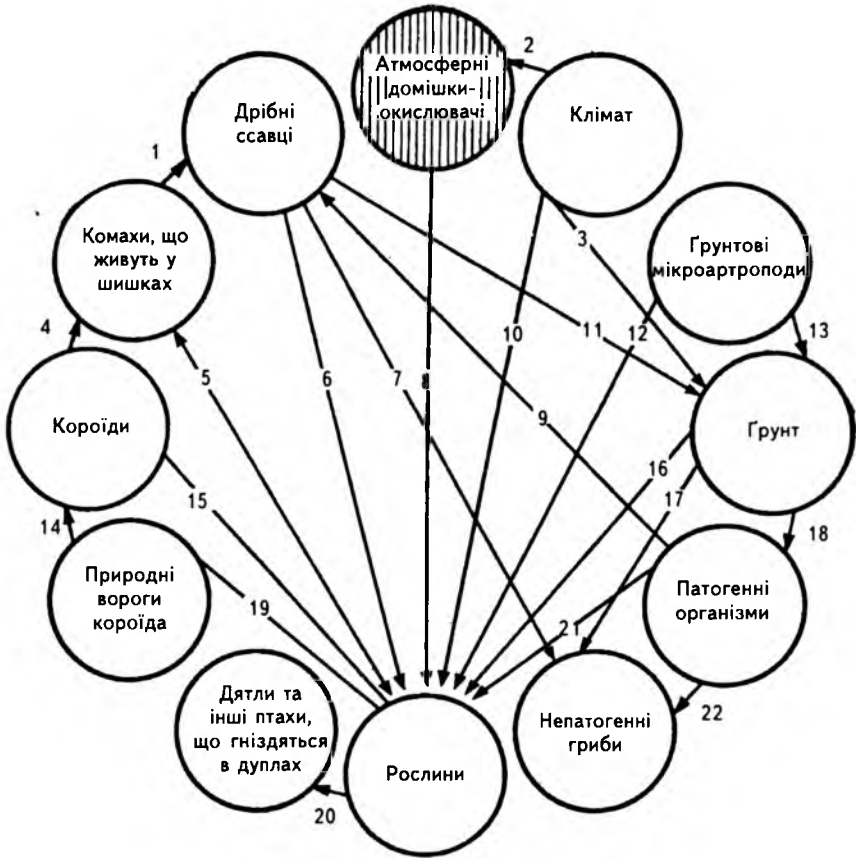


Рис. 6.45. Взаємодія на рівні угруповання в екосистемі хвойного лісу:

1 – конкуренція між дятлами і дрібними ссавцями; 2 – вплив клімату на концентрацію окислювачів у різних лісових угрупованнях; 3 – вплив метеорологічних опадів і температури на вологість ґрунту та його температуру в різних лісових угрупованнях; 4 – знищення короїдів хижаками – дятлами в різних лісових угрупованнях; 5 – вплив рясного урожаю шишок на популяції дрібних ссавців у різних лісових угрупованнях; 6 – вплив великого урожаю шишок на популяції дрібних ссавців у різних лісових угрупованнях; 7 – плодові тіла непатогенних грибів як їжа дрібних ссавців у різних лісових угрупованнях; 8 – загибель і захворюваність у різних лісових угрупованнях, зумовлена смогом; 9 – плодові тіла патогенів як їжа дрібних ссавців і різних лісових угруповань; 10 – вплив температури і стресового випаровування на видовий склад у різних лісових угрупованнях; 11 – залежність між ґрунтовими характеристиками і щільність популяцій дрібних землеривів у різних лісових угрупованнях; 12 – залежність між ґрунтовими мікроартроподами і рослинами; 13 – залежність між ґрунтовими характеристиками і популяцією мікроартропод; 14 – загибель короїдів, зумовлена природними ворогами в різних лісових угрупованнях; 15 – вплив короїдів на загибель і життєздатність дерев у різних лісових угрупованнях; 16 – залежність між ґрунтовими характеристиками, складом і ростом лісових угруповань; 17 – залежність між ґрунтовими характеристиками, розподілом видів і властивостями непатогенних грибів; 18 – залежність між ґрунтовими характеристиками, розподілом видів і властивостями патогенів; 19 – вплив виду лісового угруповання на популяції природних ворогів жуків-короїдів; 20 – розподіл і чисельність дятла в різних лісових угрупованнях; 21 – вплив патогенів на життєздатність і загибель дерев у різних лісових угрупованнях; 22 – залежність між патогенними грибами, складом і ростом рослинних угруповань.

Т а б л и ц я 6.18

Екосистеми в процесі розвитку

Характеристика	Незріла	Зріла
Енергетика		
Валова продукція / затрати на дихання (відношення P/R)	< 1	≈ 1
Валова продукція / біомаса лісу на корені (P/V)	Висока	Низька
Біомаса, підтримувана одиницею потоку енергії (B/E)	Низька	Висока
Чиста продукція (урожайність) Кормові ланцюги	Висока Лінійні, в осі, пасовищні	Низька Розгалужені, детритні
Структура		
Органічна речовина в цілому	Мало	Багато
Неорганічна біогенна речовина	Екстрабіотична	Інтрабіотична
Видове різноманіття – компонент різноманітності	Низьке	Високе
Видове різноманіття – компонент одпорідності	Низьке	Високе
Біохімічне різноманіття	Низьке	Високе
Ярусність і просторова гетерогенність (структурне різноманіття)	Слабо розвинута	Добре розвинута
Історичний аспект		
Спеціалізація ґле	Широка	Вузька
Розміри організму	Малі	Великі
Життєві цикли	Короткі, прості	Довгі, складні
Кругообіг поживних речовин		
Кругообіг мінеральних речовин	Незамкнений	Замкнений
Швидкість обміну поживними речовинами між організмом і оточуючим середовищем	Висока	Низька
Роль детриту в регенерації поживних речовин	Незначна	Значна
Тиск відбору		
Характер росту	Для швидкого росту (r - відбір)	Для регуляції росту (K - відбір)
	Кількість	Якість
Продукція		
Загальний гомеостаз		
Внутрішній симбіоз	Недорозвинутий	Розвинутий
Збереження поживних речовин	Погане	Добре
Стабільність (стійкість до зовнішніх впливів)	Низька	Висока
Ентропія	Висока	Низька
Інформація	Мала	Велика

Проте ліквідувати шкідливі для лісових екосистем виробництва або ж радикально змінити технології не так просто. Тому в умовах підвищеної концентрації забруднювачів атмосфери деревні рослини будуть



Рис. 6.46. Поодинокі всохлі дерева, що залишилися на місці знищеного емісіями Пулавського азотного комбінату сосново-дубового лісу (фото В.Дудзінського).

і надалі зазнавати таких пошкоджень або гинути, що, в свою чергу, зумовить серйозні порушення структури і функції лісових біоценозів. Зворотні реакції лісових порід і екосистем на надлишково шкідливі дози атмосферних забруднювачів визначені як взаємодія класу III (табл.6.19).

Т а б л и ц я 6.19

Лісові екосистеми помірної зони в умовах високих концентрацій забруднювачів у повітрі. Взаємодія класу III

Лісові ґрунти і рослинність: активність і зворотна реакція	Наслідки впливу на екосистему
Серйозні захворювання, тяжкі пошкодження листя Загибель	Різні зміни видового складу, зменшення біомаси, зростання ерозії ґрунтів, виснаження запасів поживних речовин, зміна кліматичних гідрологічних характеристик Спрощення або знищення лісів

Як бачимо, взаємодія класу III (взаємодії класів II і I — це лише прояв деяких ознак негативного впливу полютантів на окремі деревні рослини) між лісовими екосистемами й атмосферними забруднювачами, — зауважує У.Х.Сміт, — є однією із найруйнівніших зворотних реакцій. Він зазначає, що забруднення повітря є одним із найзначніших сучасних антропогенних стресів, який зазнають лісові екосистеми помірної зони. Найпершим наслідком стресу забруднення повітря слід визнати не драматично швидко загибель лісів поблизу точкових джерел, а поступові непомітні зміни метаболізму і видового складу на величезних площах помірної зони протягом тривалого періоду. Розуміння цього факту дасть змогу раціонально оцінити загальну вартість різних видів технологій. Провести таку оцінку життєво необхідно.

Це застереження вченого стосується не лише лісових екосистем, розташованих неподалік потужних джерел забруднень. Центральноевропейські трансконтинентальні емісії, які перетинають Українські Карпати, кумулюються в незахищених організмах гірських лісових екосистем, тому вже сьогодні слід пильно вивчити ці процеси, щоб у майбутньому не трапилася екологічна катастрофа, яку переживає центрально-європейський регіон.

В ході деградації лісових біогеоценозів під впливом зростаючого антропогенного впливу досить легко діагностуються шість основних етапів, або діапазонів, стану екосистеми (табл.6.20). Ці показники да-

Т а б л и ц я 6.20

Етапи антропогенних змін

Діапазон стану екосистеми в процесі деградації	Діапазон
Нормальні флуктуації.	Діагностичні ознаки мінімально відрізняються від середніх значень
Екстремальні флуктуації.	Діагностичні ознаки відхиляються до меж амплітуди флуктуацій
Хронічні зміни.	Суттєво змінюються другорядні ознаки при стабільності головних
Гострі зворотні зміни.	Суттєво змінюються головні ознаки при збереженні залишкових
Гострі незворотні зміни.	Найбільш повна втрата діагностичних ознак вихідної екосистеми
Повна деградація.	Екосистема відсутня

ють змогу детально і оперативно оцінити наростання антропогенного навантаження, прогнозувати наступні негативні впливи на лісові біогеоценози і моделювати майбутні сукцесії. У сучасній екології надзвичайно суттєве значення має вивчення механізмів підтримування відносної рівноваги і стійкості в біогеоценозах, які підпадають під вплив негативних факторів техногенного й урбогенного середовища.

Розділ 7

БІОСФЕРОЛОГІЯ (ГЛОБАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ)

7.1. ЕВОЛЮЦІЯ БІОСФЕРИ

Еволюція біосфери тривала понад 3 млрд років і відбувалася під впливом алогенних (зовнішніх) сил, таких, як геологічні і кліматичні зміни, й автогенних (внутрішніх) процесів, зумовлених активністю живих компонентів екосистеми.

Перші екосистеми, які існували на початкових етапах розвитку біосфери, були населені надзвичайно дрібними анаеробними гетеротрофами, які живилися органічною речовиною, синтезованою в ході абіотичних процесів. Потім відбувся, за образним висловом Ю.Одума, “популяційний вибух” автотрофних водоростей, який перетворив атмосферу із *відновлювальної в кисневу* (рис.7.1).

Протягом тривалого геологічного часу організми еволюціонували і створили системи більш складні та різноманітні, здатні контролювати атмосферу. Вони постійно поповнювалися крупними і високоорганізованими видами багатоклітинних організмів. Вважають, що в межах цього компонента угруповання еволюційні зміни головним чином відбувались шляхом природного відбору, діючого на видовому і нижчому рівнях. “Можливо, — зауважує Ю.Одум, — що природний відбір на вищих рівнях теж відіграє важливу роль, особливо *спряжена еволюція*, тобто взаємний відбір залежних один від одного автотрофів і гетеротрофів, і груповий відбір, або відбір на рівні угруповань, який веде до збереження ознак, сприятливих для групи в цілому, навіть якщо вони несприятливі для конкретних носіїв цих ознак”.

Еволюція організмів і кисневої атмосфери зробили біосферу Землі надзвичайно унікальним явищем в Сонячній системі (рис.7.2). На зорі зародження життя на Землі атмосфера містила азот, аміак, водень, вуглекислий газ, метан і водяну пару. Крім названих речовин, до її складу входили ще хлор, сірководень та інші отруйні для багатьох сучасних організмів гази. Склад атмосфери в ті часи значною мірою визначався присутністю вулканічних газів. Як бачимо, вільного кисню в атмосфері ще не було.

Через відсутність кисню не існувало й озонового шару, здатного екранувати згубну дію ультрафіолетового випромінювання Сонця, яке вільно досягало поверхні суші і води. Парадоксально, але факт: це згубне випромінювання і породило хімічну еволюцію, яка зумовила утворення

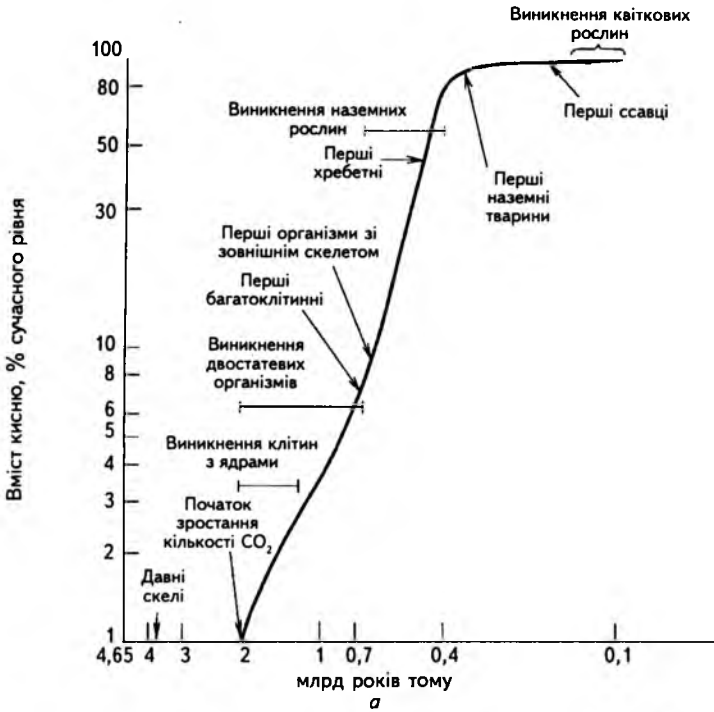


Рис. 7.1. Еволюція біосфери та її кисневої атмосфери:

а – датування подій біологічної еволюції на тлі припустимої зміни рівню кисню; б – геологічні періоди і виникнення основних біотичних компонентів за даними палеонтологічного літопису.

складних органічних молекул, таких, як амінокислоти, з яких виникли примітивні живі системи.

Водночас абіотичні процеси, такі, як розклад водяної пари під дією ультрафіолету, давали достатню кількість озону, щоб утворити деякий

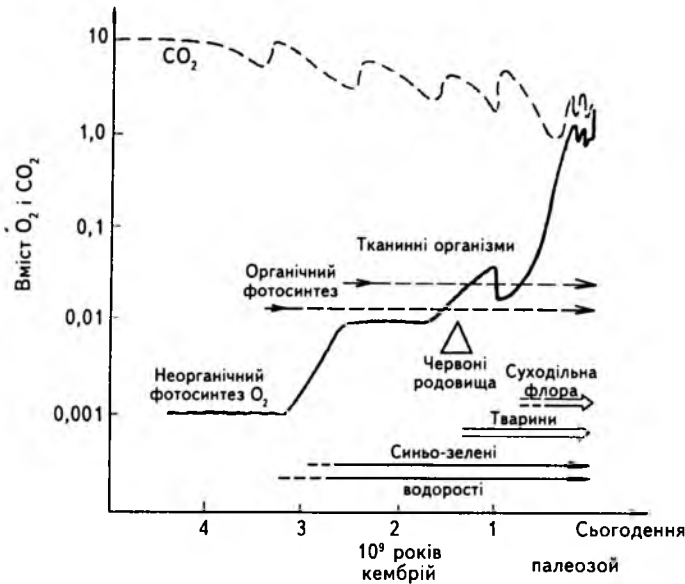


Рис. 7.2. Еволюція біосфери.

захист від цього вбивчого випромінювання. Зрозуміло, що доти, доки атмосферного кисню і озону в доколосемному просторі було мало, життя могло розвиватися лише під захистом шару води.

Першими живими організмами були дріжджоподібні анаероби, які одержували енергію, необхідну для дихання шляхом бродіння. В зв'язку з тим що бродіння значно нижче за своєю ефективністю від аеробного дихання зі споживання кисню, примітивне життя не могло розвинути далі одноклітинних організмів. Мікроби, які існували під захистом товщі води, живилися органічними речовинами, що синтезувалися під впливом радіації у верхніх шарах і випадали на дно. Так протягом мільйонів років життя на Землі існувало у вкрай обмежених умовах розвитку, піддавалося численним небезпекам.

Обмеженість органічного корму створювала напругу відбору, яка й підштовхувала до виникнення фотосинтезу. Поступове збільшення у воді кисню за рахунок життєдіяльності організмів і його дифузія в атмосферу зумовили колосальні зміни в хімії Землі і зробили можливим швидке поширення життя і розвиток більш крупних і складних живих систем.

Численні мінерали, такі, як залізо, випали із води в осад і утворили характерні геологічні формації. В міру збільшення вмісту кисню в атмосфері шар озону у верхній частині атмосфери стає потужнішим, створюючи захист від потужного потоку ультрафіолетового випромінювання Сонця, що дало змогу життю "вийти" з моря на сушу. Одночасно розвиток аеробного дихання зробив можливою еволюцію складних багатоклітинних організмів. Вважають, що вони з'явилися після того, як вміст кисню в атмосфері досяг приблизно 8% його сучасного рівня. Це сталося майже 700 млн років тому, приблизно на початку кембрію.

Термін “докембрій” використовують для позначення того величезного періоду розвитку Землі, коли існували лише дрібні і примітивні “одноклітинні” форми життя. В кембрії відбувся еволюційний вибух нових форм життя, таких як губки, корали, черв’яки, молоски, морські макрофіти та предки насінневих рослин і хребетних. Завдяки здатності найдрібніших зелених рослин моря продукувати таку велику кількість кисню, яка перевищувала потреби в ньому усіх організмів, стало можливим заселення живими організмами за порівняно короткий час усієї Землі.

У наступний період *палеозойської ери* життя заповнило не лише усі моря, але й вийшло на сушу. Розвиток зеленої рослинності забезпечив велику кількість кисню і поживних речовин, які були необхідні для подальшої еволюції крупних тварин, таких, як динозаври, ссавці, нарешті, людина. Водночас до океанічного фітопланктону, який раніше складався із форм, в яких клітинні оболонки були утворені органічними речовинами, додаються нові форми з вапняковими, а згодом і кремнієвими панцирями.

Вважають, що коли приблизно в середині палеозою споживання кисню нарешті досягло кількості його утворення, вміст цього елемента в атмосфері був близьким до сучасного, близько 21%. З екологічної точки зору еволюцію біосфери можна порівняти з гетеротрофною сукцесією, за якою слідував автотрофний режим. Таку сукцесію можна створити в лабораторному мікрокосмосі, почавши із збагачення органічною речовиною культурального середовища. Із середини девона спостерігалися як підйом, так і падіння вмісту кисню.

Наприкінці палеозою відбулося помітне (може до 5% сучасного рівня) падіння вмісту кисню і підвищення вмісту CO_2 , яке супроводжувалося зміною клімату і послужило, як стверджують вчені, поштовхом до повсюдного “автотрофного цвітіння”. Воно й стало базою для створення колосальних запасів корисних копалин (кам’яного вугілля, нафти), на яких і виникла сучасна промислова цивілізація.

Згодом в атмосфері знову зменшилася кількість CO_2 , після чого це співвідношення стабілізувалося. Цей стан можна назвати “коливальним стаціонарним станом”. Однак слід зауважити, що створений людиною надлишок CO_2 і пилу може зробити цю нестійку стабільність ще нестабільнішою.

У процесі еволюції відбувалися зміни популяцій і біоценозів. Видовий склад угруповань змінювався тоді, коли виникали нові види, мінялася рясність або генетичний склад тих видів, які вижили. Вчені доходять висновку, що таксономічний склад біосфери ще не стабілізувався, а підтвердження цьому й дають спряжена еволюція і груповий відбір.

Спряжена еволюція – це тип еволюції угруповання, який характеризує взаємна селективна взаємодія великих груп організмів, які перебувають у тісному екологічному взаємозв’язку, такому, як рослини і рослиноідні крупні організми і їх мікроскопічні симбіонти або паразити та їх господарі.

Явище спряженої еволюції пояснюють адаптаціями, які відбуваються впродовж тривалого часу і проявляються у взаємному селективному впливі рослин і фітофагіє. Приклад такої еволюції — співжиття мексиканської акації і мурашок, які селяться на її шпичках. Якщо усунути мурашок, то комахи-фітофаги (яких звичайно поїдають мурашки) знищать усе листя акації, без якого дерева гинуть.

Спряженою еволюцією може бути охоплений не один, а декілька ланцюгів кормової мережі. Відомо, що метелик-монарх є зовсім неїстинним для хребетних хижаків. Виявляється, що він живиться молочним соком деревних рослин, який є отруйним (високотоксичний глюкозид) для хребетних хижаків. *Взаємний відбір зумовлює еволюцію в напрямі різноманітності, взаємозалежності і гомеостазу. Груповий відбір — це природний відбір в групах організмів, не обов'язково пов'язаний мутуалістичними зв'язками.* При цьому відборі відмирає ціла популяція, а не лише окремих генотип. Слід зазначити, що механізм групового відбору ще слабо вивчений.

У процесі спряженого і групового відборів відбувається еволюція і становлення сучасних біогеоценозів (водних і наземних). Біогеоценози земної кулі утворюють біогеоценотичний шар, вивченням якого і займається біогеоценологія — розділ екології, розглянутий нами в попередньому розділі.

Сукупність усіх біогеоценозів (екосистем) нашої планети утворює велетенську глобальну екосистему, названу біосферою. Науку, яка вивчає структуру і динаміку біосфери, глобальні енергетичні і геохімічні потоки, називають біосферологією, або глобальною екологією.

7.2. СУЧАСНЕ УЯВЛЕННЯ ПРО БІОСФЕРУ

Вперше термін “біосфера” — “сфера життя” — був використаний австрійським вченим-геологом Едуардом Зюссом (найвизначніша праця “Лице Землі” про розвиток земної кори) ще в минулому столітті (1875). Однак він не дав визначення цього поняття. Сучасне його тлумачення, яке прийняте в усьому світі, належить українському вченому В.І.Вернадському — першому президенту Української Академії наук (1919). Наукові уявлення про біосферу як “живу” оболонку Землі вчений виклав у своїх лекціях, прочитаних у Карловому університеті в Празі та Сорбонні в Парижі протягом 1923–1924 рр. Згодом ці положення були узагальнені в книзі “Біосфера” (1926).

В.І.Вернадський розглядає життя як вищу форму розвитку матерії на Землі. Живі організми, — стверджує вчений, — перетворюють космічну сонячну енергію у земну, хімічну і створюють нескінченну різноманітність нашого світу. Ці живі організми своїм диханням, своїм живленням, своїм метаболізмом, своєю смертю і своїм розмноженням, постійним використанням своєї речовини, а головне — триваючою сотні мільйонів років безперервною зміною поколінь, своїм народженням і розмноженням про-

довжують одне з найграндіозніших планетарних явищ, що не існує ніде, крім біосфери.

Отже, біосфера — це оболонка Землі, яка включає частини атмосфери, гідросфери і літосфери, заселені живими організмами. Але повернемося до визначення біосфери, яке дав В.І.Вернадський, підкреслюючи скрізь її відмінні особливості, зокрема: а) біосфера являє собою оболонку життя — ділянку існування живої речовини; б) біосферу можна розглядати як ділянку Земної кори, зайнятої трансформаторами, які переводять космічні випромінювання в діяльну земну енергію — електричну, хімічну, механічну, теплову і т.д.

Якщо В.В.Докучаєв вважав біотичні і абіотичні фактори рівноправними у творенні історичного живого тіла — ґрунту, то В.І.Вернадський, перейшовши на глобальний рівень осмислення планетарних процесів, довів, що провідним фактором, який перетворює образ Землі, є життя. Його особливість полягає не лише в прискоренні хімічних реакцій — деякі реакції поза організмами взагалі не відбуваються при нормальних температурах і тисках. Наприклад, жири і вуглеводи окислюються в організмі при температурі близько 37°C, а поза ним для їх окислення необхідна температура до 450–500°C. Як відомо, в організмах діють, за словами академіка І.П.Павлова, “збудники життя”. Сьогодні вони відомі під назвою “ферменти”, або “ензими”.

Ці нові уявлення про роль ферментів у життєвих процесах дають підстави існуванню ще й такого визначення біосфери: *це та оболонка Землі, в межах якої фізико-географічні умови забезпечують нормальну роботу ферментів.*

Біосфера в сучасному розумінні — це глобальна відкрита система зі своїм “входом” (потік сонячної енергії, який надходить з космосу) і “виходом” (утворені в процесі життєдіяльності організмів речовини, які із-за різних причин “випали” із біологічного кругообігу, так званий вихід “в геологію” — кам’яне вугілля, нафта, осадкові породи тощо). З позицій кібернетики ця велетенська система, котра, як і її складові — біогеоценози, описується як “чорний ящик”. Процеси, що відбуваються всередині нього, закодовані природою. Можна із впевненістю сказати, що система в її основних рисах є саморегульованою, самоорганізованою. Екологи пояснюють самоорганізацію системи інформацією, яка пронизує екосистему. Вона міститься в живих організмах, в їх генетичному коді і здатності адаптуватися до змін умов середовища. Отже, саморегулювання екосистеми забезпечується живими організмами.

Такий підхід дає підстави вважати біосферу централізованою кібернетичною системою, оскільки в ній один елемент (підсистема) — живі організми — відіграє домінуючу, центральну роль у функціонуванні системи в цілому.

Згідно із законом необхідної різноманітності Віннера – Шеннона – Ешбі, який вважають основним кібернетичним законом, кібернетична система лише тоді володіє стійкістю для блокування зовнішніх і внутрішніх збурень, коли вона має достатнє внутрішнє різноманіття. Це різноманіття в основному і створюється живими організмами. Досить сказати, що сьогодні

на Землі існує близько 2 млн видів організмів, з них частка рослин становить 500 тис. видів, а тварин — 1,5 млн видів (табл. 7.1).

Виходячи із екосистемних уявлень, видове різноманіття — це не просто якась арифметична величина, нижче якої не мав би опускатися живий світ, а реальна потреба буквально кожного суцього на планеті виду в трофічних ланках біогеоценозів і біосфери в цілому. Коли поліські лебеді відлітають взимку до Африки і вона їм на кілька місяців стає батьківщиною, значить, вони потрібні тій гостинній африканській землі і якійсь конкретній екосистемі.

Тому не випадково новостворений у 1948 р. Міжнародний союз охорони природи і природних ресурсів (МСОП) буквально на другий рік своєї діяльності організував комісію з проблем рідкісних і зникаючих видів. Створена Червона книга МСОП включає: перший том — 236 видів (292 підвиди) ссавців, другий том — 287 видів (341 підвид) птахів, третій том — 36 видів і підвидів земноводних і 119 — плазунів. Спеціальні томи присвячені рідкісним риbam (четвертий) і рослинам (п'ятий). Кожна країна, на території якої проживає вид, занесений до Червоної книги МСОП, несе моральну відповідальність перед усім людством за збереження цього скарбу природи. Ці види необхідно зберегти заради нормального функціонування сучасної біосфери, яка й сьогодні еволюціонує, збагачуючи видове різноманіття.

Т а б л и ц я . 7 . 1

Чисельність різних груп організмів в біосфері

Група	Кількість видів (приблизно)	Група	Кількість видів (приблизно)
Всього	500000	Всього	1500000
В тому числі		В тому числі	
Водорості	25000	Найпростіші	15000
Бактерії,	100000	Губки	5000
гриби		Кишкопорожнинні	9000
Лишайники	18000	Черв'яки	19000
Вищі		Молюски	105000
Мохоподібні	20000	Членистоногі	50000
Плавунові	800	(без комах)	
Хвоцеві	30	Комахи	1000000
Папороте-	6000	Голкошкірі	5000
подібні		Хордові	48000
Голонасінні	600	(включаючи хребетних)	
Покритонасінні	200000-	з них	
3000		Птахи	10000
		Ссавці	6000

За даними українського палеоботаніка О. П. Фесуненка, кількість родів вищих рослин становила: в селурі (близько 400 млн років тому) — 1 рід, в девоні (350 млн) — 36, в інтервалі від карбону до тріасу (200 млн) — 150–200, від юри до неогену (150 млн до нинішніх днів) — 250–330. Таким чином, збагачення видового різноманіття, що добре ілюструють наведені факти, — це загальна тенденція сучасного розвитку біосфери, яка сприяє усуненню зовнішніх і внутрішніх перешкод і підтримці системи в стані гомеостазу.

Ю.Одум (1986) наводить витяг із однієї з американських програм (програма збереження генетичних ресурсів, керівник Девід Кофтон, Каліфорнія), в якій викладена точка зору вчених з приводу глобальної загрози втрати видового різноманіття: “Біологічне різноманіття тварин, рослин і мікроорганізмів являє собою фактор фундаментальної важливості для виживання людства”. Термін “генетичні ресурси” можна визначити як генетичне різноманіття, яке відіграє вирішальну роль у задоволенні всіх потреб суспільства.

Характерна особливість біосфери як “плівки життя” — це її гетерогенність, мозаїчність, причому кожна окрема однорідна ділянка (“біогеоценоз”, “екосистема”) здатна до саморегуляції і повного самовідновлення біоти. Екосистеми перебувають у постійній взаємодії одна з одною, створюючи разом гігантський кругообіг речовин в межах біосфери.

7.3. СТРУКТУРА БІОСФЕРИ

7.3.1. ІЄРАРХІЯ БІОСФЕРИ

Структуру біосфери слід розглядати з позиції ієрархії систем. М.Ф.Реймерс (1994) пропонує такі принципи формування ієрархії: 1) дублювання відносно різноякісних структур, які становлять у своїй організованій сукупності щось нове, тобто наявність властивостей емерджентності (древні говорили: ціле більше окремих його частин); і 2) визначення функціональної мети організації у рамках зв'язків зі середовищем і внутрішніми можливостями системи. Розміри системи або характер розмірів — це просторова її протяжність (об'єм, площа) або маса, а також мінімальна (максимальна) кількість підсистем, яка дає змогу системі існувати і функціонувати зі здійсненням саморегуляції і самовідновлення в межах свого характерного часу. Дослідник залежно від потреб і можливостей сам визначає, які ієрархічні рівні і в якому обсязі буде вивчати.

Наприклад, чи можна було б в один і той же час, користуючись різними технічними можливостями (міжпланетний корабель, супутник, літак, автомобіль), виділити і дати коротку характеристику окремим ієрархічним одиницям системи “біосфера Землі”? Космонавт з міжпланетного корабля зафіксував би овал нашої планети зі серпанком атмосфери, тобто всю біосферу. Космонавт розрізнув би окремі материки (Європа — Африка), суходоли і акваторії, атмосферну хмарність тощо, і лише його бортові оптичні системи могли б виділити окремі біогеоценози (листяного чи хвойного лісу, озера чи луку). Льотчик побачить менше — окремі біогеоценози, але водночас декілька десятків (поля, сади, виноградники, лісосмуги і т.п.), і лише його дистанційні оптичні прилади можуть встановити видовий склад і його рясність, густоту і якість рослинного покриву. Автомобіліст, в свою чергу, може детальніше оглянути лише один біогеоценоз, який він пересікає, головним чином його видову і просторову структуру. Пішохід, а більше того, якщо він спеціаліст, може охарактеризувати конкретний біогеоценоз, в якому він знаходиться в да-

ний момент, зокрема його структуру (в цілому), структуру фітоценозу (видову, просторову, екологічну), головні трофічні зв'язки тощо.

Варто, розглядаючи цей приклад, навести слідом за М.Р.Реймерсом аналогію з людським організмом: “в поле зору попадає передусім індивід як ціле, найкрупніші його блоки і окремі клітини, а складені з них тканини, органи і системи органів — вся внутрішня ієрархія систем — виявляється поза полем пильної уваги дослідників. У вивченні людського організму, яким займаються вже сотні років спеціалісти різного профілю, ще надзвичайно багато “білих плям”. Ще більше їх у такого велетенського організму, який називається біосферою”.

В наведеному прикладі ми розглянули *просторову ієрархію* біосфери. Однак кожна із наведених ієрархічних систем (глобальна, регіональна чи локальна екосистеми) має не лише просторові, але й *часові виміри*. Згадаймо у Т.Г.Шевченка (“Сон”):

Летим. Дивлюся, аж світає,
Край неба палає,
Соловейко в темнім гаї
Сонце зустрічає.
Тихесенько вітер віє,
Степи, лани мріють,
Між ярами над ставами
Верби зеленіють.
Сади рясні похилились,
Тополі поволі
Стоять собі, мов сторожа,
Розмовляють з полем.
І все то те, вся країна,
Повита красою,
Зеленіє, вмивається
Дрібною росою,
Споконвіку вмивається,
Сонце зустрічас...
І нема тому почину
І краю немає!
Ніхто його не додбає
І не розруйнує...

Це картина ранкового лісостепового ландшафту батьківщини поетової, а також його компоненти — степи, лани, сади, стави. Поет розглядає світ (краєвид, ландшафт) у просторі і часі (минулому, сучасному і майбутньому).

Таким чином, *системний час* — це час, який ми розглядаємо в аспектах періоду існування даної системи, або процесів, які в ній відбуваються. Поєднання мети системи, її характерного часу і простору створюють передумови для дії закону оптимальності. Відомо, що оновлення усієї живої речовини біосфери Землі здійснюється в середньому за вісім років. Водночас речовина наземних рослин (фітомаса суші) відновлюється приблизно за 14 років. В океанах циркуляція речовин відбувається набагато швидше — вся маса живої речовини відновлюється за 33 дні, тоді як фітомаса океану — кожний день.

7.3.2. ВЕРТИКАЛЬНА СТРУКТУРА БІОСФЕРИ

В 1931 р. вийшла стаття В.І.Вернадського “Про межі біосфери”. Проте слід нагадати, що вчений до цієї проблеми звернувся ще в 1926 р.

Однак тоді наука ще не нагромадила достатньої кількості інформації, яка б дала повну відповідь на питання: де проходять межі біосфери? Наприклад, не підтвердилося передбачення вченого про заселення усєї осадної оболонки Землі бактеріальним життям. Відомо, що розподіл мікроорганізмів у підземних водах, а значить, і нижня межа біосфери на континентах визначається двома факторами: температурою води і концентрацією в ній мінеральних солей. Живі бактерії можуть існувати у водах із температурою до 100°C, тоді як активна їхня життєдіяльність проявляється на межі близько 80°C. Крайня межа соляного розчину — 270 г/л, що в 10 разів перевищує концентрацію води океану.

Передбачення В.І.Вернадського про повсюдне поширення життя в океані до самого його дна збулося. Однак це підтвердилося через декілька десятків років — у 1960 р., коли батискаф “Трієст” із Жаком Піккардом і Доном Уолшем торкнувся дна Маріанської западини на глибині 10919 м від точки занурення. Аквавати на великій глибині побачили життя, про яке В.І.Вернадський тільки догадувався: “Повз батискаф пропливали плоскі риби, завширшки в долоню, на дні лежала червона креветка. Поверхня дна була покрита якимись горбочками, напевно, створеними живими організмами. Океан виявився заселеним до самих великих своїх глибин”, — пише А.В.Лаппо. Сьогодні можна стверджувати, що океанічна межа біосфери перебуває на глибині близько 11 км (рис.7.3).

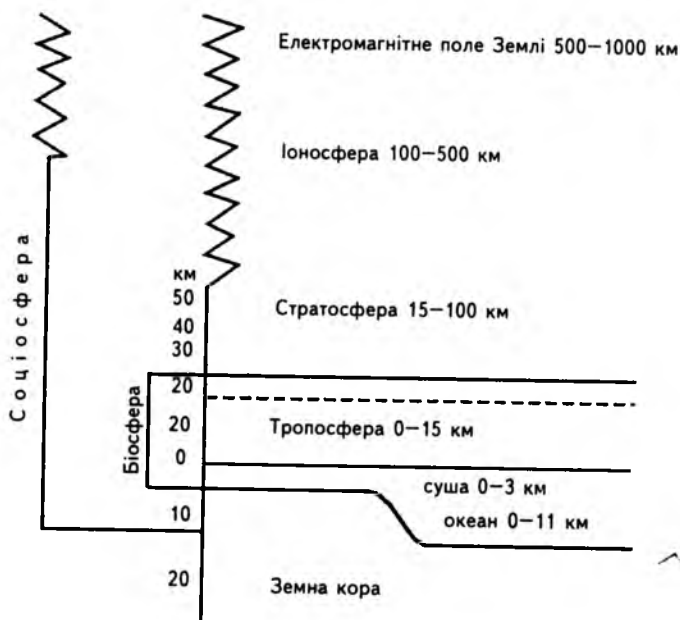


Рис. 7.3. Сфери Землі.

Де ж, на якій висоті проходить верхня межа біосфери і як її визначити? За В.І. Вернадським, до біосфери можна віднести ті зони Землі, де існують аборигенні угруповання живих організмів. Однак слід уточнити, що в цій зоні, яку ще називають *аеробіосферою* (рис.7.4), організми

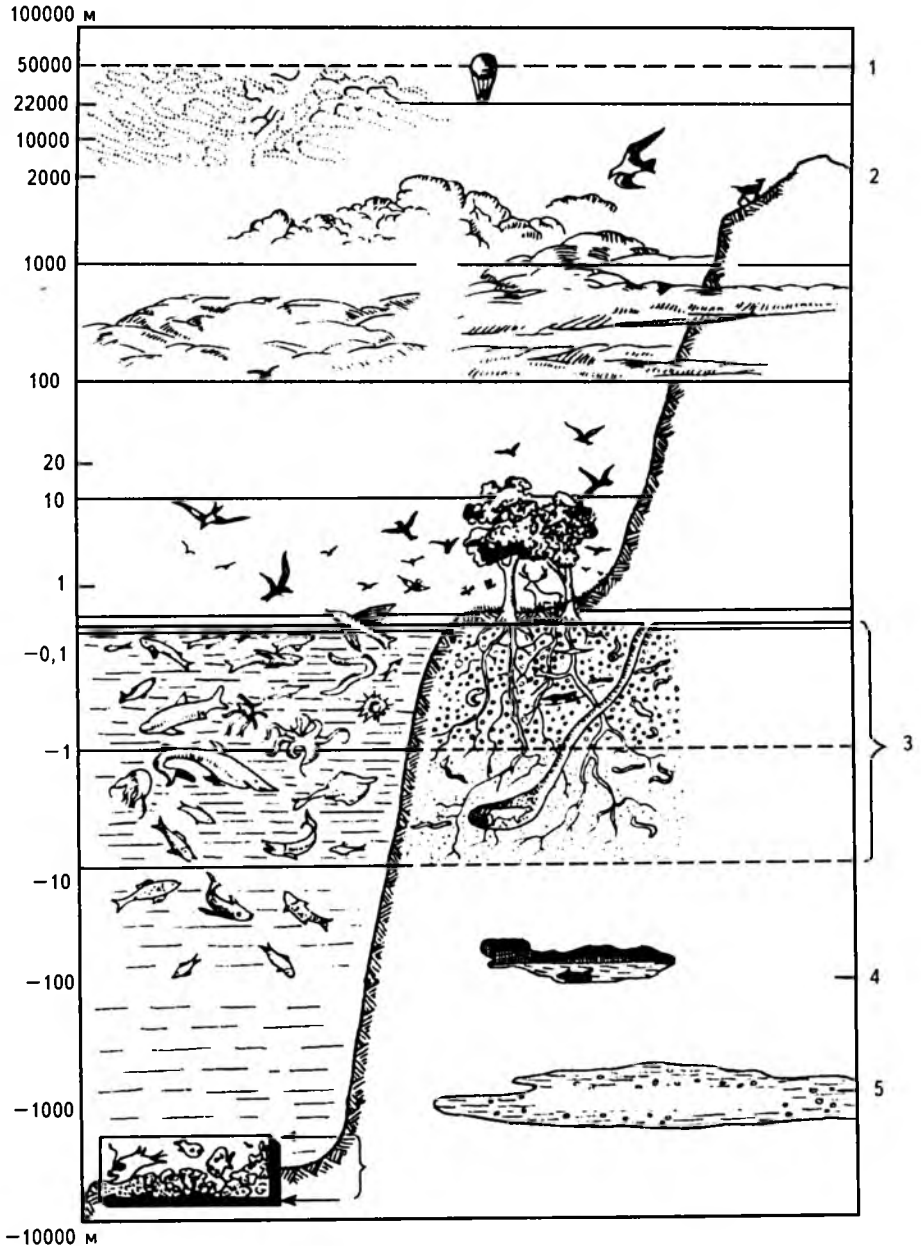


Рис. 7.4. Вертикальна структура біосфери.

1 – ультрафіолетове проміння; 2 – межі снігу; 3 – ґрунт і едафон; 4 – печерні тварини; 5 – нафтові бактерії.

не живуть, вони сюди лише залітають (птахи, комахи). Повітряні потоки піднімають і переносять міриади мікроорганізмів, вірусів, які живуть головним чином в краплях вологи. Тут можна зустріти пилок, спори і насіння рослин, тут є звичними біогенні речовини — біоліни і фітонциди. Тут вирує життя, особливо в його товщі від декількох метрів від поверхні суші чи води до приблизно 50–300 м. Цю частину атмосфери М.Ф.Реймерс (1994) вважає екотоном між *террабіосферою* і *гідробіосферою*, з одного боку, і тропосферою — з іншого. Ту частину тропосфери, куди лише спорадично піднімаються перелітні птахи, зграї сарани чи якісь скупчення комах, автор відносить до тропобіосфери. Над останньою поза шаром позитивних температур лежить відносно тонкий шар *альтобіосфери* (лат. *альтус* — високий). Тут, де температура середовища не піднімається вище 0°C, життя можливе лише завдяки прямій сонячній інсоляції (рис.7.5).

Зону, яка прилягає до біосфери зверху, американські вчені назвали *парабіосферою* (грецьк. “пара” — біля, при). В цій зоні випадково з’являються мікроорганізми і їхні спори, не здатні до активного метаболізму через високу температуру і тиск, як в зоні життя осадних порід, яку М.Ф.Раймерс називає *гіпобіосферою*, оскільки тут, навпаки, низька температура, малий атмосферний тиск і вплив космічного опромінювання та короткохвильової частини сонячного спектра. У вищих шарах атмосфери, розташованих за парабіосферою, життя відсутнє, але можуть міститися біогени. Це *анобіосфера* — аналог метабіосфери глибин Землі. На рис.7.6 зображені межі поширення живих організмів від висоти і глибини.

Аналізуючи наведені дані про нижню і верхню межі біосфери, а також фізико-хімічні умови, що їх визначають, А.В.Лаппо (1970) виділяє три групи життєзабезпечуючих факторів.

По-перше, це достатня кількість вуглекислого газу і кисню. На Гімалаях, наприклад, зелений покрив обмежений висотою 6200 м, де парціальний тиск вуглекислого газу нижчий, ніж на поверхні моря. Однак і там життя не припиняється: його підтримують деякі види павуків і комах, які живляться органічними рештками, занесеними сюди вітром.

По-друге, достатня кількість вологи, яка забезпечує нормальний хід ферментативних процесів.

По-третє, сприятливий термічний режим, який виключає або надто високі температури (зумовлюють зертання білка), або надто низькі (припиняють роботу ферментів). Найживучішими є прокаріоти — бактерії і ціанобактерії. Їх можна зустріти в льодовиках Арктики, в скельних породах Антарктики, в гарячих джерелах з температурою до 98°C, а в підземних водах — і при 100°C.

Таким чином, потужність біосфери за вертикаллю в океанах охоплює всю товщу води і незначну донну плівку життя, а на континентах — тонкий надземний і потужний підземний шар. Уся земна поверхня нашої планети належить до біосфери, виключаючи, можливо, окремі високогірні ділянки, вкриті льодовиками, та безводні пустелі.

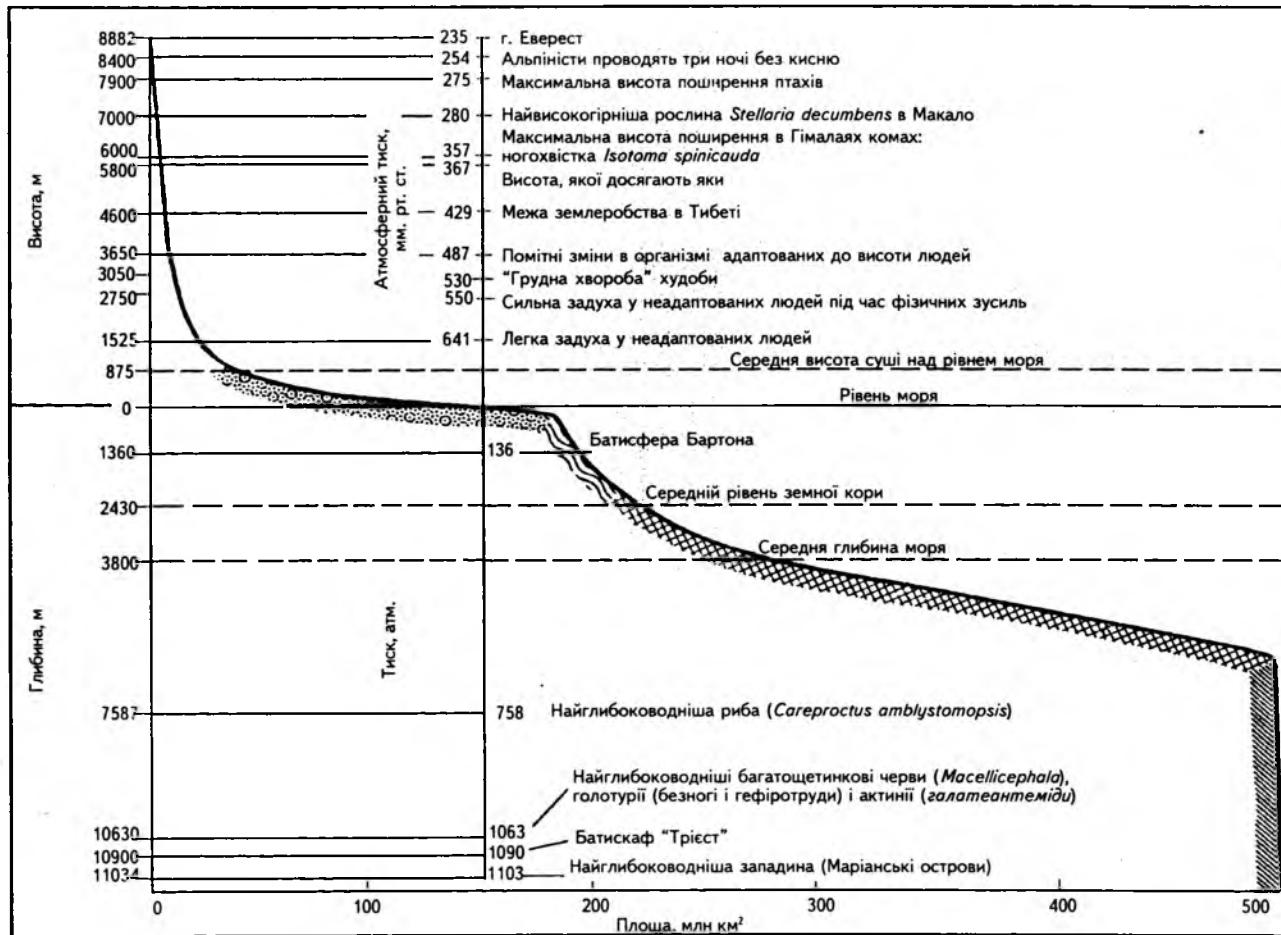


Рис. 7.5. Поширення живих організмів залежно від висоти і глибини:

1 – край материкового схилу; 2 – материковий схил; 3 – абіссальна котловина; 4 – ультраабіссальна западина.

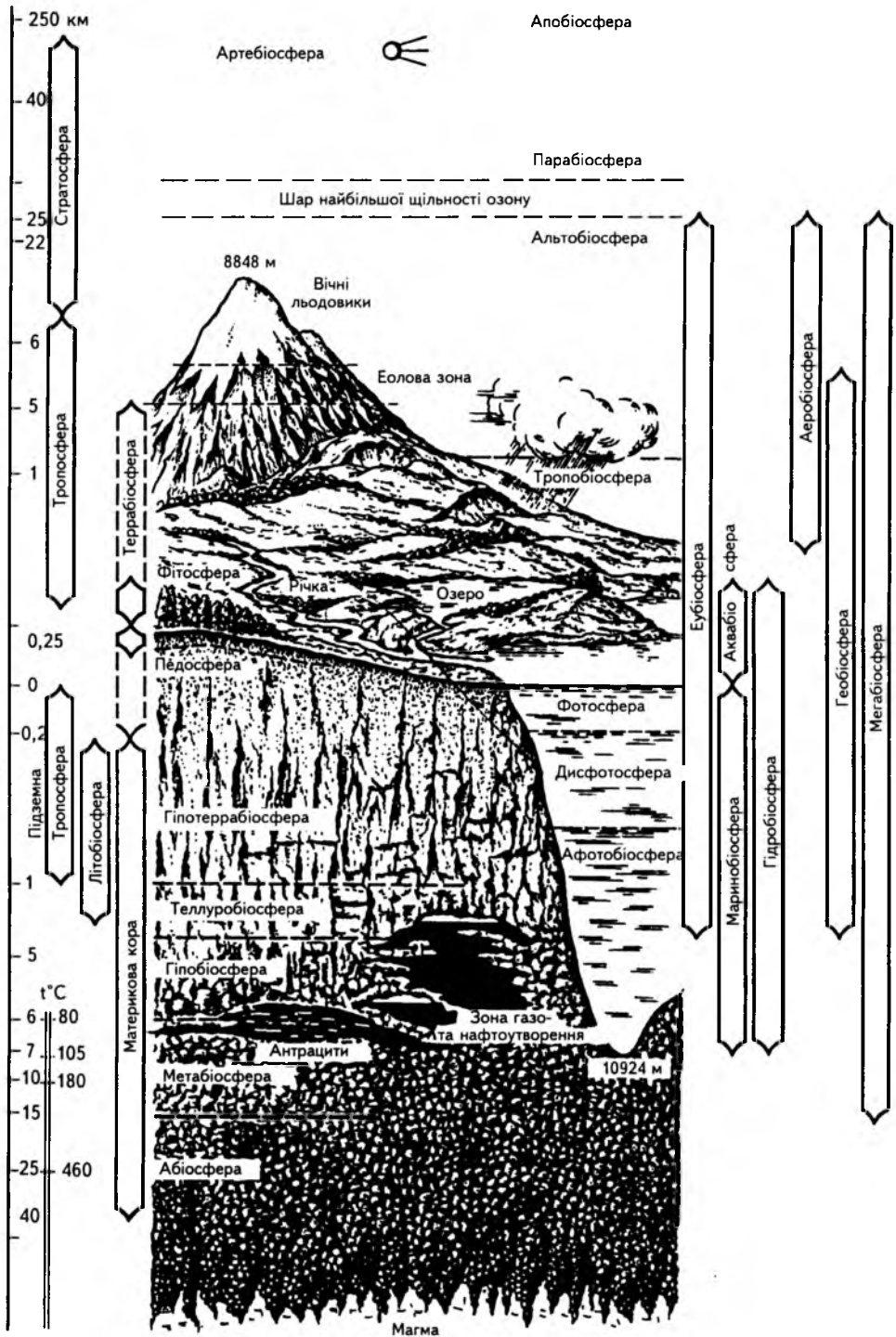


Рис. 7.6. Вертикальна структура біосфери. (За Реймерсом, 1994).

Розвиваючи ідеї В.І.Вернадського, М.Ф.Реймерс особливу увагу приділяє формуванню поняття вертикальної структури біосфери, оскільки в сучасній екологічній літературі його тлумачення досить суперечливі. Наприклад, біогеоценотичний покрив ототожнюється із самою біосферою й екосферою (Екологический энциклопедический словарь, 1989). Використовуючи загальновідомі поняття — атмосфера, гідросфера та літосфера, в яких зосереджене життя, М.Ф.Реймерс відповідно визначає підрозділи біосфери — *аеробіосферу* (населену аеробіонтами) і *гідробіосферу* (населену гідробіонтами) та геобіосферу (населену геобіонтами). Він звертає увагу на той факт, що життя зосереджене не лише на земній поверхні, але й у глибинах Землі, хоча б у її підземних водах. Біоценози над водою і на ній в плівці поверхневого натягу практично не існують. Вони або внутріводні, або ж, подібно до мангрових заростей, сухопутно-водні, але не строго повітряно-водні як на межі середовищ суші, де формується просторе фітосередовище, утворене товщею наземної рослинності разом із представниками інших царств природи, об'єднуючи фактично всі три середовища життя: повітряне, водне і тверде.

Найпродуктивнішим шаром суші є *фітосфера*, яка разом із водними біоценозами (гідросфера, фотосфера) утворює активну плівку життя (біофільм). До фітосфери належать не лише біоценози, утворені на поверхні суші — террабіосфери, але й еолова зона високогір'їв, яка існує за рахунок органіки, перенесеної повітряними потоками з менших висот. Фітосфера і еолові зони утворюють біогеоценотичний покрив.

Життя не обмежується лише поверхнею суші. Воно існує і в нижніх шарах літосфери (особливо в підземних водах), яку називають *літобіосферою* (разом з літобіонтами). Грунтовий шар, який є наслідком діяльності надземних і підземних абіотичних і біотичних факторів, належить до *педосфери*.

Шар розрідженого життя під педосферою, утворений ґрунтовою синузією фітосфери, М.Ф.Реймерс називає гіпогеобіосферою. Шар літосфери глибиною нижче 1 км (нижче межі кисню) називають *теллуробіосферою* (лат. *tellus, telluris* — земля).

Гідробіосфера розподіляється на два системних утворення — океанічне і континентальних водоймищ — *океанобіосферу*, або *мариносферу* (із маринобіонтами) та *аквабіосферу* (з аквабіонтами). Кожне з цих утворень має свою характерну структуру і свій набір гідробіонтів. Наприклад, розглянемо вертикальну структуру озера, за якою класифікуються водні організми (рис.7.7):

1) організми *літоральної зони* — укорінені на мілководних ділянках, в які світло проникає до дна, прибережні водорості і багато квіткових рослин-гідрофітів;



Рис. 7.7. Три головні зони в озері.

2) організми *лімничної* зони приурочені до товщі води в межах глибини ефективного проникнення світла. Цю глибину називають також компенсаційним горизонтом. Вона характерна тим, що тут процеси фотосинтезу збалансовані з процесами дихання. В загальному цей горизонт розташований на глибині, до якої проникає приблизно 1% усього сонячного світла. Угруповання лімничної зони складаються переважно з представників планктону (прикріплених до дна або розташованих на іншому організмі, а також організми, які живуть в намулі) та нектону (плаваючі організми, які не мають зв'язків з дном: риби, амфібії, великі плаваючі комахи і т.п.). Ця зона відсутня в невеликих дрібних ставках.

Літоральну і лімничну зони, товща води яких освітлена сонячним промінням, називають *евфотичною*;

3) організми *профундальної* зони населяють дно і товщу води, куди не проникає сонячне світло. Це зообентос (наприклад, лежачі на дні двостулкові та черевоногі молюски), нектон тощо.

М.Ф. Реймерс ці зони із трьома рівнями освітлення поділяє на *фотосферу* (відповідає літоральній зоні), *дисфотосферу* (лімничній) та *афотосферу* (профундальній). Такий перехід по суті лежить і в зонуванні літобіосфери.

Особливо слід відзначити *озоносферу*, яку ще називають *озоновим екраном*. Незважаючи на низький вміст озону в атмосфері, цей газ відіграє суттєву еколого-біологічну роль, активно поглинаючи короткохвильове ультрафіолетове (УФ) випромінювання Сонця. Озоновий шар, розташований в стратосфері на висоті приблизно 15–20 км (верхня межа його поширення 45 км), не лише визначає температурний режим стратосфери, але є і захисним щитом земних організмів, відхиляючи від них смертоносне ультрафіолетове випромінювання.

В останні десятиліття увага світової громадськості прикута до руйнування озонового шару, яке відбувається головним чином під впливом хлорфторвуглеводів (фреонів), які широко використовуються в побуті (холодильні установки, газове наповнення аерозольних балончиків). Ці сполуки (95% їх, як правило, попадає в повітряне середовище) під дією ультрафіолетового випромінювання виділяють хлор, який і руйнує стратосферний озон. Цьому негативному процесу сприяють також і викиди реактивних літаків, ядерні викиди, розклад мінеральних добрив, які супроводжуються виділенням азоту і його окислів, також здатних руйнувати озоновий екран.

Як видно з рис. 7.5, життя з активним обміном речовин піднімається вгору від поверхні землі від ізотерми 0°C, або дещо нижчої температури переважно до 6 км по вертикалі. Отже, власне біосфера, або, як її називає М.Ф. Реймерс, *еубіосфера* — це шар активного життя, глибина якого на суші становить близько 12 км, а в межах океану — 17 км. Ця відстань значно менша, ніж передбачалося (20–22 і навіть більше).

В середньому шар планетарного життя сягає всього близько 20 км. Якщо зіставити розміри космосу і земної антропосфери, це нагадує целофанову плівку, яку так легко пошкодити.

Ще легше пошкодити біогеоценотичний покрив, який нагадує плівку ще меншої товщини, де навіть необережний дотик може порушити її цілісність. Адже товщина цього шару (надземної і підземної частин) для лісових біогеоценозів коливається в межах 20–60 м, а для лугових — від кількох дециметрів до кількох метрів.

7.3.3. ГОРИЗОНТАЛЬНА СТРУКТУРА БІОСФЕРИ

Практично вся Земля огорнута біогеоценотичним покривом — суходільним або ж водним. І лише біогеоценози, які ми розглядаємо як екосистеми в межах фітоценозів, виділяти у водних біогеоценозах складніше. Такі межі можуть служити основою для створення уявлення про горизонтальну структуру біосфери. (В схемі ієрархії екосистем М.Ф.Реймерса (рис.7.8) якраз із біогеоценозу — елементарної екосистеми — розпочинається горизонтальна структуризація фітосфери, а отже, і біосфери! Автор, не маючи достатнього узагальнюючого матеріалу із гідробіологічної галузі знань, не виходить у своїй схемі на біоценотичний рівень, зупиняючись лише на зонуванні водної вертикалі (фотобіосфера, дисфотобіосфера, афотобіосфера). Горизонтальна структуризація аеробіосфери до біогеоценотичного рівня є недоречною, оскільки в атмосфері, а це відзначено в розділі про вертикальну структуру біосфери, організми постійно не живуть і не створюють стабільних угруповань, через які б проходив потік речовини і енергії. Атмосфера є лише містком для переміщення живих організмів із одних просторових ніш в інші.

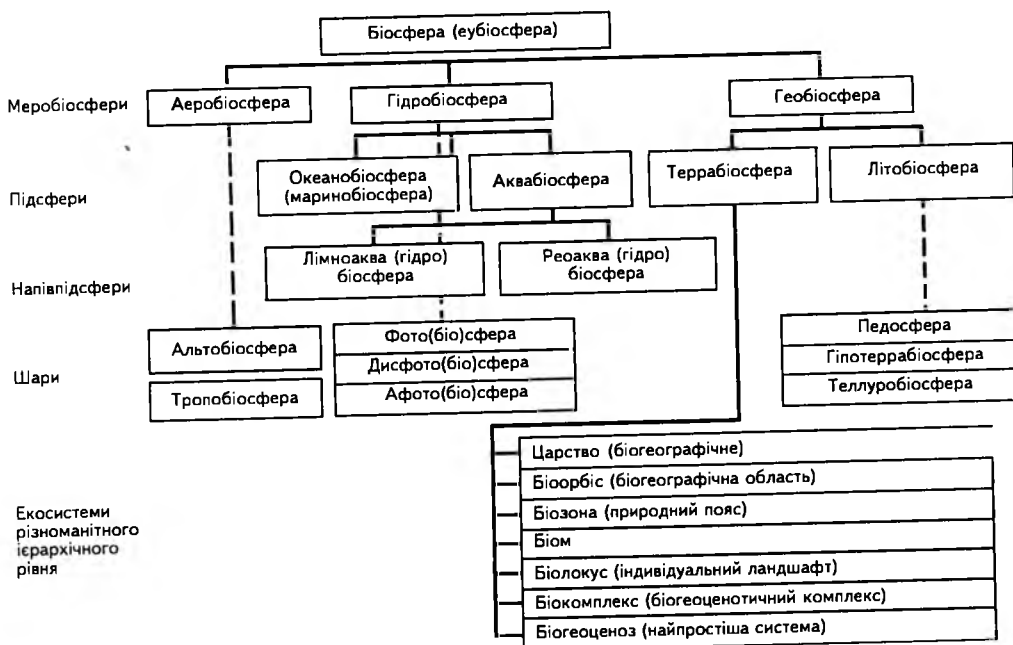


Рис. 7.8. Ієрархія екосистем біосфери.



Рис. 7.9. Ієрархія місцезростає, немовби вставлених одне в одне: біом мішаних і листяних лісів Північної Америки, буково-кленовий ліс у штаті Нью-Джерсі (біогеоценоз), заповнене водою дупло дерева або трав'яний тракт ссавця. Угрупування можна вивчити на будь-якому із цих рівнів.

Біосферологія, або глобальна екологія, займається підсистемами вищого ієрархічного рівня — від біогеоценозу чи споріднених груп біогеоценозів (біокомплексів) до біомів (рис.7.9).

Полемізуючи зі своїм вчителем В.М.Сукачовим з приводу його загальновідомої схеми біогеоценозу, М.Ф.Реймерс пропонує свою схему (рис.7.10) як взаємозв'язаний блок речовинно-енергетичних та інформаційних екологічних компонентів (енергії, води, газів, субстратів з їх фізико-хімічними властивостями організмів — продуцентів, консументів і редуцентів, а також інформації). Ця схема нагадує наведену вище модель Еленберга. Біогеоценоз разом зі сусідніми біогеоценозами створює *біогеоценотичні комплекси*.

З позиції глобальної екології біогеоценоз (у межах фітоценозу) — це дуже дрібна одиниця як для вивчення, так і для картування. Для біосферолога вона, наприклад, те, що для практикуючого лікаря якась окрема клітина тіла його пацієнта.

Дійсно, величезна площа поверхні Землі (510,2 млн км²) містить в собі безмежні території Світового океану (маринобіосферу — 361,1 млн км², або 70,8%) та суші (террабіосферу — 149,1 млн км², 29,2%). Суша, в свою чергу, включає в себе близько 30% лісів, близько 30% саван і рідколісся, понад 10% займають льодовики і приблизно стільки ж — сільськогосподарські угіддя. Майже третина суші покрита горами.

Якою ж є ієрархія підсистем біосфери і як її побудувати з біосферних, екологічних позицій. М.Ф.Реймерс будує ієрархію підсистем террабіосфери, виділяючи геокосмічний, геофізико-геохімічний, екобіосистемний, біоценотичний і екосистемний підходи: біогеоценоз → біокомплекс → біолокус → біозона → біоорбіс → царство → террабіосфера → біосфера.

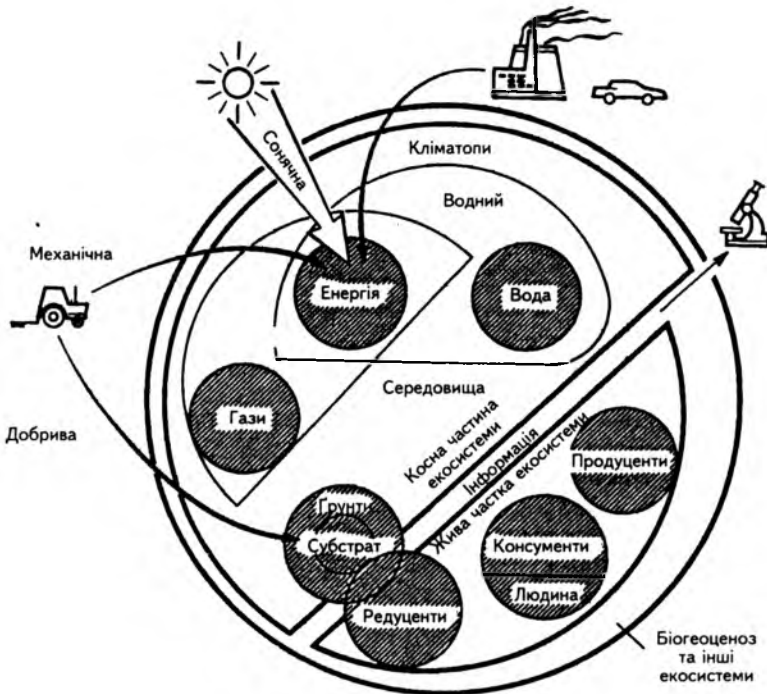


Рис. 7.10. Екологічні компоненти.

Якщо ж уважніше розглянути кожну з підсистем, то побачимо, що тут практично стикаються два підходи — фізико-географічний і біологічний. Разом вони утворюють екологічний стрижень ієрархії екосистеми біосфери. Про необхідність такого об'єднання цих двох галузей природознавчих наук писав у одній зі своїх останніх праць український еколог П.С.Погребняк.

Фізична географія зробила визначний внесок у вивчення загальних закономірностей територіальної диференціації Землі. Завдяки працям фізгеографів достовірно встановлено, що сучасна диференціація земної поверхні і різноманітність її ландшафтів в кінцевому результаті являють собою наслідок неоднакової історії розвитку різних її частин. Напрямок і швидкість цього розвитку залежать від двох основних факторів: променистої енергії Сонця і внутрішньої енергії Землі. Вони й є головними чинниками територіальної диференціації Землі як зональної, так і азональної.

М.І. Будико і А.А. Григор'єв основою зонування земної поверхні вважають такі показники: річний радіаційний баланс та опади, а точніше радіаційний індекс сухості. Численні дослідження дали змогу встановити *закон географічної зональності* Григор'єва-Будико: зі зміною фізико-географічних поясів Землі аналогічні ландшафтні зони і їх деякі загальні властивості періодично повторюються (рис.7.11).

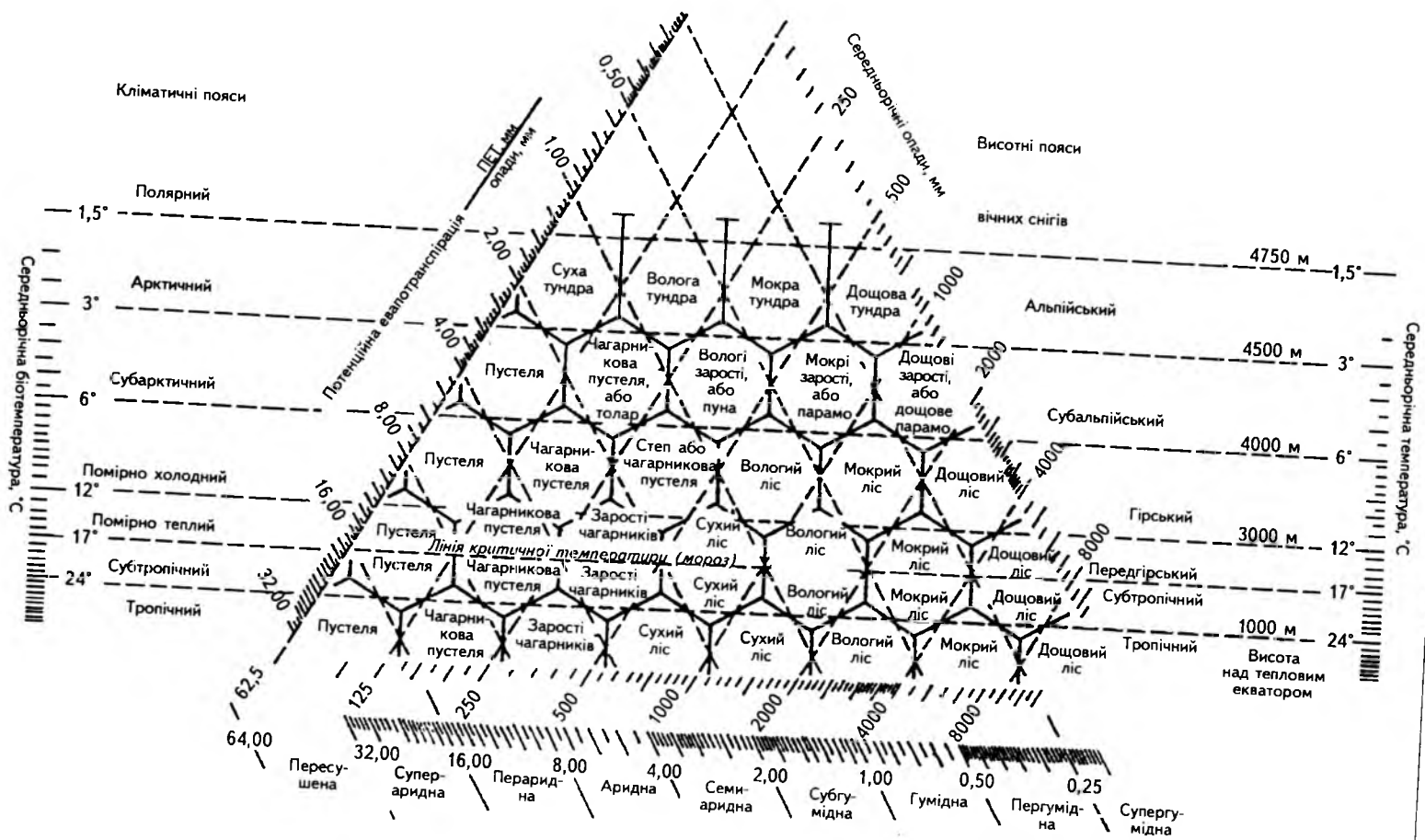


Рис. 7.11. Класифікація кліматів Землі за Холджиргу (МакАттур та Коупелл, 1971).

За М.Ф.Реймерсом вищий рівень поділу біосфери — це *біогеографічне царство* — суша чи Світовий океан. Далі іде нижчий ранг — *біогеографічна область* (біоорбіс), до якої він відносить материки чи океани або ж крупні їх частини. Провідний системоутворюючий фактор, на думку автора, пов'язаний з еволюційно-історичними умовами і подіями формування біоти, її взаємозв'язком із середовищем. Ця взаємодія передусім пов'язана з енергетикою процесів, і тому області розпадаються на природні пояси або біозони, в рамках яких історію і форму біотичного обміну на суші формують біоми. Якщо природна зона (біозона) — це фізгеографічна одиниця, то біом — біогеоценотична.

Біом — це сукупність біоценозів, видів рослин і тварин однієї природної зони, яка характеризується певним типом структури угруповання, що є відбитком комплексу адаптації виду до умов середовища. Схожі біоми об'єднуються в типи (тайга, лісостеп, степ). Біому відповідає геоботанічна ієрархічна одиниця — формація. Наприклад, Лісостепова зона України представлена біомами (формаціями): дубових, вільхових (вільхи чорної) і частково (Західний лісостеп) букових лісів. М.Ф.Реймерс виводить біом із екосистемного в біоценотичний рівень (табл.7.2), що не є зовсім виправданим, оскільки ця системна одиниця відбиває не лише біоценотичні, але й середовищні умови поширення біомів (формацій). Коли ми говоримо: біом (формація) чорновільхових лісів лісостепу, то відразу бачимо прируслові, часто заболочені, але промивні едафотопи й стрункі темнокорі вільхи високого бонітету. Лісостепові діброви асоціюють з родючими лісовими ґрунтами і високобонітетними насадженнями та багатою трав'яною рослинністю і фауною. На рис.7.12 зображена система систем з дещо іншою структурною схемою. Загальна схема інформаційних зв'язків у біосфері відображена на рис.7.13.

Якщо біом наскрізь біогеоценотична ієрархічна одиниця, то *біолокус*, який М.Ф.Реймерс у попередніх своїх працях називав індивідуальним ландшафтом, — фізгеографічна. Цей термін автор вводить, щоб знайти якийсь компроміс між біологічним і географічним (лат. *лока* — ландшафт). Мабуть, таке словоутворення недоречне, оскільки в понятті “ландшафт” вже закладена біологічна сутність об'єкта. Найближче до цього поняття геоботанічна субформація — складова біома. Наприклад, субформація грабово-дубових, липово-дубових, ялиново-дубових лісів.

Передостанньою підсистемою в ієрархічній будові біосфери М.Ф.Реймерса стоїть *біогеоценотичний комплекс* (біокомплекс). Невиправданим, на нашу думку, є тлумачення біогеоценотичного комплексу як групи різнорідних біогеоценозів, оскільки це руйнує класифікаційну схему. В прикладі, який наводить автор, це може бути озерце і лісок. Справа в тому, що навіть у межах одного ландшафту може бути безмежна кількість варіантів подібних об'єднань.

Геоботаніки одиницю (але утворену з однорідних біогеоценозів) називають *екологічною групою асоціацій* (чи фітоценозів), а отже, і біогеоценозів. У лісовій типології їй відповідає “тип лісу”, який об'єднує лісові ділянки, зайняті одним корінним і усіма похідними від нього типами деревостанів та асоціаціями. До нього належать і відповідні

Система систем М.Ф.Реймерса

Таблиця 7.2

Надрівні	Рівні	Підрівні та ряди ієрархії					
		Відділ неживої природи			Відділ живої природи		
		Геоосмічний	Геофізико-хімічний	Корпускулярно-геотичний	Біосистемний	Екобіосистемний	Біоценотичний
I Елементарно-системний (атомарно-молекулярний)	1. Атомарний	Елементарна частинка Атом					
	2. Молекулярно-кристалічний	Молекула Агрегат молекул Кристал Мінерал ("речовина"-вода, гази та ін.) Геологічна порода Геоформація Гсома					
II Первинно-системний	3. Первинно-асоціативний				Органелла		
	4. Вторинно-асоціативний				Клітина		
III Організовано-груповий	5. Організований				Тканина Орган (як система) Система органів		
	6. Популяційно-груповий				Індивід Репродуктивна група Дем (мікро-популяція) Популяція		
IV Асоціативний	7. Ценозний				Особина "Сім'я" (і сім'я) Популяційна парцела Екологічна популяція		
	8. Консорційний				Трофічний Біоцени рівень Ланцюг живл. Синузія Трофічна Популяційна мережа консорція Екологічна Біогеоценотична піраміда парцела		

СТРУКТУРА БІОСФЕРИ

Підрівні та ряди ієрархії								
Надрівні	Рівні	Відділ неживої природи			Відділ живої природи			
		Геокосмічний	Геофізико-хімічний	Корпускулярно-геотичний	Біосистемний	Екобіосистемний	Біоценотичний	Екосистемний
V Блоково- екосистемний	9. Біогеоцено- тичний			Елементарне геофізико-гео- хімічне утворення Місцевий геофізи- ко-геохімічний комплекс		Біоценоз	Біогеоценоз (екосистема)	
	10. Біогеоблоковий			Індивідуально- ландшафтна гео- фізико-геохімічна система Зональна геофі- зико-геохімічна система Геофізико-геохі- мічний різновид			Біоценоміч- ний тип Регіональна біота	Біокомплек- Біолокус
VI Планетарний	11. Геоблоковий Материк						Біобіом	Біозона
	12. Фазово- планетарний	Материкова плита Суша і сві- товий океан Геосфера	Геофізико-геохі- мічна область Геофізико-геохі- мічний пояс Фізико-хімічна оболонка					Біоорбіс Царство Підсфера біо- сфера (терра- біосфера та ін) Біосфера
VII Космічний	13. Планетарно- космічний	Космічне тіло Космічна система						
	14. Галактичний	Галактика Всесвіт (його речовина та антиречовина)						

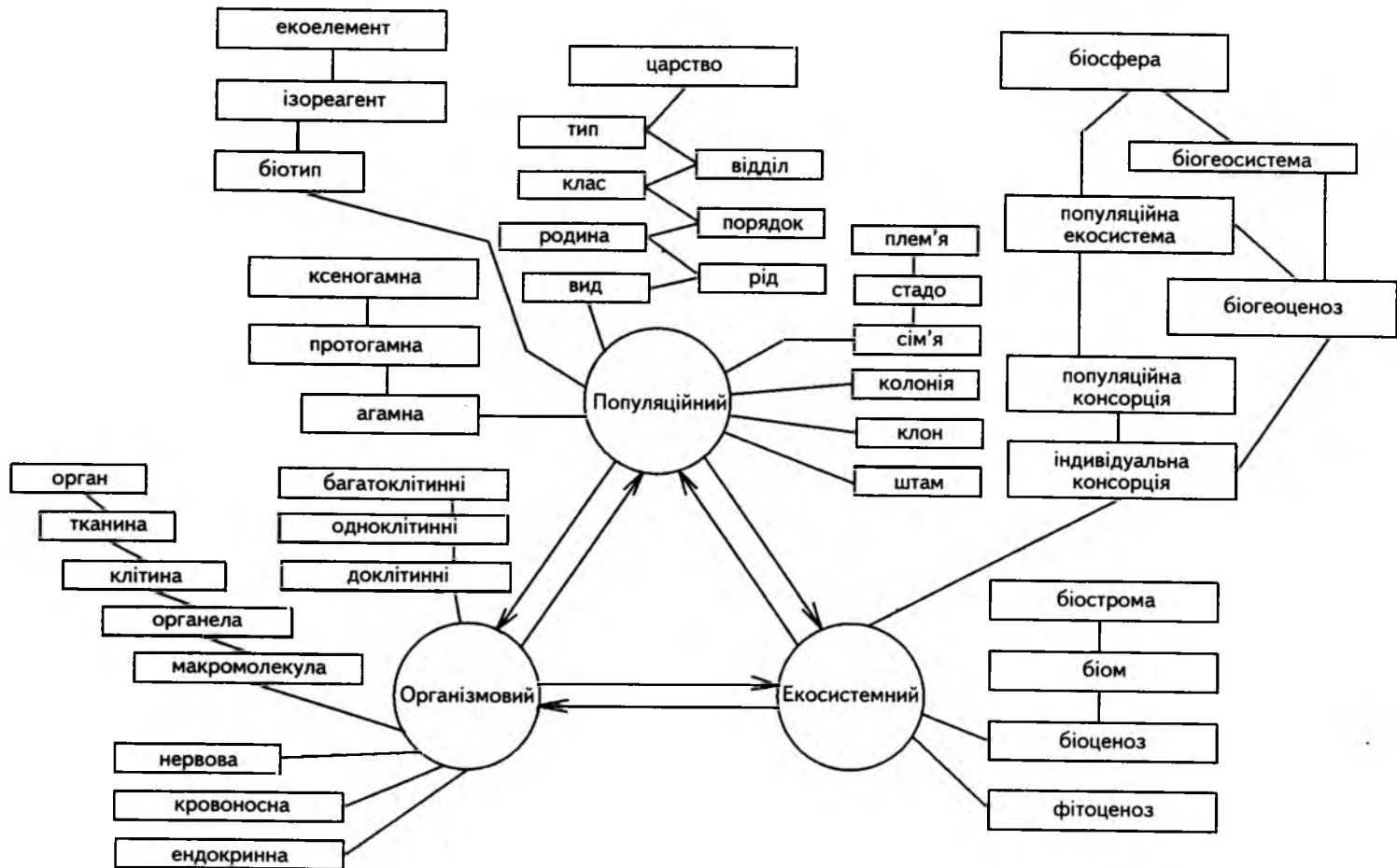


Рис. 7.12. Ієрархія зв'язків у біосфері.

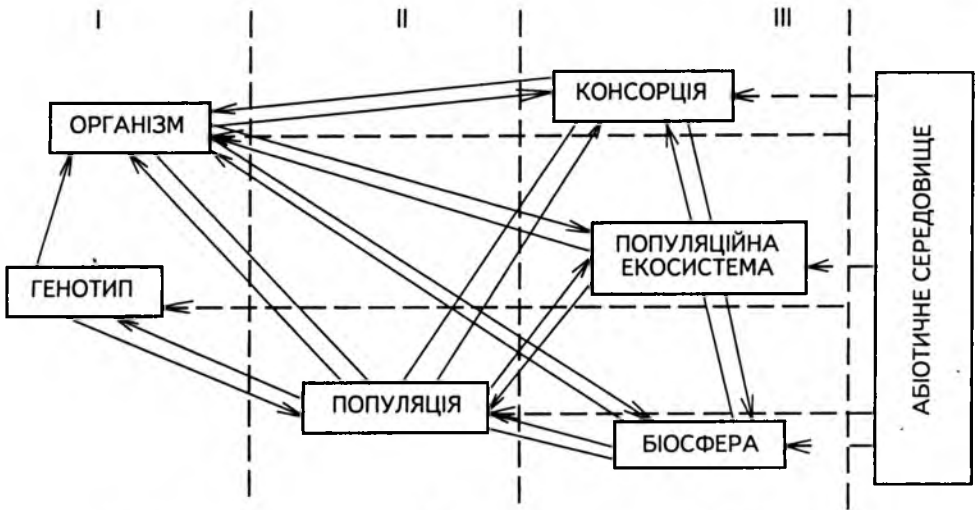


Рис. 7.13. Загальна схема інформаційних зв'язків у біосфері.

похідні типи травостанів, згарища і орні землі, які утворилися на місці вирубаного лісу і підлягають лісовідновленню. *Тип лісу* — це об'єднання ділянок подібних за едафічними і кліматичними умовами, яке являє собою геоботанічне відношення корінної асоціації до всіх її похідних.

Як бачимо, лісівничий і геоботанічний підходи збігаються. Наприклад, у типі лісу (екологічній групі асоціацій) — свіжа грабова діброва — можна виділити деревостани з різними травостанами (асоціації — барвінкова, осоково-волосиста, яглицева) і різними похідними деревостанами (асоціаціями — кленовники, грабняки, липняки, модринники і т.ін.).

Враховуючи антропогенні зміни, похідні асоціації можуть формуватися в різних умовах зміненого місцезростання, але в межах свого історично-геоценотичного середовища (пасовища, орні землі, перелogi, рекультивовані території тощо). Природні й антропогенні похідні біогеоценотичні комплекси піддаються класифікації і картуванню, що є надзвичайно важливим не лише для наукових досліджень, але й для практичної діяльності (лісівничої, лукивничої, сільськогосподарської, садово-паркової тощо).

7.3.4. ОСНОВНІ ЕКОСИСТЕМИ БІОСФЕРИ

Наземні екосистеми біосфери об'єднують в три основних типи: 1) наземні біоми; 2) прісноводні екосистеми; 3) морські екосистеми.

В 70–80 роки об'єктом ландшафтних міждисциплінарних вивчень у рамках МБП стали основні біоми світу — степи, листопадні ліси помірної зони, північні хвойні ліси, тундри та пустелі. За складом флори і фауни світ розподілений на шість крупних регіонів (за Реймерсом — біогеографічні області), які загалом збіглися з основними континентами. Кожна із природних зон характеризується особливими умовами накопичення органічної речовини (рис.7.14).

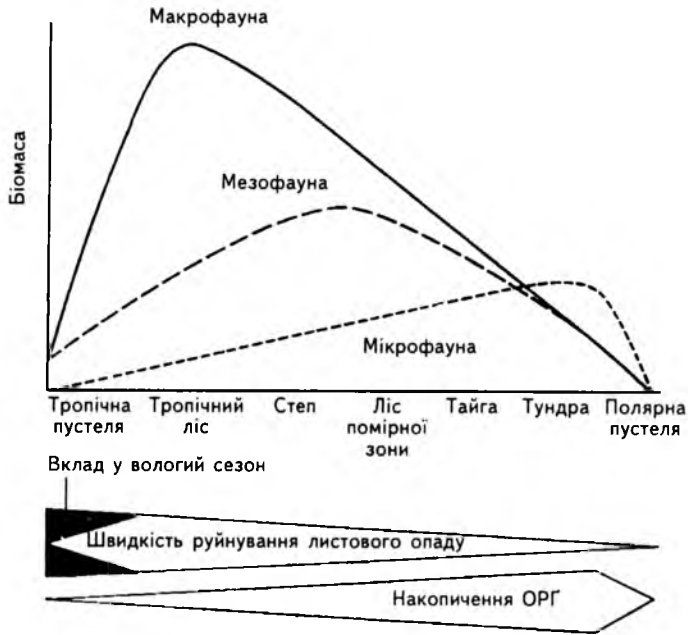


Рис. 7.14. Типи широтних змін у вкладі макро-, мезо- та мікрофауни в процесі руйнування в наземних екосистемах. Накопиченню органічної речовини в ґрунті (ОРГ) (обернено пропорційно швидкості руйнування листового опаду) сприяють низька температура та заболочення, коли мікробна активність послаблена.

Виходячи із функціональних особливостей фітосфери і природний, і штучний рослинний покриви, а отже, і екосистеми, які формуються за його провідною участю, можна розподілити таким чином: а) ліси; б) луки і пасовища; в) орні землі (табл.7.3). Близько половини земель (40,5%) – тропічні колючі рідколісся, чапаралі, пустелі, тундри тощо.

Таблиця 7.3

Розподіл наземних екосистем у різних регіонах світу,
% площі суші

Регіон	Ліси	Луки і пасовища	Орні землі	Інші землі
Вся земля куля	30,1	19	10,4	40,5
Європа (без колишнього СРСР)	28	18	31	23
Колишній СРСР	39	17	10	34
Північна Америка	35	12	10	42
Південна Америка	48	20	5	27
Африка	25	21	9	45
Південна Азія	25	13	22	40
Східна Азія	12	15	10	63
Австралія і Океанія	9	54	4	33

7.3.4.1. Лісові екосистеми

Сьогодні практично вся лісова рослинність планети описана і закартографована. Виділяють три типи рослинності:

а) *північна позатропічна рослинність*: підгольцеві чагарники; приокеанічні березняки і рідколісся (Камчатка й Аляска); тайгові ліси (темнохвойні, модринові, соснові, березові); хвойно-широколистяні і березово-осикові притайгові ліси; широколистяні (дубові, букові, кленові та ін.) ліси; гірські хвойно-широколистяні і хвойні ліси; субтропічні хвойні і широколистяні ліси та чагарники; субтропічні гірські хвойно-широколистяні і хвойні ліси; ксерофільні рідколісся і чагарники; субальпійські чагарники і рідколісся;

б) *тропічна рослинність*: вологі вічнозелені тропічні ліси; мангрові ліси, змінно-вологі листопадні тропічні ліси; тропічні ксерофільні рідколісся і чагарники; тропічні савани (і саванові ліси);

в) *південна позатропічна рослинність*: вологі підтропічні (араукарієві, евкалиптові та ін.) ліси; жорстколистяні ліси і рідколісся; широколистяні (із антарктичного бука та інших порід) ліси.

Поданий перелік основних лісових екосистем має горизонтальний зональний характер. Існує аналогічна вертикальна (гірська) зональність, або поясність, зумовлена різноманітністю теплового режиму. Як правило, тут основні угруповання розташовані у вигляді неправильних поясів, часто з дуже вузьким ектоном. Наприклад, Карпатська гірська зона розпочинається з відносно континентальних дібров у підніжжі і переходить у дубово-буковий пояс на висоті 200–400 м н.р.м. (скельний дуб, бук лісовий), пояс бука в основному простягається до 600 м н.р.м. За ним пролягає зона хвойних лісів (ялицевих, смерекових з домішкою бука, бузини червоної, клена-явора, сірої вільхи). На висоті близько 700–1100 м розташований пояс природних смеречин, за яким здійсмається криволісся і пояс альпійських лук.

Екосистеми трав'яних ландшафтів. Представлені головним чином екосистемами степів і лугів, природними і культурними екосистемами пасовищ, сінокосів і агробіогеоценозів.

7.3.4.2. Прісноводні екосистеми

Прісноводні континентальні екосистеми розподіляють так: екосистеми *стоячих водоймищ і водотоків*.

До континентальних стоячих водоймищ належать екосистеми озер, ставків і калюж. Залежно від стану циркуляції (перемішування) озерних вод озера розподіляють на:

мономіктичні холодні озера арктичної й альпійської областей з одним літнім періодом циркуляції;

мономіктичні теплі озера субтропічних областей з одним зимовим періодом циркуляції;

диміктичні озера помірних областей з двома — весняним і осіннім — періодами циркуляції;

поліміктичні озера тропічних областей з численими періодами циркуляції;

олігоміктичні озера тропічних областей з рідкими і нерегулярними періодами циркуляції.

За рівнем трофності, як зазначено вище, озера поділяють на *оліготрофні* (як правило, глибокі, з підвищеними берегами, бідні на мінеральний азот і фосфор, вода в них прозора, синього або зеленого кольору); *автотрофні* (невеликої глибини, багаті на азот і фосфор, багатство організмів призводить до виснаження кисню і зеленувато-коричневого забарвлення води, має широкий пояс прибережної рослинності); *дистрофні* (неглибокі озера з берегами, порослими торфоутворюючою рослинністю, вода малопрозора, бурого кольору, має кислу реакцію). Ці типи озер можуть мати перехідні стадії. Наприклад, від оліготрофного до евтрофного через мезотрофну стадію.

До екосистеми водотоків належать екосистеми потоків, річок і рік, їх різних ділянок — від витоків до самого гирла. Вони активно взаємодіють із екосистемами, які входять до їхнього басейну.

7.3.4.3. Екосистеми Світового океану

Характерною особливістю океанічних екосистем є: а) глобальність розмірів і величезні глибини, заповнені життям; безперервність (усі океани пов'язані один з одним); б) постійна циркуляція (наявність сильних вітрів, які дмуть протягом року в одному і тому ж напрямку, наявність глибинних течій); в) панування різних хвиль і приливів, що зумовлює помітну періодичність життя угруповань, особливо в прибережних зонах; г) солоність і сильна буферність; д) наявність розчинених біогенних елементів, які є лімітуючими факторами, що визначають розміри популяції.

Все населення водних біогеоценозів (близько 200 тис. видів), як і наземних, розподіляють на продуцентів, консументів і редуцентів. За способом пристосування та приуроченістю до певного субстрату водних тварин і рослини об'єднують в три великих комплекси: планктон (плавно дрейфують з водними масами); бентос (живуть на дні чи в ґрунті); нектон (активно плаваючі — риби, головоногі молюски, а також ссавці — дельфіни, кити, ластоногі).

Екосистеми океанів відзначаються своєю великою продуктивністю, відіграють важливу роль гігантських регуляторів клімату Землі.

7.4. ДИНАМІКА БІОСФЕРИ

7.4.1. ЕНЕРГЕТИКА БІОСФЕРИ

7.4.1.1. Жива речовина і її енергія

Згадаємо декілька визначень живої речовини творця цього поняття В.І.Вернадського: “жива речовина біосфери є сукупність усіх її живих організмів”. Як учений він розуміє, що об’єкт його досліджень вимагає кількісних характеристик, а тому наголошує: “Я буду називати сукупність організмів, зведених до ваги, хімічного складу і енергії, живою речовиною”. Жива речовина в його розумінні — це форма активованої матерії, і її енергія тим більша, чим більша маса живої речовини.

Які ж властивості живої речовини? А.В.Лаппо, аналізуючи науковий доробок В.І.Вернадського, зупиняється на основних специфічних її особливостях.

1. Жива речовина біосфери характеризується величезною вільною енергією, яку можна було б порівняти хіба з вогненным потоком лави, але енергія лави недовговічна.

2. У живій речовині, завдяки присутності ферментів, хімічні реакції відбуваються в тисячі, а деколи і мільйони разів швидше, ніж у неживій. Для життєвих процесів характерне те, що одержані організмом речовина і енергія переробляються і віддаються ним у значно більших кількостях. Наприклад, маса комах, яких з’їдає синиця за день, дорівнює її власній масі, а деякі гусениці споживають і переробляють за добу в 200 разів більше їжі, ніж важать самі.

3. Індивідуальні хімічні елементи (білки, ферменти, а деколи й окремі мінеральні сполуки тощо) синтезуються лише в живих організмах.

4. Жива речовина намагається заповнити собою весь можливий простір. В.І.Вернадський називає дві специфічні форми руху живої речовини: а) *пасивну*, яка створюється розмноженням і притаманна як тваринним, так і рослинним організмам; б) *активну*, яка здійснюється за рахунок напрямленого переміщення організмів (характерна для тварин і меншою мірою — рослин).

5. Жива речовина проявляє значно більшу морфологічну і хімічну різноманітність, ніж нежива. В природі відомо понад 2 млн органічних сполук, які входять до складу живої речовини, тоді як кількість мінералів неживої речовини становить близько 2 тис., тобто на три порядки нижче.

6. Жива речовина представлена дисперсними тілами — індивідуальними організмами, кожний з яких має свій власний генезис, свій генетичний склад. Розміри індивідуальних організмів коливаються від 20 нм у найдрібніших до 100 м (діапазон понад 10^9). Найкрупнішими з рослин вважаються секвойї, а з тварин — кити. На думку Вернадського, мінімальні і максимальні розміри організмів визначаються граничними можливостями їх газового обміну з середовищем.

7. Будучи дисперсною, жива речовина ніколи не трапляється на Землі

в морфологічно чистій формі, наприклад у вигляді популяційного виду. Вона може існувати лише у вигляді біоценозу: "...навіть простенький біоценоз якогось сухого соснячка на пісочку є угрупованням, яке складається приблизно із тисячі видів живих організмів" (Тимофеев-Рисовський).

8. Принцип Реді (флорентійський академік, лікар і натураліст, 1626–1697): "все живе з живого" — є відмінною особливістю живої речовини, яка існує на Землі у формі безперервного чергування поколінь і характеризується генетичним зв'язком з живою речовиною всіх минулих геологічних епох. Неживі абіогенні речовини, як відомо, надходять до біосфери або з космосу, або ж виносяться порціями із оболонки земної кулі. Вони можуть бути аналогічні за складом, але генетичного зв'язку в загальному випадку у них немає.

9. Жива речовина в особі конкретних організмів, на відміну від неживої, здійснює упродовж свого історичного життя грандіозну роботу. По-суті, лише біогенні речовини метабіосфери — це інтеграл маси живої речовини Землі за геологічний час, тоді як маса неживої речовини земного походження є постійною величиною в геологічній історії: 1 г архейського граніту і сьогодні залишається 1 г тієї ж речовини, а та ж сама маса живої речовини, тобто 1 г, протягом мільярдів років існувала за рахунок зміни поколінь і весь цей час виконувала геологічну роботу.

У доарістотелівські часи вважали, що життя починається з абіогенезу (з таких мертвих тіл природи, як камінь, скеля, вода, газ, земля). Арістотель, — писав В.І.Вернадський (1969), — визнавав біогенез для людини, птахів, майже всіх ссавців та деяких нижчих тварин, окремих з хребетних, багатьох рослин. Він у виняткових випадках допускав гетерогенез (різнорідне зародження) і для вищих рослин, і для тварин. Пройшли два тисячоліття з часу смерті Арістотеля, утвердився в науці принцип Реді ("все живе з живого"), але й сьогодні йде пошук взаємозв'язків живої і неживої речовини, які служать надійним механізмом неперервного руху життя в біосфері.

Для того щоб краще зрозуміти суть цих механізмів, слід з'ясувати, з яких речовин, крім живої, складається біосфера. Незважаючи на те що уявлення про склад біосфери, викладені В.І.Вернадським у праці "Хімічна будова біосфери Землі і її оточення", останні десятиріччя уточнювалися і розвивалися, подаємо її у вигляді оригіналу: "Речовина її (біосфери. — *авт.*) складається із семи глибоко різнорідних природних частин, геологічно невідповідних".

По-перше, із сукупності живих організмів, *живої речовини*, розсіяної в міриадах особин.

По-друге, з *біогенної* речовини — джерела потужної потенціальної енергії (кам'яне вугілля, бітуми, вапняки, нафта тощо).

По-третє, з *косної* речовини — твердої, рідкої, газоподібної (камінь, вода, повітря), у відтворенні якої не беруть участі живі організми.

По-четверте, *біокосної* речовини, яка створюється одночасно живими організмами і косними процесами, являючи собою динамічні зрівноважені системи перших і других. Такою є вся океанська і майже вся річна вода біосфери, ґрунт, кора вивітрювання і т.п.

По-п'яте, з речовини, яка перебуває в *радіоактивному розпаді*. Останні десятиліття випробування ядерної зброї й аварії на атомних електростанціях підтвердили наявність у живій і неживій природі великої кількості елементів радіоактивного розпаду.

По-шосте, з речовини, просякнutoї *розсіяними атомами*, які безпосередньо утворюються із різних земних речовин під впливом сонячного випромінювання.

По-сьоме, з речовини космічного походження (космічний пил, метеорити тощо).

Отже, речовина біосфери В.І.Вернадським розподіляється за декількома ознаками: за походженням (земна, космічна), характером речовини (жива, нежива), за характером вихідної речовини (біогенна, косна), за радіоактивністю, за ступенем дисперсності (розсіяні атоми). Слід зазначити, що сучасна жива речовина — цілком біогенного походження, оскільки вона трансформується вже з існуючих живих організмів. Для кількісної оцінки живої речовини В.І.Вернадський запропонував такі її параметри: *хімічний склад, середня маса організмів і середня швидкість заселення усієї поверхні земної кулі*.

Які ж функції живої речовини в біосфері? В.І.Вернадський називає такі: а) газова; б) киснева; в) окислювальна; г) кальцієва; д) відновлювальна; е) концентраційна; є) руйнування органічних речовин; ж) відновлювального розкладу; з) метаболізму і дихання організмів.

А.В.Лаппо, враховуючи набутий досвід останніх років та нові підходи, перегрупує названі В.І.Вернадським функції (табл.7.4).

Т а б л и ц я 7.4

Основні функції живої речовини в біосфері

Функції	Коротка характеристика процесів
Енергетична	Поглинання сонячної енергії в процесі фотосинтезу, а хімічної енергії шляхом розкладу енергонасичених речовин; передача енергії кормовими ланцюгами різномірної живої речовини.
Концентраційна	Вибіркове накопичення в ході життєдіяльності окремих видів речовини: а) використовувалої для створення тіла організму; б) виділеної з неї в процесі метаболізму.
Деструктивна	Мінералізація небіогенної органічної речовини (1); розкладання неживої неорганічної речовини (2); втягування утворених речовин у біохімічний кругообіг (3).
Середовищетворна	Перетворення фізико-хімічних параметрів середовища (головним чином за рахунок небіогенної речовини).
Транспортна	Перенесення речовини проти сили тяжіння і в горизонтальному напрямку.

Першою названа *енергетична функція*. Автор наводить слова академіка В. Д. Комарова на I з'їзді радянських ботаніків: "Лише життя з його морфологічним ускладненням може утримати сонячне проміння на Землі мільйони років, як ми побачимо на прикладі кам'яного вугілля. Дійсно, лише завдяки "зеленому екрану" біосфери — фотоавтотрофам — сонячна енергія не просто відбивається від поверхні планети, нагріваючи лише поверхневий шар, а глибоко проникає в товщі земної кори і є енергетичним джерелом, по суті, для всіх екзогенних процесів".

Уся маса живої речовини, яка була на Землі хоча б протягом 1 млрд років, вже перевищує масу земної кори. Дійсно, біомаса Землі (в сухій речовині) становить $2,44 \cdot 10^{12}$ т, тобто 0,00001% земної кори ($2 \cdot 10^{19}$ т). Беручи до уваги, що останній мільярд років продукція земної кулі була близькою до сучасної, можна розрахувати її сумарну кількість $2 \cdot 10^{11} \cdot 10^9 = 2 \cdot 10^{20}$ т, тобто в 10 разів більше маси земної кори. Слід брати до уваги, що жива речовина — це надзвичайно активна хімічнодіюча маса, а тому стає зрозумілою і її велетенська енергетична роль.

Якщо врахувати, що на земну поверхню щорічно надходить $21 \cdot 10^{25}$ кДж сонячної енергії, то на поверхню, покриту зеленою рослинністю і вододіймищами з їх фітопланктоном, припадає лише близько 40%, або $8,4 \cdot 10^{23}$ кДж енергії. З урахуванням витрат сонячної енергії внаслідок відбивання та інших причин, а також енергетичного виходу фотосинтезу не перевищує 2%. Загальна кількість енергії, яка запасується щороку у процесі фотосинтезу, виражається величиною порядку $20,9 \cdot 10^{22}$ кДж. В табл. 7.5 наведені одиниці енергії, які використовуються в екології.

Т а б л и ц я 7.5

Одиниці енергії і деякі заокруглені дані, потрібні екологу

А. Одиниці потенціальної енергії.

Калорія(кал) — кількість тепла, необхідна для підвищення температури 1 л води на 1°C при 15°C .

Кілокалорія — кількість тепла, необхідна для підвищення температури 1 л води на 1°C при 15°C = 1000 кал.

Британська теплова одиниця (Btu) — кількість тепла, необхідна для підвищення температури 1 фунта води на 1 F.

Джоуль (Дж) — енергія, необхідна для виконання роботи для підняття 1 кг на висоту 10 см = 0,1 кгм.

Фут-фунт — енергія, необхідна для виконання роботи для підняття 1 фунта на висоту в 1фут = 0,138 кгм.

Б. Одиниці потужності (енергія на одиницю часу).

Ват (Вт) — стандартна міжнародна одиниця потужності = 1Дж/с = 0,239 кал/с.

Кіловат-година (кВт·год) — стандартна одиниця електроенергії = 1000 Вт·год

Кінська сила (к.с.) = 0,7355 кВт.

Довідкові дані (середні або заокруглені величини)

Калорійність основних хімічних сполук їжі, ккал/г сухої маси

вуглеводи — 4

білки — 5

ліпіди — 9,2

Біомаса	ккал/г сухої маси	ккал/г обезволеної сухої маси
Наземні рослини (цілком)	4,5	4,6
Тільки насіння	5,2	5,3
Водорості	4,9	5,1
Безхребетні (крім комах)	3,0	5,5
Комахи	5,4	5,7
Хребетні	5,6	6,3

Щоденна потреба в їжі (при сприятливій температурі)

Людина: 40 ккал/г живої маси = 0,04 ккал (близько 3000 ккал в день, дорослий масою 70 кг)

Дрібна птиця або ссавець: 10 ккал/г живої маси

Комаха: 0,5 ккал/г живої маси

Д. Енергетичний вміст горючих копалин (заокруглено):

1 г вугілля = 7,0 ккал

1 г бензину = 11,5 ккал

1 куб фут природного газу = 250 ккал

1 барель сирої нафти = $15 \cdot 10^6$ ккал

Значна частина захопленої рослинним покривом енергії (30–40% енергії, що йде на створення чистої продукції) використовується на дихання (табл. 7.6). Отже, рослинність суші щорічно віддає на створення чистої продукції та дихання $4,2 \cdot 10^{18}$ кДж сонячної енергії. Дійсно, жива речовина біосфери чимось нагадує алмаз, у який потрапило сонячне проміння і довго не може повернутись назовні, “заблукавши” в складному хитросплетінні кришталевої ґратки.

Т а б л и ц я 7.6

Ефективність первинної продукції при оптимальних умовах

Частка енергії	Випромінення, кДж м ² /день	Втрата, кДж м ² /день	%
Загальна випромінена енергія	21000		100
Неабсорбована рослинними пігментами	—	11640	-55,8
Абсорбована рослинними пігментами	9360		44,2
Відбита листовою поверхню	—	775	-3,7
Інертна абсорбція випромінення	—	921	-4,4
Фотосинтезована енергія	7764		36,1
Нестабільна енергія вуглеводів (не в глюкозі, крохмалі і т.д. складена енергія)	—	7002	-32,5
Брутто-продукція	762		3,6
Дихання	—	255	-1,2
Нетто-продукція	507		2,4

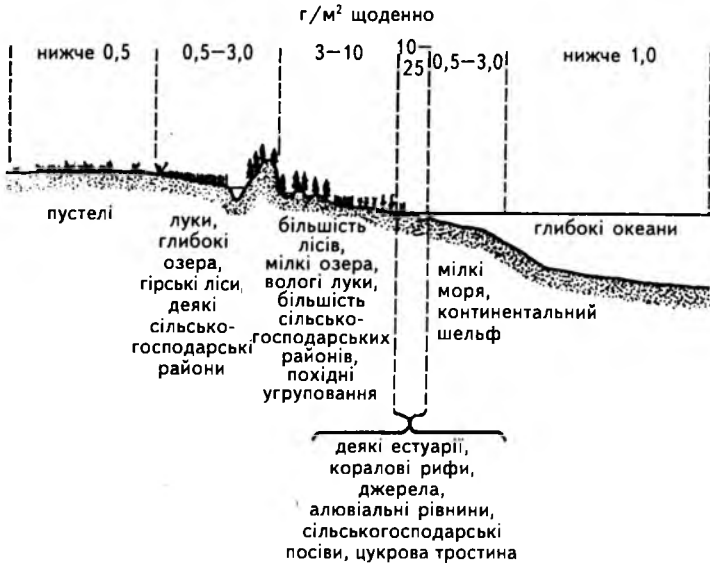


Рис 7.15. Продуктивність первинної продукції головних формацій рослинності земної кулі.

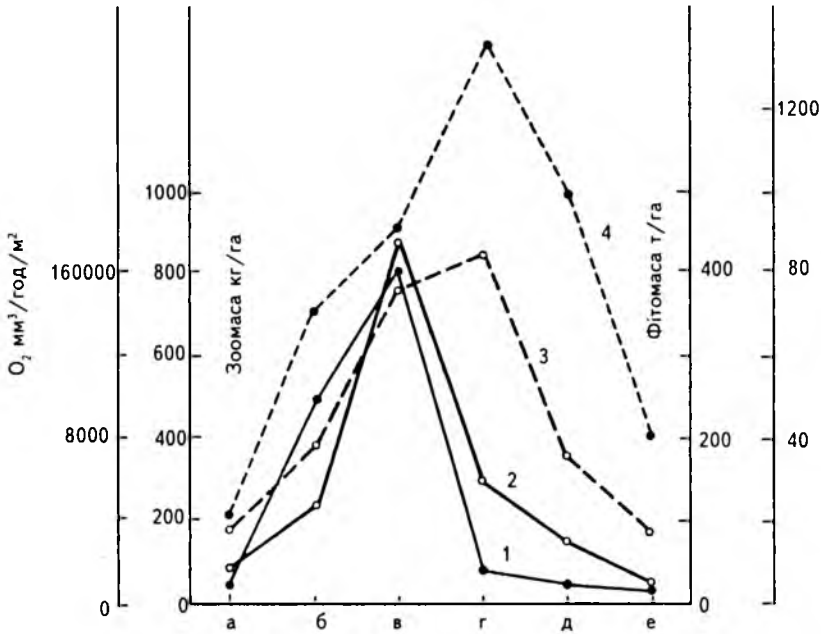


Рис 7.16. Порівняльні чисельні показники тваринного і рослинного світу різних екологічних формацій:

а – тундри; б – тайги; в – діброви; г – напівпустелі;

1 – фітомаса; 2 – зоомаса; 3 – споживання кисню тваринами; 4 – річні прирости рослинної маси.

У зв'язку з цим варто нагадати закон (принцип) “енергетичної провідності”, згідно з яким потік енергії, проходячи через трофічні рівні біоценозу, поступово втрачає свою силу. Відповідно до сформульованого у 1942 р. Р. Лендеманом *закону піраміди енергії*, або закону (правила) 10%, з одного трофічного рівня екологічної піраміди на другий вищий рівень (по ланцюгу продуцент–консумент–редуцент) дістається в середньому близько 10% енергії, яка надійшла на попередній рівень екологічної піраміди. Зворотний потік, наприклад, від тварини до рослини набагато слабший — не більше 0,5% (навіть 0,25%) загального потоку.

Продуктивність основних рослинних формацій Землі зображена на рис.7.15. Як бачимо, найвищу продуктивність мають деякі естуарії, коралові рифи, добре удобрені плантації цукрової тростини тощо. Серед суходольних формацій найпродуктивнішою є формація дубових (рис.7.16).

7.4.1.2. Потоки енергії й енергетична класифікація екосистем

Потік сонячної енергії, який надходить до біосфери, приводить в дію біохімічний кругообіг. Як зазначено, на відміну від кругообігів води та інших речовин потік енергії рухається в одному напрямку. Якщо падаючий потік сонячної енергії має радіальний (вертикальний) напрям, то подальший його шлях має здебільшого горизонтальний (латеральний) характер. Латеральні теплові потоки рухаються від перегрітого сонцем поля, луку чи водного плеса до лісу чи парку. Правда, значна частина сонячного тепла повертається радіальним потоком назад в атмосферу. Особливо сильний радіальний потік відбитого від земної поверхні сонячного тепла спостерігається погодною безхмарної ночі.

Великим енергетичним потенціалом відзначаються латеральні потоки повітряних мас (вітер), які, проникаючи в лісові чи лугові фітоценози, розхитують стовбури і стебла, розворушують листові пластинки чи квіти, піднімають і переносять насіння, охолоджують нагріте рослинне середовище, сприяючи тим самим подальшій трансформації збудженої механічної енергії в теплову чи хімічну.

Латеральні снігові замети сприяють накопиченню вологи у порожнистих смугах та узліссях лісових екосистем, що згодом підвищить енергію біохімічних процесів. Латеральні потоки енергії приливів сприяють швидшому кругообігу мінеральних елементів живлення, переміщенню корму і відходів. Людство навчилося використовувати додаткову енергію природи, створивши сучасні технології відновлювальної енергії.

Розглянемо радіальні і латеральні потоки енергії, джерелом яких є антропогенна діяльність. Передусім це радіальні потоки хімічних, металургійних, гірничопереробних підприємств і теплових електростанцій, які виносять в атмосферу величезну кількість токсичних викидів. Далі вони вже латеральними повітряними потоками (часто трансконтинент-



Рис. 7.17. Пошкоджені та знищені радіальними та латеральними потоками енергії хвойні ліси:

1 – Німеччина, 2 – Франція, 3 – Швейцарія, 4 – Бельгія, 5 – Нідерланди, 6 – Велика Британія, 7 – Данія, 8 – Норвегія, 9 – Швеція, 10 – Польща, 11 – Чехія, 12 – Словаччина, 13 – Австрія, 14 – Угорщина, 15 – Югославія, 16 – Румунія.

тальними) переносяться на великі віддалі і знову таки радіальними потоками опускаються на земну поверхню. Ці потоки механічної енергії є транспортом для хімічної енергії, яка проявляє себе в біологічних процесах конкретних наземних і водних біогеоценозів.

На рис.7.17, взятому з монографії відомого австрійського вченого-лісівника Г.Майєра “Ліси Європи”, показані пошкоджені і знищені цими смертоносними потоками хвойні ліси центральної і східної Європи. Ось як виглядає динаміка пошкоджень у ФРН (без колишньої НДР), %:

	Слабо	Середньо	Сильно
1982 562000 га (8% лісової площі)	75	19	6
1983 2500000 га (34% лісової площі)	74	25	1
1984 6398000 га (50% лісової площі)	66	32	2
1985 (52% лісової площі)	63	33	4

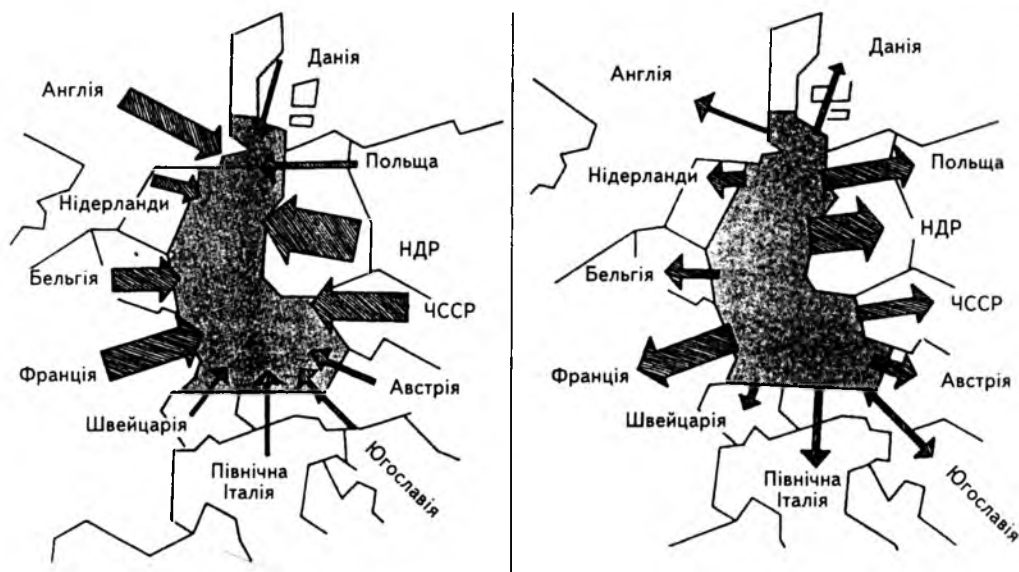


Рис. 7.18. Імпорт і експорт оксидів сірки:

- а – в ФРН з: Англії, Нідерландів, Бельгії, Франції, Швейцарії, Данії, Польщі, НДР, ЧССР, Австрії, Югославії, Північної Італії;
 б – з ФРН в: Англію, Нідерланди, Бельгію, Францію, Швейцарію, Данію, Польщу, НДР, ЧССР, Австрію, Югославію, Північну Італію.

Найбільше постраждали ялицеві ліси ФРН (табл.7.7). На рис.7.18 показані зовнішні потоки забруднень атмосферного басейну ФРН, а також ті, які направлені з країни. За даними вчених, 18 шведських озер були підкислені кислотними дощами, що призвело до загибелі риби. В Норвегії і Данії пошкоджено 3–5% лісів. В Польщі полютантами пошкоджено 1,5 млн га лісів (25% усєї лісової площі). Отже, радіально-латерально-радіальні потоки повітряних мас є носіями хімічної енергії, яка нагромаджується в наземних і водних екосистемах, створюючи її надлишок, шкідливий для живої речовини.

Таблиця 7.7

Пошкодження лісів за видами дерев у ФРН

Вид дерева	1985, %	1986, %	1987, %	1988, %	з 1987 по 1988, %
Смерека	52,2	54,1	48,9	48,8	– 0,1
Сосна	57,5	54,0	49,6	53,4	+ 3,8
Ялиця	87,3	82,9	79,0	73,0	– 6,0
Бук	54,6	60,1	65,7	63,4	– 2,3
Ясеп	55,3	60,7	69,5	69,6	+ 5,1
Інші	30,6	34,2	36,7	33,2	– 3,5
Загальна кількість	51,9	53,7	52,3	52,4	+ 0,1

Великі міста та індустріальні центри є потужними джерелами латеральних теплових потоків, які переміщуються від ядра міста до його околиць. Часто разом з тепловими потоками переміщуються латеральними полютанти, здебільшого автотранспортні викиди, а також пил. У великих містах спостерігається розсіювання теплової енергії (ентропія), яка веде до ксерофілізації атмосферного і ґрунтового повітря та алкалізації (олужнення) міських ґрунтів. Ці латеральні теплові та полютантозабруднюючі потоки енергії змінюють рослинний і тваринний світ природних ландшафтів, створюють нову живу речовину міст, яка поки що слабо вивчена.

Антропогенна енергія (механічна, тепла, хімічна) може концентруватися в окремих природних екосистемах, підвищуючи їх продуктивність (агроекосистеми) або ж, при невмілому включенні цієї енергії в природний потік, призводити до їхньої деградації.

Враховуючи, що енергія — спільний знаменник і вихідна рушійна сила всіх екосистем як сконструйованих людиною, так і природних, Ю.Одум (1985) пропонує прийняти енергію за основу для “первинної” класифікації екосистем (табл.7.8).

Т а б л и ц я 7.8

Класифікація екосистем за джерелами і рівнем надходження енергії

Тип екосистеми	Щорічне надходження енергії (рівень потужності), ккал·м ⁻²
1. <i>Несубсидовані природні</i> , які одержують енергію від Сонця. Наприклад, відкриті океани, високогірні ліси. Це — основа системи життєзабезпечення “космічного корабля” Земля.	1000–10000 (20000)
2. Одержує енергію від Сонця, але з <i>природною енергетичною субсидією</i> . Наприклад, естуарії в приливних морях, деякі дощові ліси. Ці природні системи, які володіють природною родючістю і характеризуються не лише високою підтримувальною здатністю, але й можливістю продукувати надлишки органічних речовин, котрі можуть виноситися в інші системи або накопичуватися.	10000–40000 (20000)
3. <i>Субсидовані людиною</i> . Одержують енергію від Сонця. Наприклад, агроекосистеми, аквакультури. Це системи, які продукують продукти харчування та волокнисті матеріали, одержуючи дотацію у вигляді пального (або інших формах), які постачає людина.	10000–40000
4. <i>Промислово-міські системи</i> , які одержують енергію палива. Наприклад: міста, приміські та індустріалізовані зелені зони. Це системи, в яких генерується наше багатство (а також забруднюючі речовини). Головним джерелом енергії тут служить не Сонце, а паливо. Ці системи залежать від екосистем перших двох типів, паразитують на них, одержуючи харчування і паливо.	100000–3000000 (2000000)

Отже, за рівнем надходження енергії в екосистемі їх поділяють на чотири групи:

1. Природні, якими рухає Сонце, несубсидовані.
2. Природні, якими рухає Сонце та інші природні джерела.
3. Урухомлені Сонцем і субсидовані людиною.
4. Індустріально-міські, які утримуються паливом (добутим із корисних копалин, іншими органічними або ядерними).

Наведені Ю.Одумом приклади пояснюють особливості функціонування цих систем, які можна було б віднести за ієрархічним рангом до біогеоценотичних комплексів і навіть біомів. У параметри біологічної системи не вкладається індустріально-міська екосистема, яка є однією із різновидів соціально-економічних систем. Якщо взяти до уваги біогеоценотичний рівень, то з урахуванням класифікації гемеробності екосистем, розглянутої в розділі 5, *агемеробному* стану відповідає перший і другий типи, *олігогемеробному*, *мезогемеробному* і *еугемеробному* — третій тип, *метагемеробному* сумісно з *еугемеробним* і *полігемеробним* — четвертий тип екосистем. Енергетична різниця за станом гемеробії біогеоценозів також розглянута в розділі 5.

Зупинимся лише на індустріально-міській екосистемі, яку Ю.Одум в одній роботі називає “вінцем” досягнень людства, в іншій — його “пухлиною”. Тут, — наголошує вчений, — висококонцентрована потенційна енергія палива не просто доповнює, а заміняє сонячну енергію. При сучасних методах ведення міського господарства сонячна енергія у самому місті не лише не використовується, а стає надто коштовною перешкодою, оскільки вона нагріває бетон і сприяє утворенню смогу. Їжу, продукт систем, які рухає Сонце, можна вважати зовнішньою ідальнею міста, оскільки переважну частину продуктів ввозять іззовні. Міста в міру зростання цін на паливо, напевно, стануть більше цікавитися використанням сонячної енергії. Можливо, виникне новий тип екосистемі міста, якою буде рухати Сонце із допоміжною енергією палива.

Т а б л и ц я 7.9.

Щільність споживання енергії, прямо пов'язаної із використанням палива людиною

Міста та крупні індустріальні райони	Кількість енергії, ккал·м ⁻² ·рік ⁻¹
Міста	
Манхеттен (центр Нью-Йорка)	4,8·10 ⁶
Токіо	3·10 ⁶
Москва	1·10 ⁶
Західний Берлін	1,6·10 ⁵
Лос-Анджелес	1,6·10 ⁵
Крупні індустріальні райони	
Індустріальні райони ФРН	7,7·10 ⁴
Басейн Лос-Анджелеса	5,7·10 ⁴
Японія (вся країна)	2,3·10 ⁴
Великобританія	9,2·10 ³
14 східних штатів США	8,4·10 ³
США в цілому	1,8·10 ³

Однак дотепер щільно заселені індустріально-міські екосистеми, як зазначає автор, споживають колосальну кількість енергії (табл.7.9): принаймні на два-три порядки більше того потоку енергії, який підтримує життя в природних або напівприродних екосистемах, урухомлених Сонцем. Це пояснюється великою щільністю заселення одиниці площі в крупних містах, яка дає змогу їх мешканцям одержувати висококонтентовану енергію палива: 1 га високорозвинутого урухомленого паливом середовища споживає на рік близько 2,2 млрд ккал ($2,2 \cdot 10^9$) або й більше.

Порівнюючи ці величини зі сонячною енергією, яка досягає поверхні Землі, бачимо, що залежно від широти вона коливається в межах $1\text{-}2 \cdot 10^6$ ккал \cdot м² \cdot рік⁻¹.

Розхід енергії можна визначити з перерахунку на душу населення. Наприклад, в 1970 р. в США було спожито $17,4 \cdot 10^{15}$ ккал енергії палива (в тому числі і того, що витрачено на виробництво електроенергії). Поділимо, зауважує Ю.Одум, цю кількість на 200 млн чоловік і одержимо близько 87 млн ккал на людину в рік. Людина ж споживає всього щорічно 1 млн ккал енергії їжі. Отже, на домашнє господарство, промисловість, торгівлю, транспорт та інші види діяльності людини у США використовується у 86 разів більше енергії, ніж вимагають фізіологічні потреби людини. Слід зауважити, що у слаборозвинутих країнах споживання паливної енергії на душу населення значно нижче: в Індії, наприклад, в 50, а в Пакистані в 100 разів менше, ніж у США. В таких країнах ще величезну роль відіграє м'язова енергія людей і тварин.

7.5. ГЕОХІМІЧНІ КРУГООБИГИ В БІОСФЕРІ

7.5.1. ГЕОХІМІЧНЕ СЕРЕДОВИЩЕ І ГЕОХІМІЯ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ

Обіг матерії інтегрує в цілісний процес молекулярну структуру живих організмів і хімічні зв'язки біотопу. На цьому шляху настає, очевидно, кореляція між хімічними властивостями біотопа і хімічним складом живих організмів. Атоми, з яких побудовані земна кора і живі організми, мають спільну планетарну історію. Ця біохімічна точка зору підкреслює як існування хімічного підґрунтя екосистеми, так і обігу матерії в біосфері.

Взаємні стосунки хімічних елементів у земній корі, в біосфері і живих організмах є надзвичайно складними. Присутність кожного елемента виражається в "кларках" (кларк — середній вміст елемента в земній корі, походить від прізвища американського геохіміка Ф.Кларка) — питомій вазі елемента у відсотках. Кларки елементів у живих організмах і земній корі, як ми в цьому могли переконатися, вивчаючи біохімічні кругообіги окремих елементів, не завжди збігаються. Деякі, трапляючись у великих кількостях у земній корі (наприклад, титан і стронцій), в організмах містяться лише у вигляді сліду. Відкритим біохімічним середовищем для

живих організмів є не земна кора, ні всі хімічні явища літосфери, гідросфери й атмосфери, а лише система водних розчинів. Лише ті елементи, які в біосфері творять добре розчинні сполуки, можуть дістатися в більших кількостях до клітин рослин і тварин. Тому хімічний склад живих організмів не є відбиттям хімічного складу земної кори, а лише кларка різних елементів у біосфері.

Головний склад органічної матерії залежить від тих хімічних елементів, які перебувають у біосфері в газовому стані, тому органічний світ живих організмів пов'язаний із кругообігом газів на Землі. В процесі спонтанного розпаду важких радіоактивних ядер (в земній корі) до поверхні допливає струмінь енергії. В такий спосіб тяжкі сполуки перетворюються в легші, які врешті-решт досягають поверхні Землі у вигляді земних газів. З *геохімічної точки зору* органічна матерія є кисневою системою, багатою на вуглець. Близько 97–98% атомів організмів потрапляє після їхньої смерті в шар земних газів. Тому зрозуміло, чому всі гази біосфери (O_2 , CO_2 , H_2O , NH_3 , H_2S , SO_2 , H_2 , CH_4 , $CHOH$, CSO , NO_2) є біогенного походження.

Земна кора, за Д.І.Менделєєвим, налічує 100 хімічних елементів. Проте лише шість з них взаємодіють в атмосфері: водень, кисень, азот, вуглець, фосфор і сірка. Як бачимо, в біосферних геохімічних процесах беруть участь найбільш здатні до хімічних реакцій елементи. Перші чотири елементи утворюють майже всю масу наземних рослин, на які припадає близько 99% усієї живої речовини.

Крім вуглецю, водню, азоту і кисню організми використовують зольні елементи — кальцій, калій, магній, залізо та мікроелементи — цинк, молібден, бор тощо. Атмосфера насичена вуглецем, в літосфері переважають алюмосилікати та трапляється незначна кількість металів.

Живі компоненти біосфери, як уже наголошувалось, складаються з тих хімічних елементів, що й неживі компоненти географічної оболонки. Проте їх роль у біосфері неоднакова, а тому їх за значимістю розподіляють на 6 груп:

1. Благородні, або інертні, гази — гелій, неон, аргон, криптон, ксенон. До складу організмів не входять.

2. Благородні метали — радій, рутеній, паладій, осмій, іридій, платина, золото. Вони майже не утворюють сполук у земній корі.

3. Циклічні, або органогенні елементи. Цю групу ще називають міграційною, характеризується вона високою реактивною здатністю елементів, з них складаються живі організми (водень, кисень, азот, вуглець, фосфор, сірка, кальцій, калій, магній, залізо і т.д.).

4. Розсіяні елементи — рубідій, цезій, ніобій, тантал (утворюють сполуки на великій глибині земної кори); йод, бром (вступають в реакцію лише на поверхні Землі).

5. Сильно радіоактивні — полоній, радон, радій, уран, нептун, плутоній тощо.

6. Рідкісноземельні — ітрій, лантон, церій, самарій, європій, тулій і т.д.

На групу органогенних (міграційних) елементів в земній корі припадає 99,7% маси, а на решту — лише 0,3%. Таким чином, основна маса

елементів — це мігранти, які здійснюють кругообіг у географічній оболонці, а частина інертних елементів дуже мала.

Організми складаються з таких основних елементів: кисню — 70%, вуглецю — 18, водню — 10,5, кальцію — 0,5% та ін.

Елементи, представлені в живих і мертвих організмах, називають біогенними. Однак немає в біосфері елементів, яких би бракувало в органічній матерії, тому практично можна всі елементи називати біогенними. Здавалось би, навіть такі небіогенні елементи, як вольфрам і кобальт, переходять у своїй міграції через органічну матерію. З погляду на кларк в органічній матерії хімічні елементи поділено на три групи: *макроелементи* (10^1-10^2) — O, H, C, N, Ca, S, P, K, Si, Mg, Fe, Na, Cl, Al; *мікроелементи* (10^3-10^2) — Zn, Br, Mn, Cu, I, As, B, F, Pb, Ti, V, Cr, Ni, Sr, Ag, Co, Ba, Th; *ультраелементи* (10^6-10^{12}) — Au, Rb, Hg, Ra, Rn.

Геохімічне середовище разом із організмами, які його заселяють, утворюють у біосфері різні біогеохімічні світи, або *біогеохімічні провінції*, де даному хімічному складу елементів відповідає певна реакція рослин і тварин. Наприклад, буковим екосистемам і організмам, що їх заселяють, відповідає материнська порода, багата на карбонати.

Геохімічна енергія живих організмів проявляється передусім у великих швидкостях поширення життя (розмноження), яке полягає в регулюванні розмноження організмів у геометричній прогресії в умовах достатку геохімічної енергії:

$$2\Delta^t = Nt,$$

де Nt — приріст за одиницю часу t ; Δ — ступінь геометричної прогресії.

Припустимо, що в ідеальному середовищі, де всі фактори є оптимальними, жива речовина якогось виду могла б зайняти всю поверхню Землі і заселити простір площею $5,10100933 \cdot 10^8 \text{ км}^2$. Якби це відбувалося протягом одного року, то щодня приріст захопленої поверхні становив би

$$\frac{5,10100933 \cdot 10^8 \text{ км}^2}{365} = 1397537 \text{ км}^2.$$

Якщо максимальна кількість особин одного виду становить N_{max} , то швидкість поширення життя

$$v = \frac{1397537 \Delta}{\log N_{\text{max}}}$$

Геохімічна дія живих організмів, виражена показником v , становить, наприклад, для бактерій 33100 см/с (наближається до швидкості звуку в атмосфері). Швидкість передачі геохімічної енергії у великих організмів, які розмножуються дуже повільно, наприклад, слонів, не перевищує 0,1 м/с; інфузорія за місяць може дати потомство, що виражається цифрою з 44 нулями. Ця маса у мільйони разів перевищувала б масу Сонця.

В.І.Вернадський наводить приклад різної швидкості розмноження бактерії холери і слона. Якщо для покриття суцільною плівкою поверхні планети бактерією холери потрібно 30 год, то для слона — 3000–3500

років. Геохімічна дія як однієї, так і іншої морфологічної форми однакова, але час для крупних організмів необхідний незрівнянно довший.

Величину геохімічної продуктивності можна визначити, вирахувавши кінетичну енергію організмів:

$$A = \frac{PV^2}{2} \cdot \frac{10^8}{K},$$

де P — маса живих організмів; K — показник щільності живих організмів на даній території.

Геохімічна кінетична енергія живих організмів найкращим чином віддзеркалює роботу організмів у біотопі. Їхня конкретна хімічна продуктивність є показником геохімічної функції живої речовини. Спеціальний вплив живої матерії на хімічні властивості земної кори і міграцію хімічних елементів у межах біосфери В.І.Вернадський називав *геохімічною функцією живих організмів*.

Зупинимося на надзвичайно важливій функції живої речовини — *концентраційній*. Концентрована речовина використовується для побудови м'якого тіла і скелета, а також для відведення її в екскременти. Існує два шляхи концентрації речовини: а) у вигляді іонів зі справжніх розчинів (характерно для більшості морських безхребетних); б) засобами седиментації речовини із колоїдних розчинів фільтруючими організмами.

Сьогодні відомі численні факти концентрації живими організмами елементів зі сильно розбавлених розчинів, зокрема, вуглекислих солей кальцію, магнію і стронцію, кремнезему, фосфату, йоду, фтору, та інших компонентів. Фізіологічні особливості рослин, зокрема водоростей, дають їм змогу концентрувати лише ті елементи, вміст яких у середовищі не менше 10 мг/л. Тому тваринним організмам, яким не доводиться концентрувати елементи зі середовища легше, оскільки вони одержують їх у готовому вигляді від автотрофів.

За ступенем концентрації хімічних елементів В.І.Вернадський розподілив організми на такі групи: 1) "організми якогось елемента" (кальцієвого — бактерії, водорості, найпростіші, молюски, корали тощо);

Таблиця 7.10

Зіставлення даних за розвіданим запасом деяких хімічних елементів і їх щорічним накопиченням живою речовиною

Елемент	Концентрація щорічно в процесі фотосинтезу, т	Світові запаси сировини, т
Вуглець	1011	1012
Фосфор	109	1010
Хром	105	108
Марганець	107	108
Залізо	108	1011
Кобальт	105	106
Нікель	106	107
Мідь	107	108
Цинк	107	107
Молибден	105	106

“кремнієвого” — діатомові водорості, радіолярії, кремневі губки; “залізні” — залізо-бактерії; 2) “багаті на якийсь елемент” (вміст даного елемента 1–10%); 3) “звичайні організми”; 4) “бідні на дані елементи”. Сьогодні екологічна наука користується узагальненими даними про щорічну концентрацію окремих елементів у процесі фотосинтезу, що дає можливість порівнювати їх зі світовими сировинними запасами (табл.7.10).

Як бачимо, щорічне “виробництво” окремих елементів живими організмами є близьким до їх світових запасів, які накопичувалися в земній корі мільйони років.

Деструктивна функція живої речовини проявляється у деструкції неживої речовини і включення її у біологічний кругообіг. Як відомо, жива речовина не може використовувати потрібні їй елементи у будь-якому вигляді: органічна складова необхідної речовини має бути розщеплена до простих неорганічних сполук: вуглекислого газу, води, сірководню, метану, аміаку і т.п. Розкладом відмерлої органіки займається ціла армія сапрофітів. Звернімо увагу на ще один елемент цієї проблеми — розщеплення неживої речовини живою. Наприклад, піонери життя на скелях — ціанобактерії, бактерії, гриби і лишайники ведуть із гірськими породами “справжню хімічну війну, впливаючи на них багатим арсеналом своєрідної зброї, яка включає розчини як неорганічних кислот — вугільної, азотної, сірчаної (аж до 10% розчину, здатного пропалити папір), так і органічних. Володіють хімічною зброєю і деякі вищі рослини. Наприклад, коріння смерек, які ростуть на бідних на поживні речовини ґрунтах, теж виділяє сильні кислоти, які розкладають мінеральні абіогенні речовини”.

Середовищевірна функція полягає в зміні живою речовиною у процесі її життєдіяльності фізико-хімічних параметрів середовища. Сюди належать *механічні* (будівництво тваринами нір, розрихлювання ґрунту корінням і т.д.), *хімічні* (наприклад, підвищення чи пониження рН ґрунту) та *фізичні* (виділення в атмосферу легких іонів, “підігрів” ґрунту перегноем) впливи.

Транспортна функція живої речовини в біосфері багатогранна. Відомо, що нежива речовина під впливом сили земного тяжіння переміщається лише зверху вниз: атмосферні опади, ріки, льодовики, лавини, зсуви. Лише жива речовина здатна, переборюючи силу земного тяжіння, переміщатися знизу вверх: стовбурами і стеблами піднімати до надземних органів і зокрема до листя поживні речовини. Із океану на континенти переміщується величезна кількість речовин, необхідних для життєдіяльності наземних організмів. “Живлення наземних організмів морською їжею, — писав В.І.Вернадський, — відбувається в таких розмірах, що, може бути, компенсує — у всякому разі повертає на сушу — співрозмірну частину тих мас хімічних елементів, які ріки в розчині приносять із суші в море. Із мезозойської ери цю роль головним чином відіграють птахи”. До них слід додати риб, а також силу-силенну комах.

Окремі автори виділяють такі геохімічні функції, які корелюють із уже розглянутими: 1) *нагромадження атомів*; 2) *розповсюдження елементів*; 3) *утворення газів*; 4) *дихання*. Є й такий розподіл спеціальних

геохімічних функцій: 1) *киснева* (продукування кисню); 2) *редукційна* (автотрофні бактерії редукують сірчані зв'язки до H_2S і Fe_2S); 3) *розщеплювальна* (складних органічних сполук із вивільненням H_2O , CO_2 і N_2 за допомогою бактерій і грибів); 4) *розщеплювальна* редукційних органічних сполук з утворенням H_2S , CH_4 і H_2 , яку здійснюють лише бактерії.

Завдяки геохімічній функції живої речовини біохімічні і геохімічні процеси біосфери представлені в єдиному біогеохімічному процесі. “Жива речовина охоплює і перебудовує всі хімічні процеси біосфери, — писав В.І.Вернадський, — наголошуючи: жива речовина — наймогутніша геологічна сила, що зростає із плином часу”.

7.5.2. КРУГООБІГ РЕЧОВИН І ХІМІЧНИХ ЕЛЕМЕНТІВ

Кругообіг речовин — це їх багаторазова участь у процесах, які відбуваються в біосферних шарах атмосфери, гідросфери і літосфери. Тобто повний кругообіг здійснюють не речовини, а певні елементи, а тому слід розглянути їх кругообіг.

Як відомо, атоми різних елементів нерівномірно представлені у вулканічних породах, морській воді, органічній матерії. Перші з них — вулканічні породи — виступають як джерело атомів, з яких органічний світ творить свою матерію. Материнська порода, гідросфера, атмосфера і світ організмів пов'язані між собою міграцією атомів, яка може відбуватися циклічно або ациклічно.

Згідно з В.Енгельгардтом (1959), міграцію можна називати *циклічною*, якщо середній вміст хімічних елементів у вулканічних породах (l_x), з одного боку, і в осадових породах (t_x) та морській воді (m_x) — з іншого, є однаковими. Якщо ще додати сюди кларк елементів із живих організмів, одержимо рівняння

$$l_x E - t_x T - m_x M + b_x B = 0,$$

де E , T — кількість зрушеної породи; M — об'єм морської води; B — маса живих організмів на планеті.

З цього рівняння випливає, що процес буде циклічним, якщо

$$l_x E = t_x T + m_x M + b_x B,$$

і водночас буде ациклічним, якщо

$$l_x E < t_x T + m_x M + b_x B.$$

Елементи, які мігрують циклічно, обертаються в біохімічних процесах двох рівнів: біогеоценозу і біосфери. Кругообіг елементів у біогеоценозі (малий кругообіг) розглянутий у попередньому розділі. Зупинимося на “великому” головному кругообізі, який відбувається в біосфері.

Як відомо, основою динамічної рівноваги і стійкості біосфери є кругообіг речовин і перетворення енергії, які складаються з багатьох процесів. Причому окремі циклічні процеси являють собою послідовний ряд змін речовини, що відповідає тимчасовому стану рівноваги. Добре відомі глобальні процеси кругообігу води, кисню, вуглецю, азоту, фосфору, мікроелементів. *Процеси руху хімічних елементів, які відбуваються за участю живої речовини, називаються біохімічними циклами.*

Цілорічно біохімічні цикли приводять у рух близько 480 млрд т речовини, виключно біофільних елементів — вуглецю, азоту, кисню, водню та ін. Внаслідок фотосинтезу біосфера має величезний енергетичний потенціал. У масштабі біосфери біохімічні цикли замкнуті, крім циклу O_2 , який відсутній після області розсіювання.

Характерна особливість “великого” геологічного кругообігу речовини — це його переважно горизонтальний напрям. Він відбувається між сушею і морем. Біологічний кругообіг має переважно вертикальний напрям міграції і відбувається між рослинами і ґрунтом.

Міграція речовин у хімічному кругообізі визначається двома тісно пов'язаними і взаємозумовленими процесами, які протистоять один одному. *Це синтез живої речовини зеленими рослинами з елементів неживого середовища за допомогою сонячної енергії та мінералізація органічних решток рослин і тварин, у процесі якої виділяється енергія.* Такий кругообіг відбувається в кожному ландшафті як на суші, так і на морі. Речовини, які рослини добувають з ґрунту, повітря і води, йдуть на побудову їхніх організмів, потім, мінералізуючись, знову надходять у навколишнє середовище. Однак цей процес не замкнутий. Частина речовин з кожного циклу кругообігу, що надходить у геологічний кругообіг речовин, потрапляє в море, а там, відклавшись на дні, може бути на довгий час вилученою з біологічного кругообігу. Кожний наступний цикл включає нові речовини, тому він не подібний до попереднього.

7.5.2.1. Кругообіг води

Кругообіг води, або гідрологічний цикл (рис.7.19), має основні риси кругообігу хімічних елементів, він також збалансований у масштабах усієї земної кулі і приводиться в рух енергією.)

На рис.7.20 наведено обсяг окремих частин гідросфери Землі та зв'язаної води земної кори. Слід відзначити, що понад 90% наявної на Землі води перебуває в гірських породах, які утворюють земну кору, і у відкладах на поверхні Землі. Ця вода вступає в гідрологічний цикл, який відбувається в біогеоценозах дуже рідко: лише в момент вулканічних викидів. Тому цю воду можна не брати до уваги, коли мова йде про переміщення води поблизу поверхні Землі.

(Переміщення води з місця на місце в масштабах планети відбувається головним чином між океаном і сушею. При цьому змінюється її агрегатний стан (перетворення рідкої фази в тверду, пароподібну, і навпаки), що дає змогу підтримувати рівновагу між сумарним випаровуванням і випаданням опадів на планеті.) Підраховано, що з поверхні Землі лише за 1 хв випаровується близько 1 млрд т води і стільки ж випадає назад у вигляді опадів. Відзначимо, що понад 86% вологи надходить в атмосферу за рахунок випаровування із поверхні Світового океану і менше 14% — за рахунок випаровування із суші.

Опади, які випадають на поверхню суші, перевищують випаровування і транспірацію в наземних місцезростаннях. Відповідно кількість опадів, які випадають на поверхню океанів, менша тієї кількості води, яка випаро-

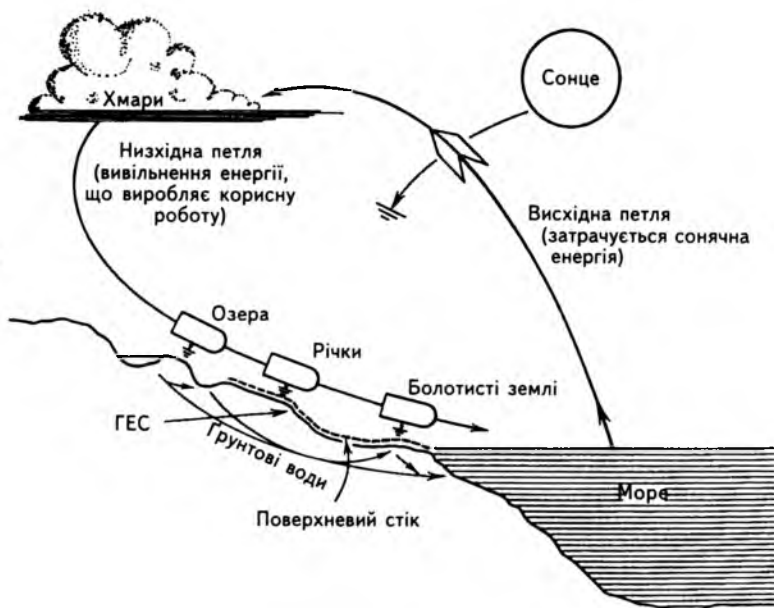


Рис. 7.19. Енергетика гідрологічного циклу, представленого у вигляді двох шляхів: верхній приводиться в рух сонячною енергією, а нижній віддає енергію озерам, річкам, заболоченим землям і виконує роботу, безпосередньо корисну для людини (наприклад, на ГЕС). Поверхневий стік поповнює резерви ґрунтових вод і сам поповнюється від них, хоча в багатьох сухих областях ці резервуари зараз швидше випорожнюються, ніж поповнюються.

вугіть з їхньої поверхні. Більша частина водяних парів, перенесених вітрами із океанів на сушу, конденсується над гірськими районами і в тих місцях, де швидке нагрівання і охолодження суші створює вертикальні потоки повітря. Чистий потік атмосферних водяних парів від океанів до суші утворюється водою, яка стікає із суші у басейн океанів.

Виходячи з екологічних позицій, слід звернути особливу увагу на роль транспірації в гідрологічному циклі. Відомо, що первинна продукція

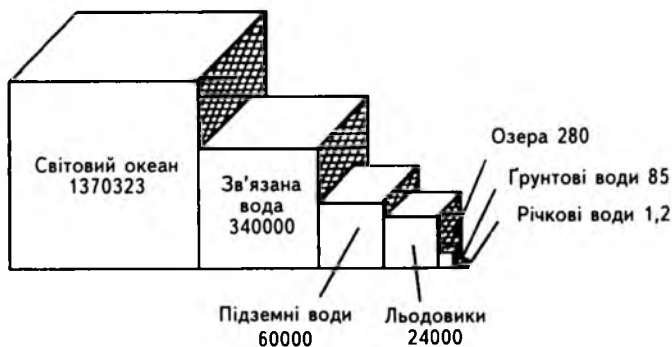


Рис. 7.20. Обсяг окремих частин гідросфери Землі та зв'язаної води земної кори (включаючи воду живих організмів), (тис. км³).

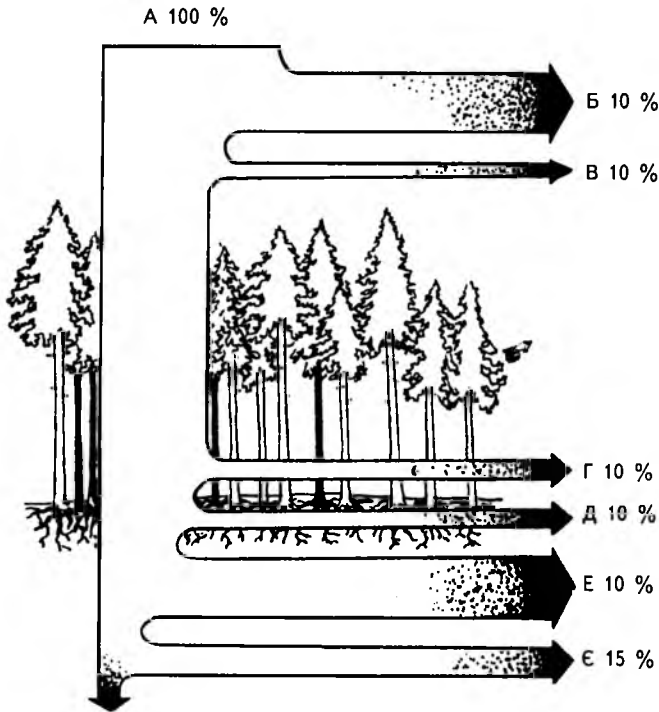


Рис. 7.21. Водний режим у хвойній тайзі: А — опади; Б — опади, які використовує крона; В — втрати вологи у вигляді випаровування; Г — споживання вологи травами; Д — бокове просочування води; Е — споживання вологи на рівні коріння і дерев; Є — стік у ґрунтові води.

наземних місцезростань становить приблизно $1.1 \cdot 10^{17}$ г сухої речовини на рік, а на кожний грам продукції транспірується приблизно 500 г води. Отже, наземна рослинність транспірує щорічно $55 \cdot 10^{18}$ г води, що майже відповідає загальній евапотранспірації із суші. На рис. 7.21 зображена структура водного режиму екосистеми хвойної тайги.

Для того щоб “запустити” гідрологічний кругообіг, необхідна енергія. Її можна підрахувати, перемноживши енергію, яка потрібна для випаровування 1 г води (0,536 ккал), на сумарне річне випаровування із поверхні Землі ($378 \cdot 10^{18}$ г). Одержаний результат ($2 \cdot 10^{22}$ ккал) відповідає приблизно 1/5 частині загального надходження сонячної енергії на Землю.

Важливим показником кругообігу води є водообмін. В океанах, наприклад, він відбувається під впливом течій. Вважають, що для повного водообміну у Світовому океані потрібно приблизно 60 років, Атлантичному — 50, Індійському — 40, а Тихому океані найбільше — 100 років.

Надзвичайно активний водообмін у ріках. Одноразовий обіг води в руслах рік Землі оцінюється приблизно в 1200 км^3 , а сумарний річний стік — $38800 \text{ км}^3/\text{рік}$.

Таким чином, обмін руслових стічних вод відбувається кожні 0,031 року, тобто кожні 11 діб, або 32 рази протягом року. Якщо врахувати, що

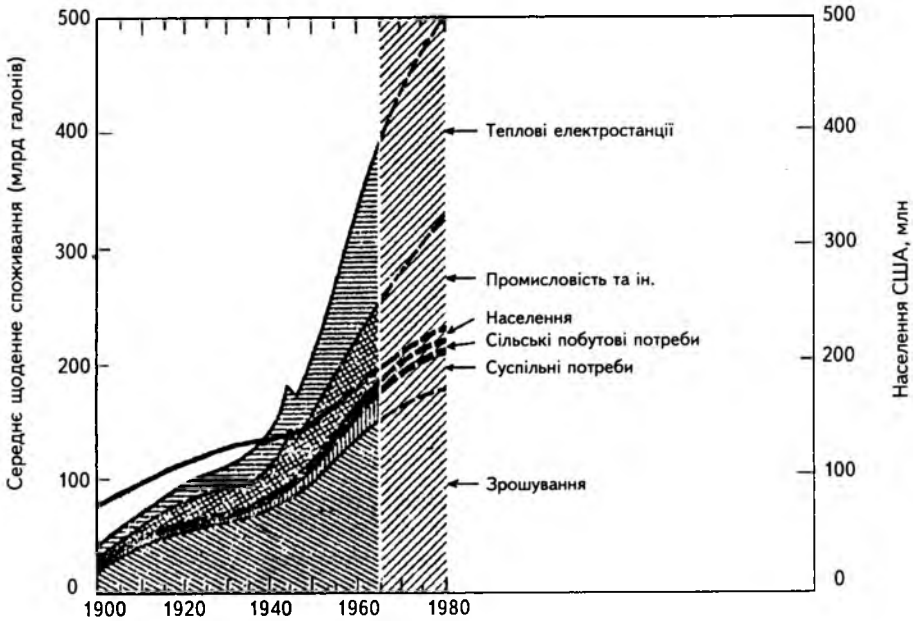


Рис. 7.22. Споживання води у міру росту населення.

ріки сполучують багато озер і водосховищ, які сповільнюють водообмін, то загальна активність обміну поверхневих вод суші буде становити 7 років.

Життя на Землі підтримується не лише за рахунок води, що знаходиться у рідкій стані, але й тієї, що сконцентрована у вигляді атмосферної пари. Вода, яка міститься в повітрі у вигляді пари, відповідає в середньому шару завтовшки 2,5 см, рівномірно розподіленому по всій поверхні Землі. Кількість річних опадів становить в середньому 56 см, що в 25 разів більше тієї кількості вологи, яка міститься в атмосфері. Отже, водяні пари, які постійно знаходяться в атмосфері, — так званий атмосферний фонд, — щорічно здійснюють кругообіг 25 разів. Вміст води в ґрунті, ріках, озерах, і океанах в сотні тисяч разів більший, ніж в атмосфері. Однак вода протікає через обидва ці середовища із однаковою швидкістю, оскільки випаровування дорівнює випаданню опадів. Середня тривалість переносу води у її рідкій фазі поверхнею Землі становить 3650 років, тобто в 100 тис. разів більше, ніж тривалість перенесення її в атмосфері.

Слід пам'ятати, що на основі кругообігу води із розчиненими в ній мінеральними сполуками, а також компонентів атмосфери закономірно виникла жива речовина, а з нею і біохімічний кругообіг. Тому антропогенне вилучення води з природного кругообігу, а воно щорічно зростає (рис.7.22), негативно впливає на функціонування живої речовини. На рис.7.23, 7.24 зображені схеми використання світових запасів води та прогнози водних ресурсів до 2000 р.

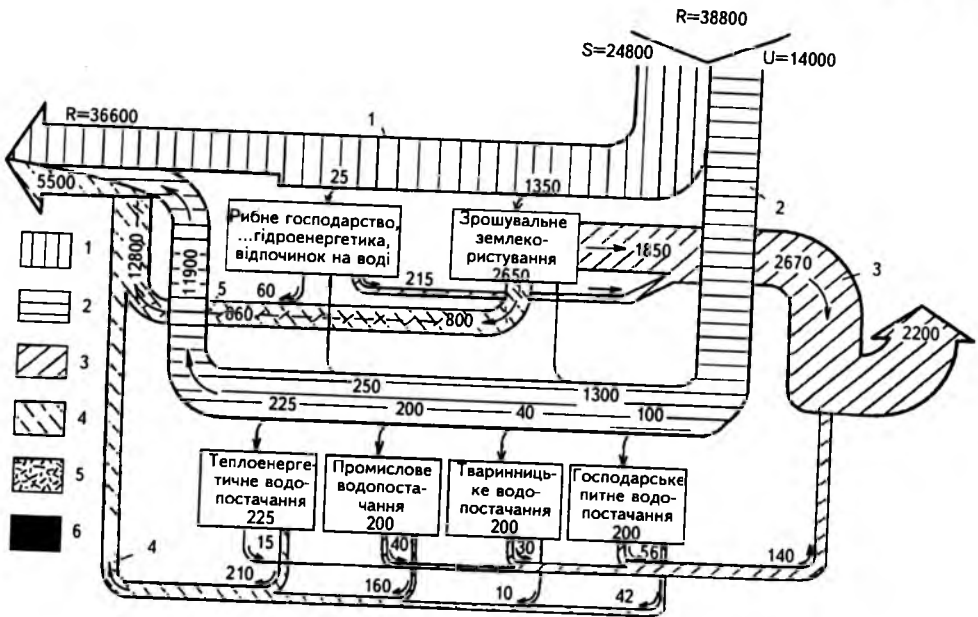


Рис. 7.23. Розподіл світових ресурсів води:

1 – ресурси стійкого паводкового стоку (S); 2 – ресурси стійкого стоку (U); 3 – незворотний хід води (E); 4 – стічні та забруднені річкові води; 5 – зворотні води після зрошення; 6 – замкнене оборотне водопостачання; R – сумарний паводковий стік.

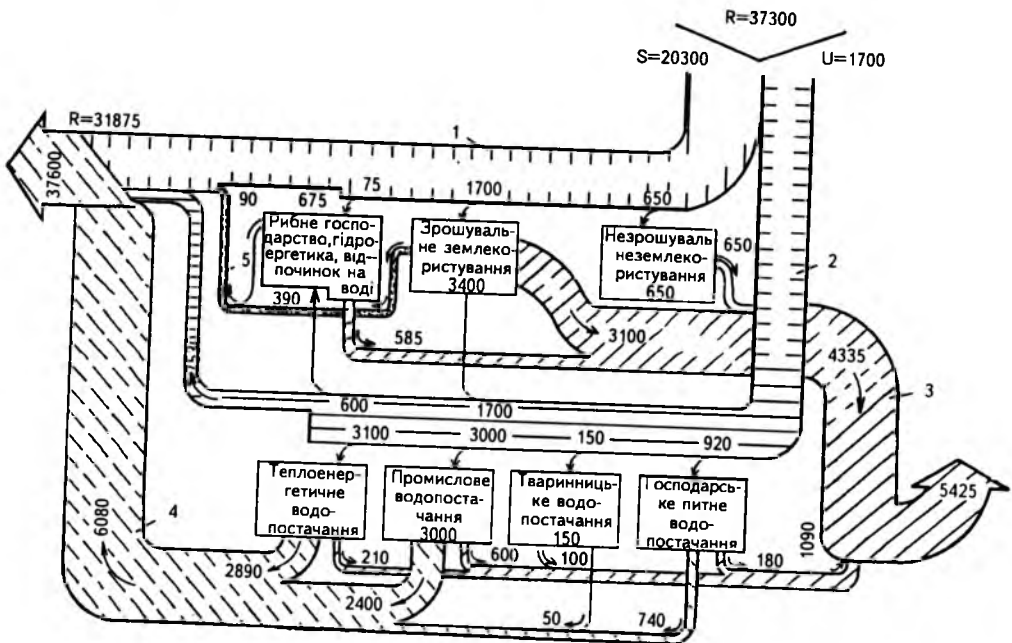


Рис. 7.24. Прогнозування світових запасів води до 2000 р., 1-й варіант.

7.5.2.2. Кругообіг вуглецю

Вуглець входить до складу всіх органічних речовин, а тому його кругообіг найбільш поширений у природі (рис.7.25). Він здійснюється за допомогою трьох груп організмів: продуцентів, консументів, редуцентів. Органічна речовина синтезується зеленими рослинами в процесі фотосинтезу з вуглекислого газу атмосфери, вміст якого дорівнює лише 0,03–0,04%.

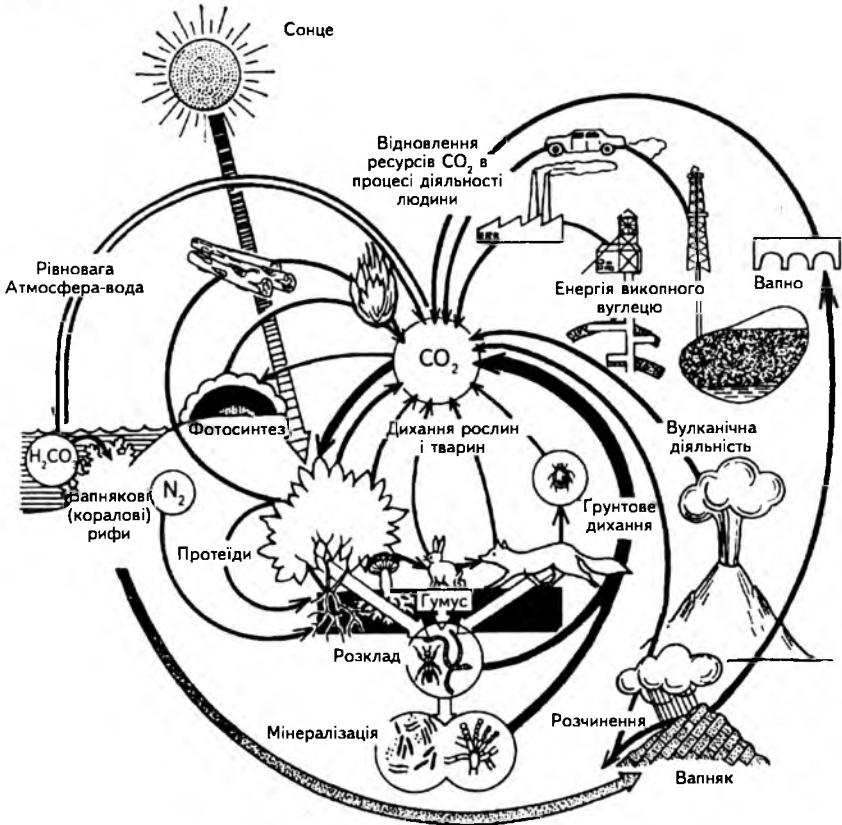


Рис. 7.25. Кругообіг вуглецю в біосфері.

Якби вуглекислий газ не поповнювався за рахунок надходження із Землі, то його запаси вичерпалися б за 4–35 років (табл.7.11). У найближчі 50–60 років завдяки зростанню спалювання горючих речовин вміст вуглекислого газу в атмосфері подвоїться. Такі швидкі зміни вмісту вуглекислого газу в атмосфері, внаслідок якого відбувається так званий парниковий ефект (нагрівання атмосфери інфрачервоним промінням завдяки вмісту в ній CO₂), може призвести до перегрівання географічної оболонки. Частина CO₂ утворюється при виверженні вулканів і надходить зі збагачених ним водних джерел. Головний споживач CO₂ – фотосинтетичний апарат рослин (рис.7.26).

Т а б л и ц я 7.11

Кількість вуглекислого газу в біосфері, кг

Кількість CO ₂	За Ю.Саксом 2500·10 ¹²	За Г.Гредером 2100·10 ¹²	За Е.Рейнау 1530·10 ¹²
Засвоюється рослинами за рік	48·10 ¹²	60·10 ¹²	86,5·10 ¹²
За скільки років рослини вичерпали б запаси CO ₂ в атмосфері	4	35	18

Варто нагадати, що про явище фотосинтезу, яке є головним чинником руху речовини й енергії в біосфері, стало відомо лише в другій половині XVIII ст. В 1772–1782 рр. Д.Прістлі, Я.Інгенгауз і Ж.Сенсб'є, доповнюючи один одного, описали процес повітряного вуглецевого живлення, або

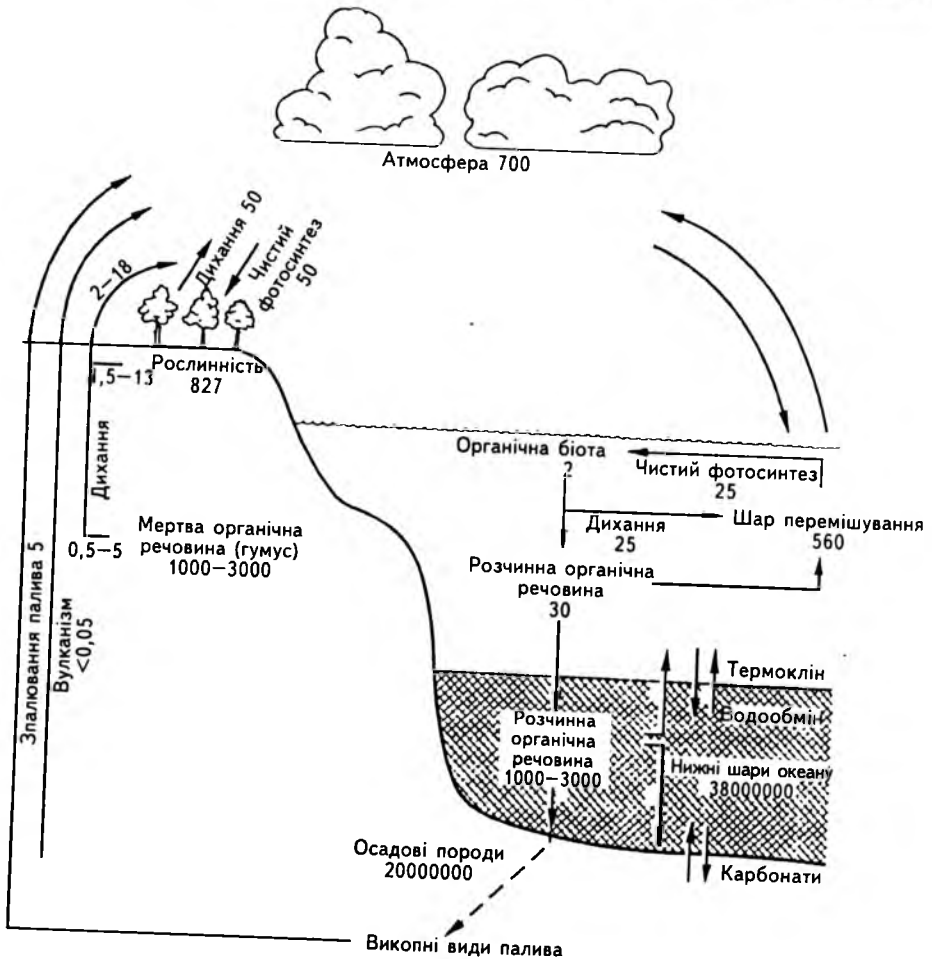
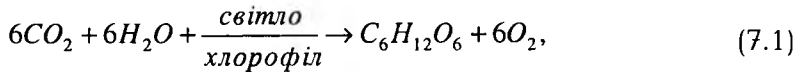


Рис. 7.26. Основні глобальні пули вуглецю і річні швидкості обміну між ними.

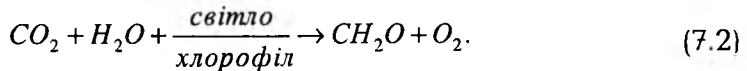
фотосинтез. Через століття К. А. Тимірязєв (1843–1920) розкрив енергетичну закономірність фотосинтезу як процесу використання світла для утворення органічної речовини в рослинах. Механізм фотосинтезу був розкритий американським біохіміком Кальвіном, за що йому було присуджено Нобелівську премію. Сьогодні під фотосинтезом розуміють перетворення зеленими рослинами і фотосинтезуючими організмами промислової енергії Сонця. Процес фотосинтезу відбувається за участю поглинаючих світло пігментів (хлорофіл та ін.).

Попадаючи в клітину зеленого листа вуглекислий газ приєднується до акцептора (вуглевод рибулезодифосфат), з яким продовжує подальший рух і перетворення. Завдяки ферменту альдолази утворюється простий цукор — глюкоза, а з нього — цукроза і крохмаль. Частина синтезованої речовини в цьому процесі переходить знову в акцептор — так утворюється саморегульований циклічний процес. Далі з участю інших ферментів цукри перетворюються у білки, жири та інші органічні речовини, потрібні для життя рослини.

Основна реакція фотосинтезу має такий вигляд:



або в розрахунку на моль CO_2 :



За рік рослини суші і океану засвоюють майже $5 \cdot 10^{10}$ т вуглецю (вбирають, за різними авторами, $1,7 - 2,0 \cdot 10^{11}$ CO_2), розкладають $1,3 \cdot 10^{11}$ т води, виділяють $1,2 \cdot 10^{11}$ т молекулярного кисню і запасують $4 \cdot 10^{17}$ ккал сонячної енергії у вигляді хімічної енергії продуктів фотосинтезу, що в 100 разів перевищує виробництво енергії всіма електростанціями світу.

Річний кругообіг маси CO_2 на суші визначається як масою складових його ланок біосфери, так і кількістю, яку захоплює кожна ланка (т/рік):

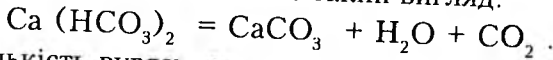
Сумарне захоплення фотосинтезом	$60 \cdot 10^9$
Повернення від дихання (розкладу)	$48 \cdot 10^9$
Надходження в гумосферу і консервація в багаторічних фітоценозах	$10 \cdot 10^9$
Захоронення в осадовій товщі літосфери, включаючи реакцію CO_2 із гірськими породами	$1 \cdot 10^9$
Надходження від спалення палива	$4 \cdot 10^9$

У гідросфері кругообіг CO_2 значно складніший, ніж на суші. Вирішальну роль тут відіграє Світовий океан, який акумулює винесений ріками із суші вуглець у формі карбонатних і органічних сполук. Повернення вуглецю із океану чи суші відбувається з великим дефіцитом, головним чином, повітряними потоками у вигляді CO_2 . Наявність вуглекислого газу у гідросфері залежить від надходження кисню у верхні шари як із атмосфери, так із нижчих шарів води. В загальному виразі

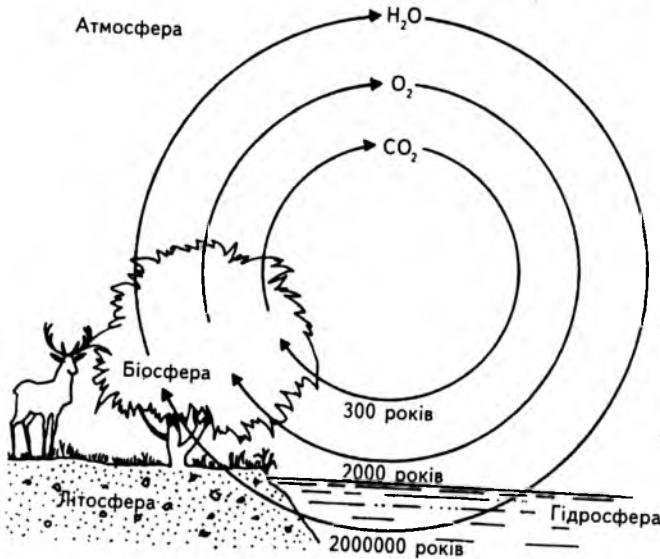
річний кругообіг маси вуглецю у Світовому океані майже удвічі менший, ніж на суші:

Сумарне захоплення в процесі фотосинтезу	30 · 10 ⁹
Повернення у водне середовище від дихання і розкладу органічної речовини	26 · 10 ⁹
Випадання в донний осад	1.5 · 10 ⁹
Надходження із атмосфери від спалювання палива	1 · 10 ⁹
Те ж із річним стоком	0.6 · 10 ⁹
Перехід у розчинні органічні сполуки	10.9 · 10 ⁹

Багато вуглецю вилучається з біологічного кругообігу речовин і потрапляє в океан переважно у вигляді вуглекислих солей. Ці солі, особливо CaCO_3 , витрачаються на побудову панцирів тварин, дуже багато їх і в морській воді. Якщо в атмосфері підвищується вміст CO_2 , частина його розчиняється у воді, вступає в реакцію з карбонатом кальцію, утворюючи розчинний у воді бікарбонат кальцію. І навпаки, при зниженні вмісту вуглекислого газу в атмосфері бікарбонати, що завжди містяться у морській воді, перетворюються у карбонати кальцію, які випадають з розчину, використовуються організмами для побудови скелетів або панцирів, осідають на морське дно. Реакція має такий вигляд:



Сумарна кількість вуглекислого газу на планеті становить не менше $2,3 \cdot 10^{12}$ т, тоді як вміст його у Світовому океані оцінюється в $1,3 \cdot 10^{12}$ т. У літосфері у зв'язаному стані перебуває $2 \cdot 10^{17}$ т вуглекислого газу. В живій речовині біосфери міститься близько $1,5 \cdot 10^{12}$ т (майже стільки, скільки у всій атмосфері). Вуглекислий газ атмосфери і гідросфери обмінюється і обновлюється живими організмами за 300 років (рис.7.27).



Фиг. 7.27. Тривалість циклу кругообігу вуглецю, кисню та води між абіотичним середовищем і біосферою (кількість років).

7.5.2.3. Кругообіг азоту

Азот, який є уособленням білкового життя у біосфері, в основному зосереджений в атмосфері, де його частина становить близько 78%. Тобто на 1 га поверхні Землі припадає товща повітря з приблизно 80 тис. т азоту. Проте в такому вигляді він недоступний рослинам. У кругообізі сполук азоту надзвичайно велике значення відводиться мікроорганізмам і азотофіксаторам, нітрофіксаторам і денітрофіксаторам. Тільки завдяки їм елементарний азот з повітря надходить до ґрунту (рис.7.28).

Найбільшу роль, як зазначалося, у цих процесах відіграють бульбашкові бактерії, які тісно співпрацюють з бобовими рослинами) При високим урожаї цих рослин можна збагатити ґрунт близько 400 кг азоту на 1 га. Якщо навіть урожай цих рослин буде вивезений із поля, значна частина азоту залишиться з корінням у ґрунті.

Кількість азоту, зв'язаного біологічним кругообігом, є неоднаковою в різних екосистемах. Наприклад, на орних землях — 7–28 кг/га за рік, на сінокосах з участю злакових трав і бобових — 73–865, а в лісах —

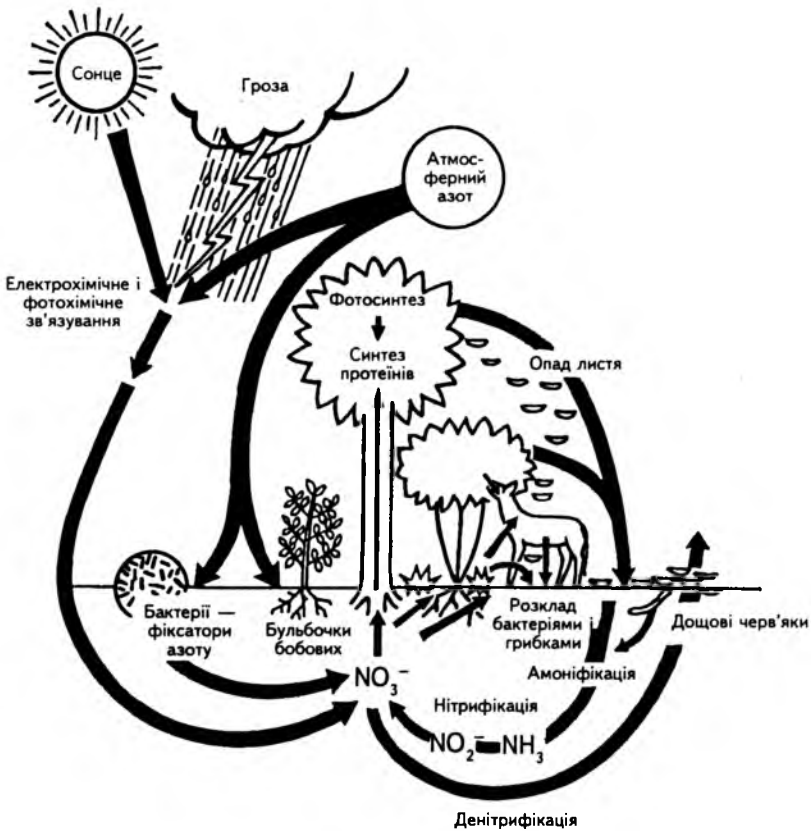
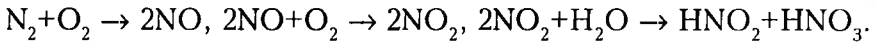


Рис. 7.28. Кругообіг азоту.

58–594 кг/га за рік. Подібним чином деякі лишайники фіксують азот за допомогою симбіотичних синьо-зелених водоростей.

Відомо, що Ю.Лібих (1843) сформулював твердження, згідно з яким рослини можуть повністю забезпечувати свої потреби азотом, що надходить у землю разом із атмосферними опадами (27 кг/га). Однак уже через декілька років В.І.Лавес та І.Г.Гільберт, вивчивши баланс азоту в плодоношенні, довели, що додаткове внесення азоту до ґрунту є необхідне, що визнав і сам Ю.Лібих.

Поява в атмосфері окислів азоту пов'язана із грозовими електричними розрядами. Окисли азоту утворюють з водою азотну і азотисті кислоти:



Ці кислоти разом із атмосферними опадами потрапляють у ґрунт. Кількість азоту, яку він одержує, є дуже різною і залежить передусім від кліматичних умов, зокрема, кількості і частоти опадів, пори року, температури тощо. У помірному кліматі ця кількість становить декілька кілограмів на рік, а в тропічному, де спостерігаються часті бурі, його значно більше, але в середньому не більше 10 кг.

В атмосферу азот в певних кількостях потрапляє з ґрунту. Це відбувається з участю мікроорганізмів під час мінералізації органічної матерії, коли в процесі амоніфікації виділяється аміак. Біологічна фіксація молекулярного азоту мікроорганізмами, як тими, що вільно пересуваються, так і симбіонтами (бульбашковими), відбувається в автотрофному і гетеротрофному блоках біогеоценозів. Для кругообігу азоту необхідним є молібден, який в окремих випадках виступає як лімітуючий фактор. Незважаючи на величезні запаси цього елемента в атмосфері й осадовій оболонці літосфери, у кругообізі бере участь лише фіксований мікроорганізмами азот.

До цієї категорії азоту обмінного фонду входять: а) азот річної продукції біомаси; б) азот біологічної фіксації бактеріями й іншими організмами; в) ювенільний (вулканічний) азот; г) атмосферний (фіксований у момент грозового розряду); д) техногенний.

[У великий кругообіг весь час надходить частина азоту у вигляді різних сполук, які ріки виносять у моря. Вміст сполук азоту найбільший у районах, де в океан впадають великі ріки, найменший — в центральних частинах океанів. Азотомісткі сполуки використовуються водоростями для синтезу органічних речовин і надходять у кругообіг океану, частина поступово осідає на дно. Отже, винесення азоту з суші не збільшує його концентрації у морській воді.]

Межа азоту, зв'язаного в біомасі суші, становить 14020 млн т, а в зольних елементах — 34062 млн т азоту і 2762 млн т зольних елементів. У біомасі Світового океану цих елементів в 1000 разів менше. Однак завдяки багаторазовому відтворенню організмів планктону через них протягом року проходить азоту і зольних елементів більше, ніж на суші: азоту — 2762 млн т, зольних елементів — 12274 млн т.

Якщо розглядати кругообіг азоту в масштабах біосфери, то завдя-

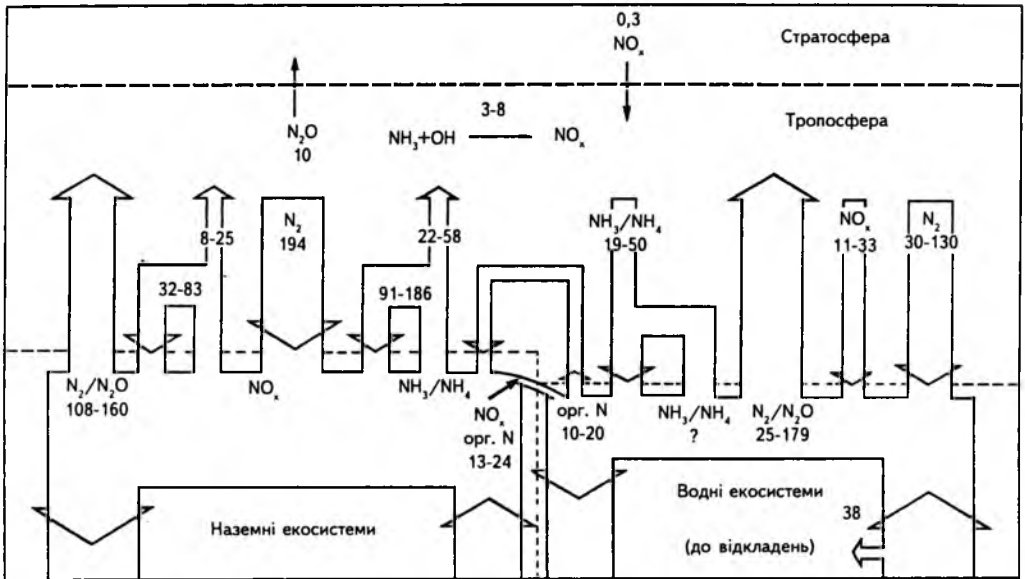


Рис. 7.29. Глобальний кругообіг азоту. Цифри відповідають 10 г азоту за рік. Представлені тільки чисті потоки азоту.

ки саморегулюючим механізмам і зворотному зв'язку він вважається досить досконалим (рис.7.29). Частина азоту, який “виробляється” в густозаселених районах, у прісних водах і мілководних морях, виносить-ся у глибоководні океанічні відклади і залишається там, виключаючись на мільйони років із кругообігу. Ці втрати компенсуються надходженням азоту в повітря з вулканічними газами?

7.5.2.4. Кругообіг сірки

Геохімічний цикл сірки відзначається різноманітністю процесів, передусім тих, які відбуваються в ґрунті та відкладах, де сконцентрований досить великий резервний фонд, меншою мірою — в атмосфері (рис.7.30, 7.31).

Як відомо, близько 50% сірки потрапляє в атмосферу за рахунок її біологічних перетворень у ґрунті і воді, в яких провідну роль відіграють мікроорганізми. Причому кожний їх вид виконує певну реакцію — окислення або відновлення. Вважають, що внаслідок цих мікробіологічних процесів сірка вивітрюється у вигляді сірководню.

Фактична кількість сірководню, яку утворюють природні екосистеми, хоч традиційно і вважається значною, безпосередньо не вимірювалася і розраховувалась приблизно за балансом глобального кругообігу сірки. За розрахунками вона становить 58–110·10⁶ т сірки щорічно. Для кругообігу сірки характерним є те, що в надходженні сірчаних сполук до атмосфери природні екосистеми відіграють більш важливу роль, ніж антропогенна діяльність (табл.7.12).

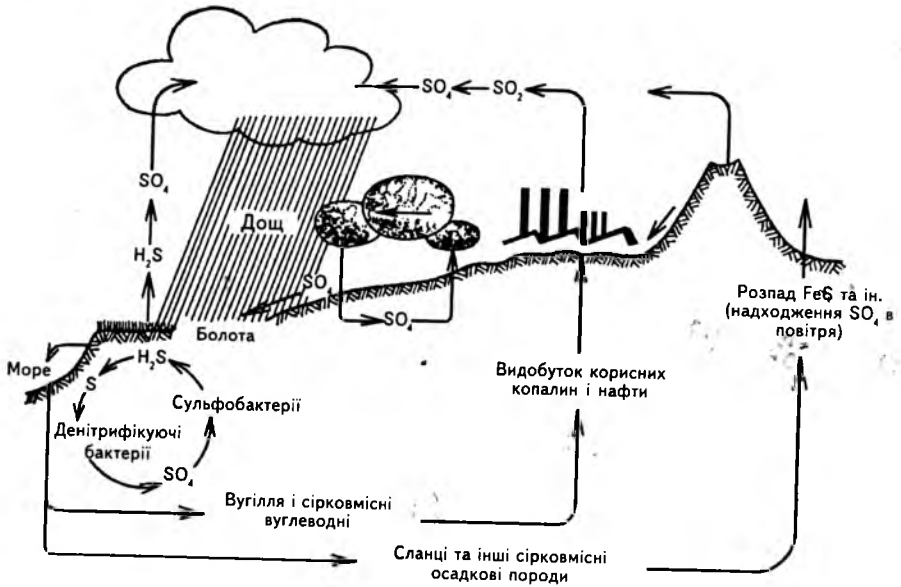


Рис. 7.30. Кругообіг сірки в біосфері.

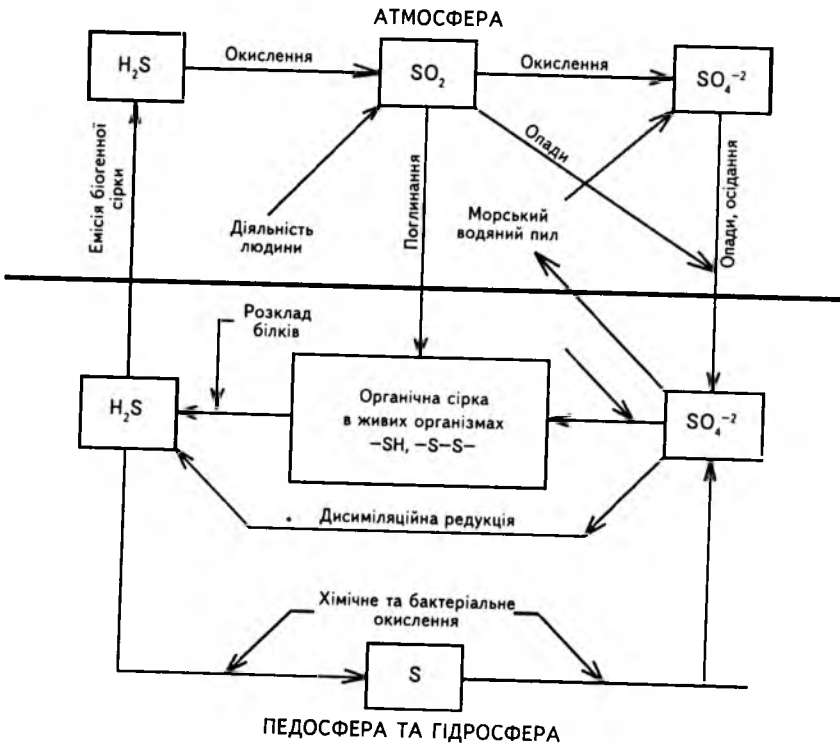


Рис. 7.31. Сполуки сірки та шляхи їх переносу в атмосфері та біоті.

Т а б л и ц я 7.12

Швидкість надходження сірки в атмосферу Землі

Джерело	Сірка, 10 ⁶ т./рік		
	Наземні	Морські	Всього
Діяльність людини	50	—	50
Сульфати, розчинені в морській воді	—	43	43
Біогенний H ₂ S	90	—	90
Р а з о м			183

Для кругообігу атмосферної сірки характерним є окислення сірководню до двоокису сірки, а останнього — до сульфатів. Двоокис сірки може бути окисленим у реакції з OH і H₂O. В реакції з OH утворюється H₂SO₃. Сульфати надходять безпосередньо в атмосферу і разом з частинками морської солі в краплях морської води.

У.Х.Сміт пропонує альтернативну гіпотезу надходження сірки в атмосферу. Вона полягає в тому, що більша частина сірки, вивільненої із ґрунту, завдяки діяльності мікроорганізмів знаходиться у формі органічних сполук, таких, як сірчистий карбон, диметилсульфід, диметилсульфід і метилмеркаптан. Виділення органічних газів із різних ґрунтів становить в середньому 72 г сірки/м²·рік з коливаннями у межах 0,002–152 г сірки/м²·рік. У табл.7.13 наведені розрахункові дані щодо викиду диметилсульфіду та інших летких сполук сірки природними джерелами, які свідчать про відносно мале надходження безпосередньо від рослин і порівняно більше з ґрунту. За даними автора, максимальний розрахунковий викид диметилсульфіду (5,5·10¹² г сірки/рік) досить скромний порівняно з антропогенним, який оцінюється приблизно в 65·10¹² г сірки/рік (2% — сульфат, 98% — двоокис сірки).

Т а б л и ц я 7.15

Надходження диметилсульфіду в атмосферу Землі із природних джерел

Джерело	Сірка, 10 ¹² г/рік
Морські водорості	0,05
Свіже листя	0,01
Відмираюче листя	0,53
Ґрунти	1,5–4,9
Р а з о м	2,1–5,5

Водночас надходження диметилсульфіду може становити менше 10% загального біогенного викиду сірки. У північній півкулі, де тривалість надходження сірки в атмосферу становить приблизно 2 дні, антропогенна сірка переважає природні потоки. В даний час надходження субмікронних частинок сірки в тропосферу північної півкулі становить 0,17·10¹² г із природних джерел і 0,23·10¹² г внаслідок антропогенної діяльності.

7.5.2.5. Кругообіг фосфору

Первинним джерелом фосфору є фосфорні сполуки, які знаходяться в материнській породі. До найважливіших мінералів, які включають фосфор, належать апатити. Внаслідок повільного вивітрювання цих мінералів

наступає вивільнення фосфору і утворення в ґрунтах різних фосфорних сполук, які внаслідок ерозійних процесів виносяться водотоками в моря, забезпечуючи розвиток їхнього фітопланктону. Частина фосфору, яка міститься в морській воді, може знову повернутися на сушу у вигляді гуано, наприклад, на побережжі Перу (рис. 7.32).

Ю.Одум (1975) звертає увагу на те, що перенесення фосфору птахами не є таким інтенсивним як було в минулому. На жаль, — зауважує автор, — діяльність людини спричинює посилення втрат фосфору, що знижує досконалість його обігу в біосфері. Виловлення риби повертає щоразу на сушу 600 тис. т елементарного фосфору, що мало б до деякої міри компенсувати його втрати внаслідок виносів у ріки і річки. Однак

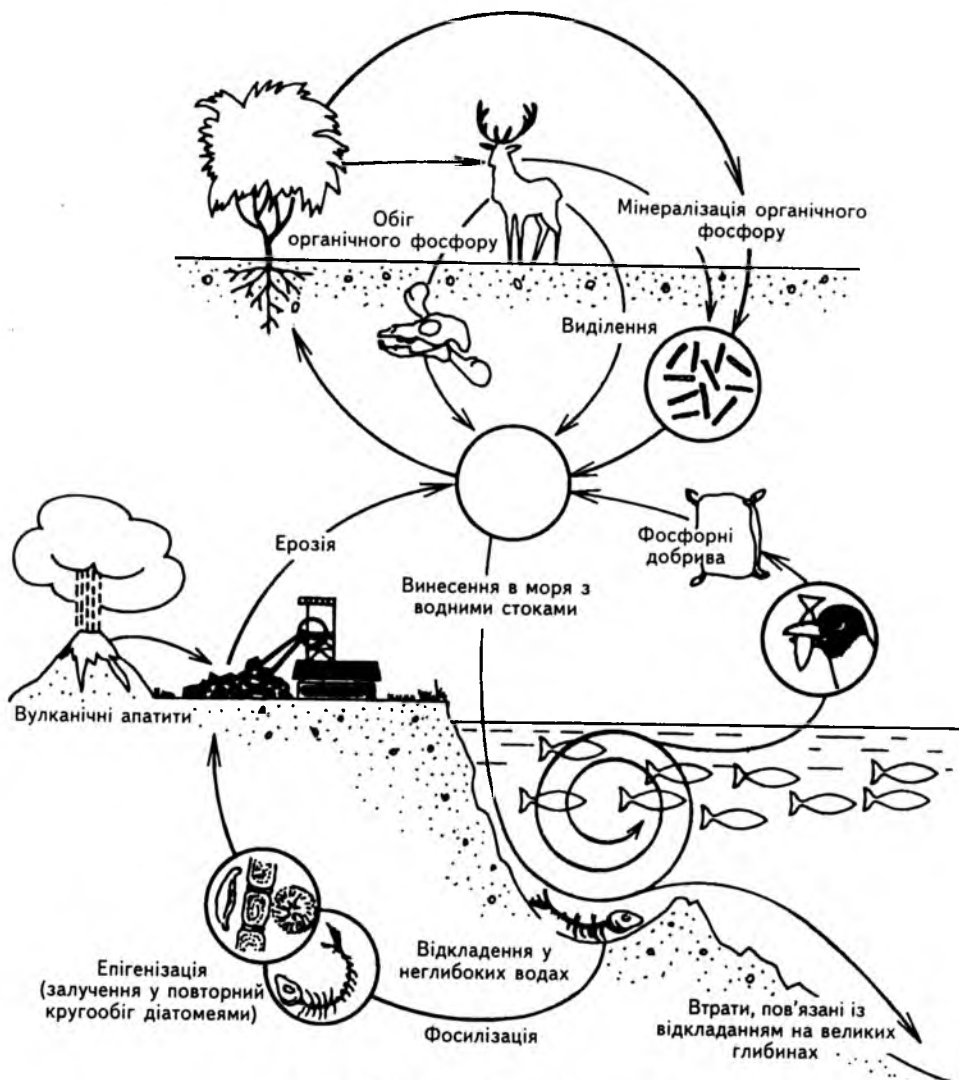


Рис. 7.32. Кругообіг фосфору в природі.

постає питання, як компенсувати його щорічний видобуток, який становить 1–2 млн т (більша частина цього фосфору вимивається). Врешті-решт, — застерігає вчений, — нам доведеться серйозно зайнятися поверненням фосфору в кругообіг, якщо ми не хочемо загинути з голоду... Сьогодні ведуться експертизи з орошенням наземної рослинності стічними водами, замість того щоб прямо скидати їх у водні шляхи.

Незважаючи на те що фосфор не відіграє такої важливої ролі у життєдіяльності рослин і тварин, як це характерне для вуглецю чи азоту, його геохімічний цикл включає в себе різноманітні шляхи міграції в земній корі, інтенсивний біологічний кругообіг і міграцію в біосфері.

Основою кругообігу, що відбувається у межах суша–Світовий океан, є винесення фосфатів з річним стоком, взаємодія їх з кальцієм, утворення фосфоритів, поклади яких з часом виходять на поверхню і знову включаються в міграційні процеси.

7.6. НООСФЕРА Й УПРАВЛІННЯ БІОСФЕРОЮ

Від полемічних лекцій В.І.Вернадського в Сорбонні до останньої прижиттєвої статті, яка вийшла у 1944 р. під назвою “Декілька слів про ноосферу”, минуло 20 років. Сьогодні нелегко встановити шлях до того інтелектуального та духовного поступу, який надихнув його на такі слова: “Людство, взяте в цілому, стає могутньою геологічною силою. І перед ним, перед його думкою і працею, постає питання про перебудову біосфери в інтересах вільнодумного людства як єдиного цілого”. Зауважимо, що ці слова були сказані в розпал найстрахітливішої в усій історії людства війни. І лише людина, яка сягнула високого усвідомлення непохитної Істини, могла не розчаруватися, не розгубитися, не впасти у відчай, а вимовити ці оптимістичні, побудовані на глибоких наукових узагальненнях, обнадійливі для усього людства слова.

Сучасний стан біосфери В.І.Вернадський назвав ноосферою, перейнявши цей термін у французьких вчених Е.Леруа і П.Тайяра де Шардена. Перейняв фактично у слухачів свого сорбоннського курсу з геохімії, які, розвиваючи його ідеї, розробили ідеалістичну теорію ноосфери, а також “теосфери” (грецьк. “тео” — бог).

В.І.Вернадський, як вчений-матеріаліст, визначив місце людини у біосфері трьома положеннями:

1. Людина, як вона спостерігається в природі, як і всі живі організми, як і вся жива речовина, є певна функція біосфери, в певному її просторі — часі.

2. Людина у всіх її проявах становить певну закономірну частину будови біосфери.

3. “*Вибух*” наукової думки в ХХ ст. підготовлений усім минулим біосфери і має глибинні корені. Цивілізація “культурного людства” — оскільки воно є формою організації нової геологічної сили, створеної у біосфері, — *не може перериватися і знищитися*, оскільки це велике при-

родне явище, яке відповідає історично, точніше, геологічно, встановленій організованості біосфери”.

Ці ідеї покладені в основу закону ноосфери В.І.Вернадського: біосфера неминуче перетвориться в ноосферу, тобто сферу, де людський розум буде відігравати домінуючу роль в розвитку системи людина–природа. Розглядаючи людину і біосферу як єдине органічне ціле, В.І.Вернадський пов'язував злет в історії цивілізації із народженням біосферою можливостей, здатних робити прориви в її території: через століття повторюються періоди, коли згромаджуються в одному або небагатьох поколіннях, в одній або багатьох країнах багато обдарованих особистостей, уми яких створюють силу, що змінює біосферу.

Дійсно, розквіт стародавніх цивілізацій Китаю та Індії, Еллади та Риму, італійське Відродження, промислова революція середини ХІХ і науково-технічна революція середини ХХ ст. є підтвердженням думок вченого. Наведемо й такий приклад: в один рік (1799) народжуються в трьох різних країнах особистості, які залишили помітний слід у світовій культурі: Оноре де Бальзак, Адам Міцкевич і Олександр Пушкін.

Слід відзначити, що ноосферні ідеї стали швидко захоплювати екологічне мислення. В 1948 р. американський біогеохімік Г.Е.Хатчінсон в одній із своїх статей наголошував: еколог має довести, що догляд за біосферою і підтримка її в доброму стані є такою ж цікавою і важливою справою, як ремонт власного радіоприймача чи автомобіля.

Повне домінування людини над природою неможливе; воно не було б ні міцним, ні стабільним, оскільки людина — дуже залежний хижак, який займає надто “високе” місце у кормовому ланцюзі. Було б куди краще, якби людина зрозуміла, що існує деяка екологічна залежність (згадаймо: свобода — усвідомлена необхідність!), в умовах якої вона має розуміти світ із багатьма іншими організмами, замість того, щоб дивитися на кожний квадратний сантиметр як на можливе джерело їжі і благополуччя або як на місце, на якому можна спорудити щось штучне (Ю.Одум). Якщо поведінка людини насправді “розумна”, то ясно, що людина має: 1) вивчити і зрозуміти форму власного популяційного росту; 2) визначити кількісно оптимальні розміри і конфігурації населення в зв'язку із ємністю даної області, що дає змогу їй 3) бути готовою до прийняття “культурної регуляції” там, де природна регуляція не дієва.

М.Ф.Реймерс (1994), розмірковуючи над утопічністю ідей В.І.Вернадського, Е.Леруа і П.Тайяра де Шардена/і певною мірою російського релігійного філософа П.О.Флоренського (1882–1943), пише: “Мрія і віра, врешті-решт світлі, але надто далекі від реальності і недостатні ні як науковий прогноз, ні як визначення закону ноосфери, хоча сам закон ноосфери справедливий. Він точний у тому розумінні, що якщо людство не почне розумно регулювати свою чисельність і тиск на природу, узгоджуючись з її законами, біосфера у зміненому вигляді може зберегтися, але цивілізація, а не виключено і вид *Homo sapiens*, загинуть...” Лише гранична гуманізація суспільства (процес теж суперечливий), відносно безконфліктне його включення в систему біосфери, що ґрунтується на використанні лише приросту ресурсів, може врятувати людство. *Управля-*

ти люди будуть не природою, а передусім собою (підкреслення М.Ф.Реймерса). І в цьому суть закону ноосфери”./

Практично цих висновків дійшов у свій час і Ю.Одум (1971), аналізуючи Т.Мальтуса, який не міг у 1718 р. (рік видання його знаменитого “Досвіду про принципи народонаселення”) навіть подумати, що факторами, обмежувачими зростання кількості людей на Землі, будуть не лише війни й епідемії, а надвиробництво енергії і пов’язане з ним забруднення середовища. Сюди додається ще й щільність населення (а вона значною мірою пов’язана із міським способом життя), яка позитивно корелює із ростом народонаселення.

Сьогодні називати біосферу ноосферою, здається, завчасно, оскільки в цілому в ній робиться більше “нерозумного”, ніж “розумного”. Але й чекати на щось краще не дає той же людський розум. Появляються різноманітні моделі біосферних явищ, процесів, систем (рис.7.33, 7.34, 7.35,

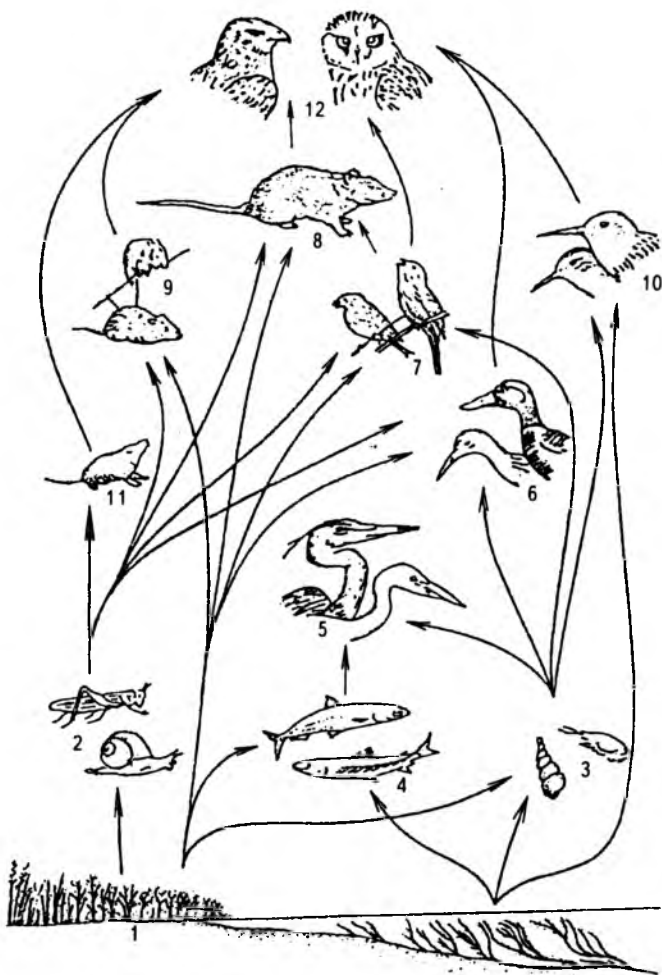


Рис. 7.33. Модель зимових кормових ланцюгів у Салікорнійських маршах (район затоки Сан-Франциско).

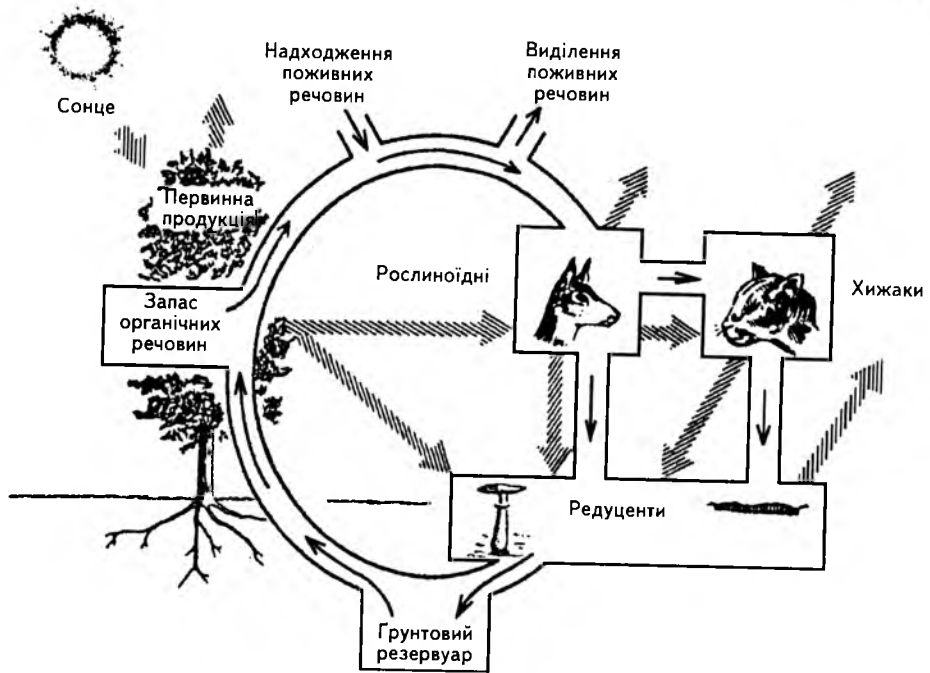


Рис. 7. 34. Модель, яка демонструє потік енергії і кругообіг поживних речовин, взятих окремо і разом.

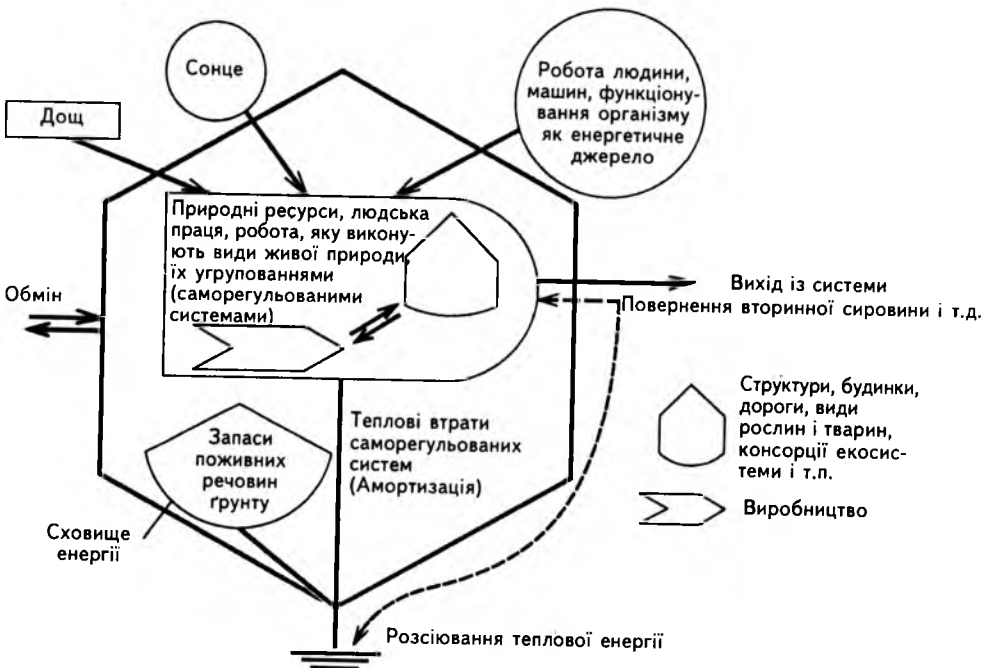
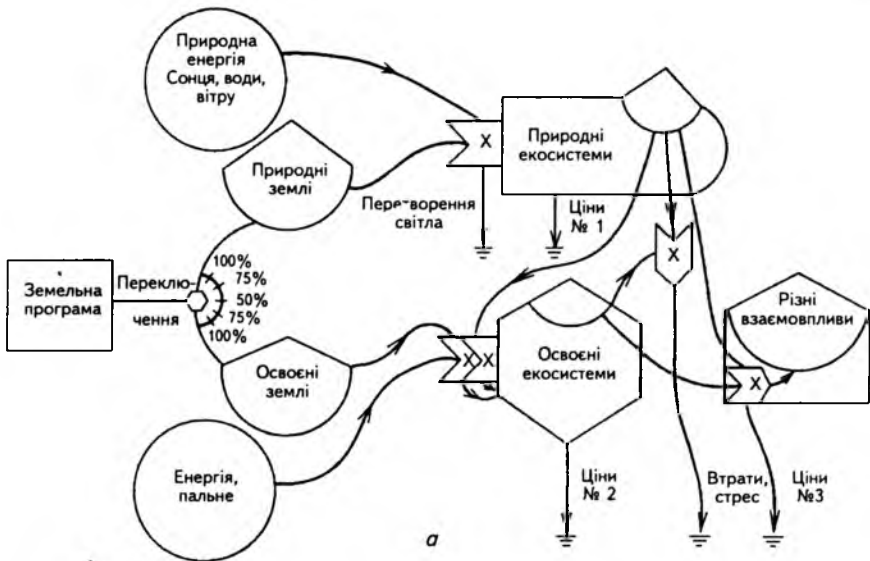
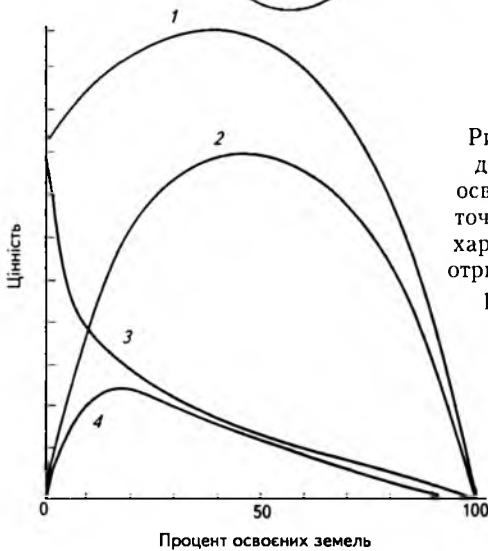


Рис. 7. 35. Узагальнена схема системи з механізмами накопичення енергії.



а

Рис. 7.36. Модель земельного господарства, яка допускає зміни співвідношення природних й освоєних земель для визначення оптимального з точки зору середовища їх балансу в цілому (а); характеристичні криві, що ґрунтуються на даних, отриманих за допомогою моделі для гіпотетичного регіону з екстенсивним розвитком міст (б):



б

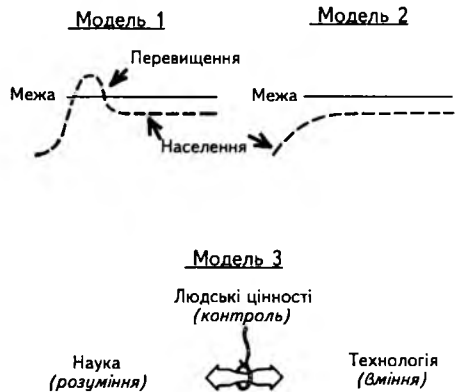
- 1 – загальна вартість;
- 2 – вартість засвоєних земель;
- 3 – вартість природи;
- 4 – вартість взаємодії.

Рис. 7.37. Два основних "варіанти вибору" для майбутнього росту населення.

Модель 1 ймовірна хоча б частково або в локальних умовах, якщо допускається необмежений ріст, до тих пір доки щільність не "перескочить" деяку життєву ємність або межу.

Модель 2 ймовірна, якщо є можливість різко обмежити швидкість росту до того, як почнуть виявлятися несприятливі ефекти скупченості, забруднення та надмірного витрачання ресурсів.

Модель 3 – це регуляція співвідношення між наукою та технікою, необхідна для того, щоб здійснювати модель 1.



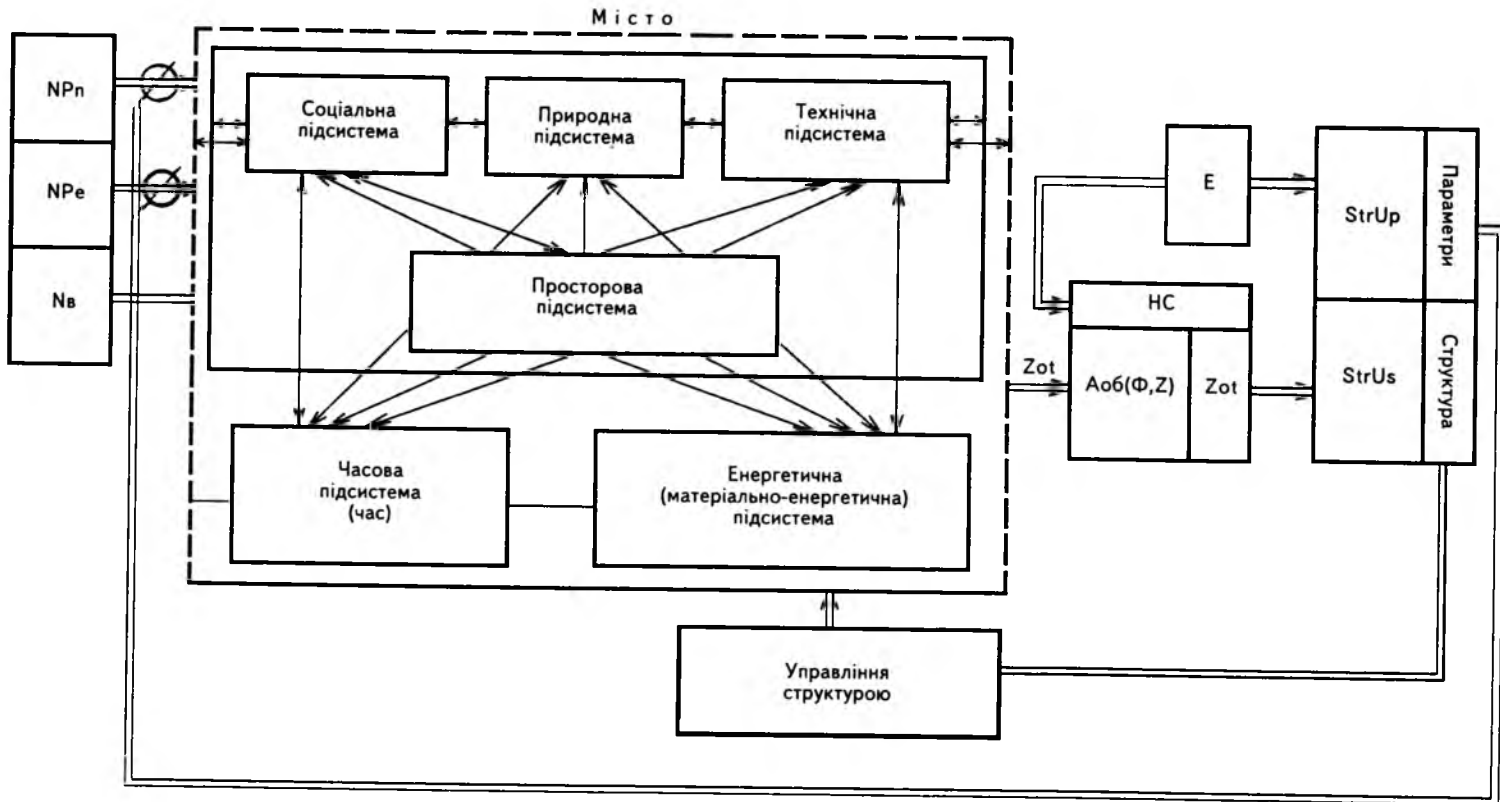


Рис. 7.38. Модель керованої міської екосистеми.

7.36). Варто зупинитися хоча б на моделях майбутнього росту народонаселення, описаних Ю.Одумом, які він об'єднує у два основних "варіанти вибору" (рис.7.37). У попередніх розділах описані моделі біогеоценозів, геохімічних кругообігів тощо. На рис.7.38 зображено модель ноосферного управління міською екосистемою, яка складається з декількох блоків, передусім еталонного (якісне міське середовище, параметри якого нам відомі), реально існуючого (зафіксовані існуючими засобами кількісні показники), регулюючого, який тісно пов'язаний з управляючим, і які "підганяють" показники реального середовища до еталонного. За цією схемою, по суті, побудовані всі моделі регульованих екосистем (агрофітоценозів, садів, зрошуваних земель, культурних пасовищ тощо).

Діалектична взаємодія суспільства і біосфери в ході історичного прогресу людства поступово перетворюється на управління спочатку окремими елементами біосфери, потім її частинами і, нарешті, всією біосферою у планетарному масштабі. До практичного розв'язання останнього завдання людству ще далеко, але в теоретичному плані воно актуальне вже тепер. Однак без знання законів функціонування і розвитку екосистем неможливий перехід від стихійного впливу людини на біосферу до свідомого управління нею.

Ж.Б.Ламарк (1741–1829), немовби прослідковуючи перші наслідки промислової революції, яка тоді лише набирала розгону, писав у 1820 р.: "Можна, напевно, сказати, що призначення людини немовби полягає в тому, щоб знищити свій рід, попередньо зробивши земну кулю непридатною до життя". М.Ф.Реймерс вважає час написання цієї праці початком промислової революції, яка, на його думку, тривала приблизно 140 років (1820–1960 рр). Як наслідок, звертає увагу автор, в Ламарка виникло загальне уявлення про біосферу, чіткіше сформульоване Е.Зюссом і кінцево оформлене в працях В.І.Вернадського в першій половині ХХ ст. Теоретична думка, як бачимо, націлена не на руйнування, а на збереження середовища життя людини, яка, як розумна істота, як вид *Homo sapiens* — навряд чи погодиться піти на самознищення.

Тому наш час планетарних потрясінь є й часом становлення екологічної самосвідомості людини. М.К.Періх (1874–1947), який вмів відчувати природу планети усім своїм еством, писав, що, на жаль, міркування ощадливого ставлення до природи не можна ні нав'язати, ні прищепити силою; лише само по собі воно може ввійти в ужиток кожного і стати непомітним, але надмірним стимулом творчості. В цих словах закладена величезна сила творення розумної біосфери — ноосфери. І про це мають дбати як послідовники матеріаліста В.І.Вернадського, так і послідовники ідеаліста П.Тайяра де Шардена.

Розділ 8

ПРИКЛАДНА ЕКОЛОГІЯ

8.1. ЕКОЛОГІЯ І ЇЇ ПРИКЛАДНІ ГАЛУЗИ

“Екологія як така, — зазначає М.Ф.Реймерс, — це лише фундаментальна основа для природоохоронного і середовищеохоронного знання, основа невід’ємна і надзвичайно необхідна. Все інше — прикладні її сфери. Вони мають свої постулати і теоретичні узагальнення, які базуються на екологічному фундаменті. Галузі екології склалися з неоднаковою повнотою, а тому за обсягом вони різні”. Виникають все нові й нові її розгалуження, і зараз їх кількість сягає близько 50 (рис.8.1).

Розглядаючи екологію (біоекологію) як фундаментальну галузь знань, М.Ф. Реймерс розподіляє її на дві гілки: ендоекологію (генетичну, молекулярну, морфологічну, фізіологічну) та екзоекологію (аутекологію, демекологію, екологію малих груп), популяційну екологію, екологію виду, синекологію (екологію угруповань), біоценологію (екологію біоценозів), біогеоценологію (вчення про екосистеми різних ієрархічних рівнів організації), біосферологію (вчення про біосферу) та екосферологію (глобальну екологію).

Бажання вдосконалити класифікації розгалужень екологічної науки не завжди досягає мети. Думається, що не вдалося це повною мірою і М.Ф.Реймерсу, враховуючи громіздкість його класифікації. Важливо, щоб ці класифікації були однотипними, без чого важко організувати не лише наукові дослідження, але й побудувати навчальні програми. Тому в вивченому нами курсі, викладеному у попередніх розділах, деякі названі М.Ф.Реймерсом підрозділи укрупнено і екологія поділяється на *аутекологію*, *демекологію* (популяційну екологію), *синекологію* (біоценологію), *біогеоценологію* та *біосферологію*. Назви перших трьох підрозділів збігаються із більшістю класифікацій, поданих у зарубіжних (в основному західних) підручниках. Біогеоценологія і біосферологія — розділи, виділені головним чином у вітчизняних джерелах, що значною мірою пояснюється результатами багаторічних досліджень чи публікаціями науковців.

Сьогодні біоекологія займається вивченням екології систематичних груп: рослин, тварин, мохів, лишайників, грибів і мікроорганізмів, їх еволюційним розвитком (еволюційна екологія). Особливо слід виділити екологію людини — людини як біологічної істоти. Вивченням її соціальної суті займається *соціоекологія*, тісно пов’язана з *екологією культури*, *екологією духу*, *етноекологією*.

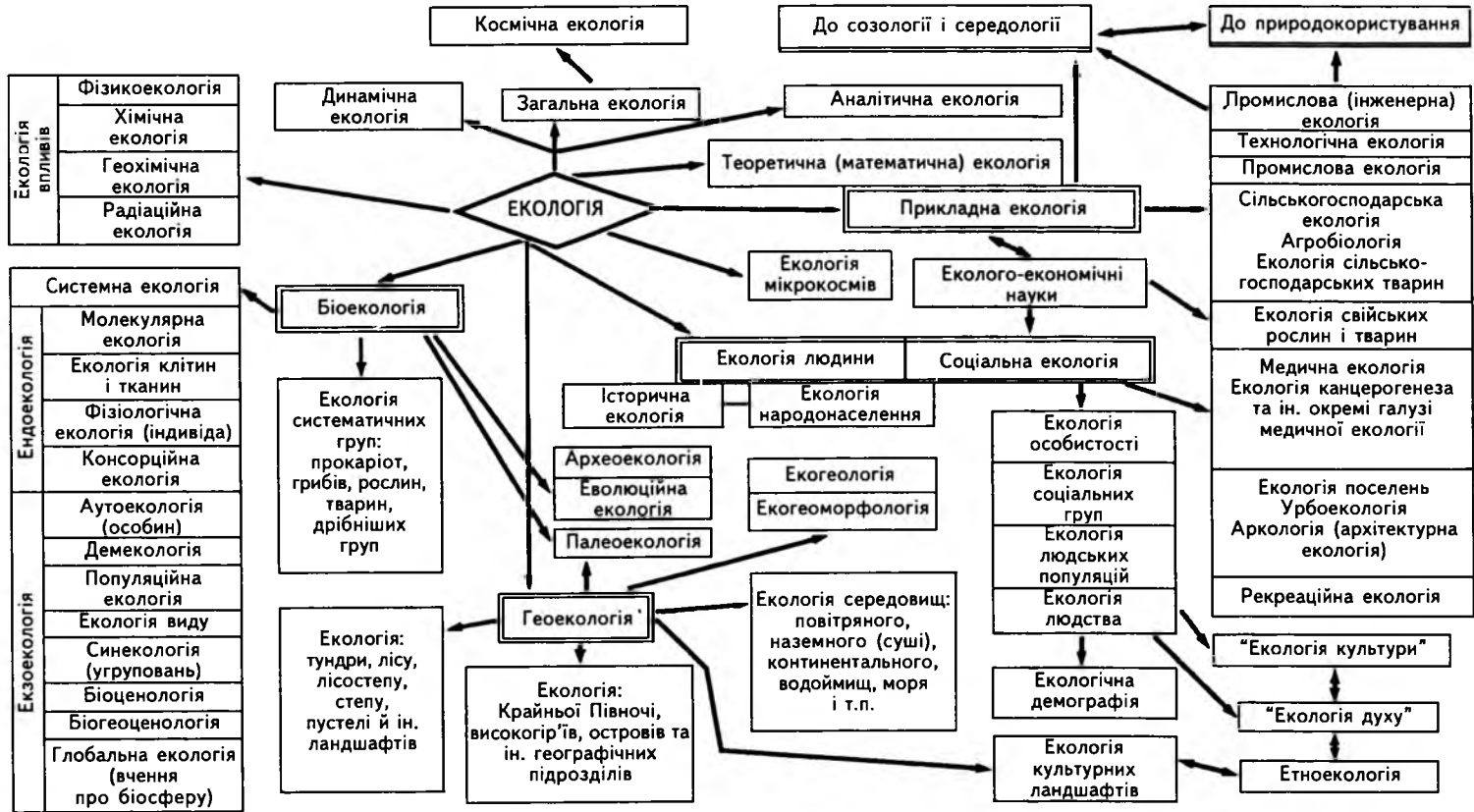


Рис. 8.1. Структура сучасної екології.

Крупні надбіогеоценотичні системи вивчає *геоекологія*, або *екологія ландшафтів*. Існує і *екологічна географія* — вчення про географічне розміщення екосистем. Розвивається зовнішня галузь знань — *космічна екологія*, яка досліджує та створює замкнуті системи життєзабезпечення космічних кораблів.

Успішно розвиваються прикладні галузі екології: мисливська, сільськогосподарська, промислова, будівельна, інженерна, міська (урбо-екологія). Спостерігається тенденція виділити окремо екологію свійських тварин і рослин, а також тварин, що живуть у неволі. Прикладна екологія включає й еколого-економічні науки. Вінцем галузевих екологій є теоретична, або математична екологія, яка намагається математизувати вивчення станів, процесів і зв'язків у біосфері, створити математичні моделі минулих, сьогочасних і майбутніх екосистем.

Екологам, як науковцям, так і практикам, доведеться найближчим часом вирішувати досить широке коло проблем. Розглянемо їх у баченні М.Ф.Реймерса, викладеному у його останній монографічній роботі (1994):

зміна клімату (геофізики Землі), зумовлена посиленням теплого ефекту, викидами метану та інших низькоконцентрованих газів (малих газових домішок), аерозолів, легких радіоактивних газів, зменшенням концентрації озону в тропосфері та стратосфері;

засмічення та інші забруднення космічного простору;

загальне ослаблення стратосферного екрану, утворення великої озонної "діри" над Антарктидою, малих "дір" над іншими регіонами планети;

• забруднення атмосфери кислотними опадами, які утворюються з дуже отруйних і згубно діючих речовин внаслідок вторинних хімічних реакцій, в тому числі фотохімічних (в цьому одна з причин руйнування озонного шару, на який впливають фреони, водні пари, речовини типу NO_x , малі газові домішки);

• забруднення океану, захоронення в ньому (дампінг) отруйних і радіоактивних речовин, насичення його вуглекислим газом із атмосфери, надходження антропогенних нафтопродуктів, деяких забруднюючих речовин, особливо важких металів і складних органічних сполук, підкислення мілководдя за рахунок забруднень SO_x і NO_x атмосфери, розрив нормальних екологічних зв'язків між океаном і водами суші внаслідок будівництва дамб на ріках;

виснаження і забруднення поверхневих вод суші, континентальних водоймищ і водотоків, підземних вод; порушення балансу між поверхневими і підземними водами;

радіоактивне забруднення локальних ділянок і деяких регіонів, можливо, у зв'язку із поточною експлуатацією атомного обладнання, Чорнобильською аварією та випробовуванням атомної зброї;

зміна геохімії окремих регіонів планети внаслідок, наприклад, переміщення важких металів, і концентрація їх на поверхні землі в умовах нормальної дисперсності в літосфері;

накопичення на поверхні суші отруйних і радіоактивних речовин,

побутового сміття і промислових відходів, особливо тих, які практично не розкладаються і дуже стійкі, типу поліетиленових виробів, інших пластмас і т.п.; виникнення вторинних хімічних реакцій у всіх середовищах із утворенням токсичних речовин;

порушення глобальної та регіональної екологічної рівноваги, співвідношення екологічних компонентів, у тому числі зсув екологічного балансу між океаном, його прибережними водами і впадаючими в нього водотоками;

опустелювання планети у нових регіонах, розширення вже існуючих пустель, поглиблення самого процесу опустелювання;

скорочення площі тропічних і північних лісів, яке веде до дисбалансу кисню і посилення процесу зникнення видів тварин і рослин;

звільнення й утворення в ході описаних вище процесів нових екологічних ніш і заповнення їх небажаними організмами - шкідниками, паразитами, збудниками нових захворювань рослин і тварин, включаючи людину;

абсолютне перенаселення Землі і відносно надмірне демографічне ущільнення в окремих її регіонах;

погіршення середовища життя у міській і сільській місцевостях.

Усі ці проблеми, які виникли головним чином внаслідок антропогенної діяльності, вимагають свого вирішення. Однак, як зазначає М.Ф. Реймерс, "ноосфера може виникнути лише в середині людського суспільства".

8.2. ПРИРОДНИЧІ АСПЕКТИ

8.2.1. ЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ОХОРОНИ ПРИРОДИ

Екологія належить до тих природничих дисциплін, які мають відігравати особливу роль у створенні основ охорони природи і раціонального природокористування. Вона стала фундаментом розвитку науки про охорону природи — созології (лат. *sozo* — рятую) та охорони середовища (середовищелогії). М.Ф.Реймерс пропонує ці два напрями об'єднати в один цикл і назвати його "натурологією".

Польський еколог П.Троян виділяє три передумови, які відіграють вирішальну роль у розв'язанні проблем охорони природи. Вони спрямовані на досягнення екологічної науки, зокрема на виділення надорганізованих структур екологічних систем, формування екологічних законів і методів.

1. *Екологічні системи* дають можливість здійснити науковий аналіз усіх явищ, пов'язаних з охороною природи: а) на рівні *моноцелу* досліджуються патогенні, особливо летальні, впливи шкідливих факторів середовища на окремі організми, а також окреслюються межі толерантності, що є важливим при вивченні функціонування екосистем; б) *демоцен* являє собою систему, в межах якої можна досліджувати про-

цеси експлуатації та перетворення середовища популяцією; в) *плеоцен* охоплює системи з найвищим рівнем диференціації — біоценоз та його біотоп, що дає змогу аналізувати крупні природні комплекси, такі, як ліс, озеро чи болото, системи оброблюваних полів тощо.

2. *Екологічні закони* мають особливе значення для вирішення проблем охорони природи (закони регуляції, компенсації, оптимізації, рівноваги тощо). Знаючи дію механізму гомеостазу, можна попередити негативні впливи на екосистему або підвищити її стійкість.

3. *Екологічні методи*, які стосуються біології середовища, відрізняються значною точністю, відносно вивчення як компонентів середовища, так і руху речовин і енергії в усій системі.

Можливості екології у вивченні проблем охорони природи ще обмежені. Сьогодні екологи не можуть дати рецепт, як повернути до первісного вигляду екосистеми, екологічна рівновага в яких порушена техногенними пошкодженнями. Наприклад, така доля спіткала лісові екосистеми в Рудних горах Чехії, які загинули внаслідок атмосферного забруднення. Сьогодні важко відновити не те що фітоценотичну структуру, але й ґрунтовий шар, ушкоджений хімічними токсикантами.

Головна умова, про яку завжди треба пам'ятати, — це забезпечення єдності біоценозу та біотопу. Зберегти певний вид чи популяцію, якість рослинне чи тваринне угруповання можна лише при одночасній охороні усєї системи, в якій функціонує даний вид. Як абіотичне середовище, так і компоненти біологічні, які з ними пов'язані, є функціонально врівноваженими.

Виділяють три основних напрями охорони природи, які вимагають екологічного розв'язання:

1. *Охорона середовища життя на Землі*. Завдання екологів полягає в тому, щоб встановити кількісний і якісний склад речовин, які з'явилися в біохімічному кругообігу внаслідок господарської діяльності. Кількість деяких субстанцій, що потрапили в кругообіг, є такою великою, що вони стають загрозою для усєї біосфери. Зокрема, це пестициди, підвищена концентрація яких є причиною випадання окремих компонентів як у наземні, так і у водні екосистеми, що призводить до деформації піраміди чисел, а точніше, — до зменшення видового різноманіття.

Важливим напрямом досліджень є вивчення адаптації окремих видів в умовах інтенсивних техногенних змін, які відбуваються на планеті.

2. *Охорона середовища життя людини*. Сюди належать проблеми встановлення допустимих концентрацій шкідливих хімічних речовин, біокліматичного комфорту, побутових умов, якості харчування тощо.

3. *Охорона антропогенного середовища*, в якому ведеться господарська діяльність. Це урбогенні, техногенні, агрогенні та інші окультурені ландшафти, а також такі галузі народного господарства, як мисливство та рибальство, де важливим є одержання стабільної продукції, яку дають популяції мисливських тварин. Така стабілізація можлива лише за двох умов: забезпечення сталості середовища, яке створює продукцію, та усунення шкідників, які конкурують з людиною в боротьбі за одержан-

ня цієї ж продукції. Тому актуальним є завдання ноосферного управління екосистемами, експлуатованих людиною.

Охорона природи як галузь екологічної діяльності включає два напрями — власне охорону всієї природи Землі і найближчого оточення людини заради здоров'я і життя. Однак охорона природи, — виділяє М.Ф.Реймерс, — “заходить” з боку біосферних процесів, природних ресурсів, їх збереження для розвитку людства. Охорона ж оточуючого людину середовища концентрує увагу передусім на самій людині, йде від неї і безпосередньо оточуючого її середовища — природного, соціального, техногенного. Отже, охорона природи — це процес від землі до людини, а охорона оточуючого людину середовища, навпаки, від людини до глобальних процесів. Екологія в даному випадку є фундаментом для природоохоронного та середовищеохоронного знання.

Відзначимо також роль екологічних знань у підтримці природної рівноваги екосистем. Як ми вже могли впевнитись, екосистеми без втручання людини розвиваються в бік більшої зрілості, стабільності та складності. Розширюючи зону сільськогосподарських угідь, порівняно бідних за видовим складом, людина створює агроценози низького ступеня зрілості з різкими коливаннями чисельності популяцій. Підтримка природної рівноваги є одним з головних завдань прикладної екології. В пристигаючих букових лісах одним з методів підтримки екологічної рівноваги є сприяння природному поновленню бука шляхом рихлення ґрунту, вирубки чагарників тощо.

Важливий елемент системи, спрямованої на підтримку природної рівноваги, це збереження “заповідних станцій” — зон різної величини, де природа зберігається в більш-менш недоторканому виді. Такими, наприклад, є букові праліси і високогірні луки в Українських Карпатах (Уголька, Стужиця, гора Стой, полонина Кук), а також система державних заповідників та національних парків, різноманітних заказників. Роль заповідних станцій відіграють також береги річок і морів, польові захисні лісосмуги. Вони служать притулком для таких корисних видів, як комахи-ентомофаги і хребетні хижаки, які здатні надзвичайно ефективно обмежувати чисельність шкідників. Крім того, заповідні ділянки роблять екосистеми складнішими і стійкішими, вони розмежовують культурфітонози, утруднюючи поширення шкідливих комах, що зменшує негативний вплив монокультури.

Ліквідація захисних лісосмуг у лісостеповій і степовій зонах України призвела до негативних наслідків. Величезна кількість корисних плазунів, комахоїдних і хижих птахів втратили свої екологічні ніші. Обмеженим стало поширення сонечка, яке поїдає величезну кількість тлі — шкідника багатьох сільськогосподарських культур і розсадників.

Р. Дажо наводить яскравий приклад порушення природної рівноваги. В Польщі рибалки запідозрили видру у винищенні риби. Внаслідок посиленого полювання ця тваринка була геть винищена. Однак невдовзі помітили, що запаси риби не перестали зменшуватися. Виявилося, що видра споживає в основному хвору рибу, яку легше піймати, і підтримує, таким чином, хороший санітарний стан популяції. Знищення видри при-

звело до поширення інфекційних захворювань і до нової загибелі риби. Сьогодні ця тварина охороняється, створюються умови для відновлення її кількості.

8.3. ОХОРОНА І РАЦІОНАЛЬНЕ ВИКОРИСТАННЯ ПРИРОДНИХ РЕСУРСІВ

За В.І.Вернадським, поняття ноосфери включає розумне управління її розвитком, яке передбачає ощадливе, раціональне використання природних ресурсів

☞ **Охорона ґрунтів.** Землю часто називають годувальницею, однак не можна стверджувати, що ставлення до неї адекватне цій назві. Якщо говорити про Україну, то за останні десятиріччя значно погіршилися показники земельного фонду. Незначний приріст продукції землеробства досягається за рахунок стійкого виснаження та деградації ґрунтів. Зростає хімічне забруднення земельних ресурсів. Продовжується значне вилучення цінних сільськогосподарських земель під промислове та інше будівництво, що становить понад 100 тис. га щорічно.

Охорону ґрунтів можна здійснювати найрізноманітнішими методами: заліснення перелогів та еродованих земель, використання раціональної агротехніки, відмова від монокультур. Технологія сільськогосподарського виробництва має базуватися на екологічно обґрунтованих раціональних нормах, виключати з обробітку землі на схилах крутістю понад 7° і інтенсифікувати використання сільськогосподарських угідь, які залишилися в обробітку. Науковці рекомендують розпочати послідовний перехід на ландшафтне землеробство, його ґрунтозахисну спрямованість, у повному обсязі виконувати протиерозійні заходи і рекультивацию земель.

☞ **Охорона водних ресурсів.** З екологічної точки зору охорона водних ресурсів полягає передусім в безпосередньому забезпеченні людей водою для життя та санітарно-гігієнічних потреб. Незважаючи на величезні зміни планетарної води океанів, морів, льодовиків, поверхневих водоймищ і підземних шарів, які становлять 1 359 000 000 м³, запаси питної води не перевищують 2–3%. За даними ООН, сьогодні близько 1,3 млрд людей не забезпечені питною водою ні в якісному, ні в кількісному відношенні.

Проблема полягає в тому, що прісну воду, необхідну для життєдіяльності людини, випиває, образно кажучи, її дитя — сучасна індустрія. Достатньо сказати, що для одержання 1 т капрону використовується 10 т чистої води, а для виготовлення 1 кг паперу 100 кг. У промислово розвинених країнах на одну людину витрачається 1,2–1,5 тис. м³ води на рік. Ще недавно витрати води на одного мешканця міста становили 30–40 л/добу, а сьогодні — майже 300 л.

Водні екосистеми, які розташовані біля міських поселень, з давніх часів служили для сплавлення побутових відходів. Біологічні можливості водних екосистем настільки великі, що вони до певного моменту, вико-

ристовуючи кисень, розчинений у воді, самоочищалися від побутового забруднення.

Перехід людства від примітивного землеробства до індустріалізації, проявився в зміні кількісних і якісних характеристик відходів, які різко погіршили біологічну цінність водних ресурсів. Багато річок (або їх окремих ділянок) в Україні фактично перетворилися на колектори стічних та шахтних вод. Це — Лугань, Інгулець, Сіверський Донець та ін. Щорічно в Інгулець скидається гірничо-рудними підприємствами Кривбасу 200 тис. т хлоридів, а засоленість води тут сягає 5 г при нормі 1 г.

Особливої уваги вимагають малі річки України, яких налічується близько 22,5 тис. Вони забруднюються пестицидами, добривами та хімікатами, а також стоками тваринницьких комплексів.

Основним напрямом охорони водних ресурсів повинно стати очищення стоків як промислових і сільськогосподарських, так і комунальних. Одночасно слід активніше впроваджувати технології, які б зменшували до мінімуму хімічні забруднення наземних і підземних вод.

Охорона атмосфери. Якщо воду, якої здавна не вистачало, називали “ресурсом життя”, то про повітря згадали лише в нашу урбанізовану епоху. Відомо, що без їжі людина може прожити декілька десятків днів, а без повітря — тільки 5–7 хв. До того ж людині потрібне чисте повітря, якого, особливо в містах та індустріальних центрах, не вистачає.

Американські вчені підраховали, що в США кількість забруднюючих речовин, які викидаються в повітря, перевищила 200 млн т, тобто майже 1 т на кожного мешканця країни. Якщо всі викиди забруднювачів прийняти за 100%, то частка транспорту становитиме 60,6%, промисловості — 12,2, теплоелектростанцій — 14,1, атомних станцій — 5,6, відходів — 3,5%. В окремих містах планети, таких, як Нью-Йорк, Лос-Анджелес, Токію, ступінь забруднення міського повітря транспортом сягає 90%.

Найвищий рівень забруднення атмосферного повітря в Україні засвідчено в містах Донецьку, Маріуполі, Дніпропетровську, Дніпродзержинську, Запоріжжі, Кривому Розі, Києві, Одесі, Северодонецьку та ін. Ці міста ввійшли в число 68 міст колишнього СРСР з найбільшим рівнем забруднення.

Заходи, спрямовані на охорону атмосферного повітря, передбачають впровадження технічних рішень зі знешкодження й уловлювання газоподібних забруднюючих речовин, розробку та затвердження нормативів, гранично допустимих викидів для усіх підприємств, створення сучасних приладів постійного контролю й обліку викидів.

Виходячи з уявлень про екологію людини, вироблені критерії оцінки дії малих концентрацій атмосферних забруднень на організм:

1. Допустимою може бути визнана лише така концентрація тієї чи іншої речовини в атмосферному повітрі, яка не чинить на людину прямої чи побічної шкідливої чи неприємної дії, не знижує її працездатність, не впливає на самопочуття і настрої.
2. Звикання до шкідливих речовин повинно розглядатися як несприятливий фактор.
3. Недопустимі такі концентрації шкідливих речовин, які негативно

впливають на рослинність, клімат місцевості, прозорість атмосфери і побутові умови життя населення.

Дещо окремо в проблемі атмосферного забруднення стоїть питання шумового забруднення. Утворені в пружному повітряному середовищі звукові хвилі внаслідок фізичних і фізіологічних перетворень досягають слухового аналізатора, розташованого в корі головного мозку. Тут і відбувається сприйняття звуку і шуму.

Взявши за основу ступінь дискомфорту сприйняття людської розмови, рівні шуму групують таким чином:

25 ДБ — ступінь дискомфорту незначний, немає утруднення при тихій розмові;

25–40 ДБ — слабкий, утруднення лише при тихій розмові;

40–55 ДБ — помірний, спостерігається утруднення при звичайній розмові;

55–70 ДБ — середній, часто утруднення виникають при голосній розмові;

70–90 ДБ — сильний, можна зрозуміти співрозмовника, якщо він говорить дуже голосно або кричить;

90 ДБ і понад — дуже сильний, неможливо зрозуміти співрозмовника, навіть якщо він кричить.

Якщо протягом декількох років шумові навантаження високі, то це веде до розладу слуху. Ось приблизно як розподіляються шумові навантаження за їх шкідливістю для слуху: 70–80 ДБ — немає небезпеки; 85 — починаються деякі розлади слуху; 90 — починаються серйозні порушення слуху; 95 — вірогідність втратити слух становить 50%; 105 ДБ — втрата слуху спостерігається у всіх осіб, які піддаються шумовому забрудненню.

Отже, забезпечення допустимого звукового чи шумового забруднення — це справа, яка безпосередньо стосується здоров'я людини, екології.

Охорона видів і екосистем. Охорона видів і цілих екосистем необхідна з багатьох причин, передусім естетичних (збереження красивого ландшафту з його чудовими мешканцями — рослинами і тваринами — в естетичному відношенні виправдано такою мірою, як і збереження давніх пам'яток).

На друге місце варто поставити причини наукового та екологічного характеру. *Біорізноманіття живих організмів, яке є наслідком їх тривалої еволюції, становить одну із головних умов стійкості біосфери в часі.* Збіднення екосистем внаслідок скорочення чисельності особин, або зменшення кількості видів порушує їх стійкість і зумовлює падіння біохімічної активності. На рис.8.2 наведено головні напрями оптимізації природоохоронних комплексів у Німеччині.

Природні біоценози слід наполегливо оберігати, оскільки з них ми черпаємо матеріали для покращення сортів рослин і порід сільськогосподарських тварин, виробництва хімічних препаратів для боротьби зі шкідниками і, що дуже важливо, для виробництва ліків.

Питання охорони природи потребують перегляду наших уявлень про шкідливі види, чисельність яких врешті-решт зовсім невелика. Це

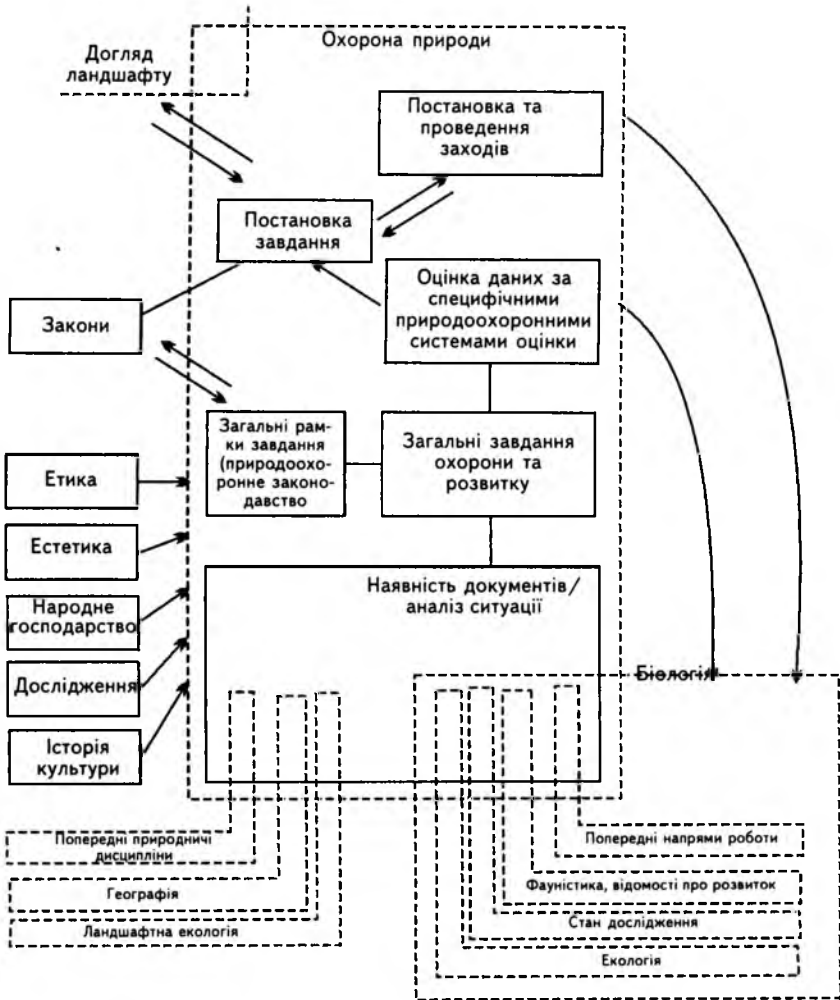


Рис. 8.2. Природоохоронні напрями:

1 – оптимізація науково-природничих оцінок з урахуванням спеціальних природоохоронних методик; 2 – контроль наслідків природоохоронних закладів, природничих досліджень.

стосується, зокрема, хижих птахів, кількість яких в Україні різко падає, що пов'язано не лише з їх бездумним відстрілом, але й отруєнням пестицидами.

Р. Дажо наводить перелік і кількість пар хижих птахів Франції, над якими нависла загроза повного винищення: беркут – близько 40 пар, яструб – 30–35, орел-карлик – близько 50 пар, сокіл-сапсан – близько 100 пар, пугач – близько 50 пар. Усі ці птахи тепер перебувають у цій країні під охороною закону.

Природоохоронні заходи не обмежуються захистом окремих видів; під захист беруть цілі екосистеми, які включають до складу заповідників, національних парків, заказників, резерватів.

Заповідник — вища категорія природоохоронних територій, де законом зберігається в незайманому стані весь природний комплекс та ведуться наукові дослідження.

Національні (народні і природні) *парки* — достатньо великі території, де охорона природи поєднується з рекреацією. Перший у світі національний парк — Йеллоустонський — був створений у 1872 р. за рішенням конгресу США.

Територія національних парків складається з однієї або декількох екологічних систем чи природних ландшафтів високої естетичної цінності, мало або зовсім не змінених людською діяльністю, де охороняються рослини, тварини і ландшафти. Головне завдання національних парків — створення та підтримування природних екологічних, геоморфологічних і естетичних цінностей даної території. Рекреаційні заходи підпорядковані цій головній меті.

Заказники — території, на яких допускається господарське використання лише частини природних об'єктів і в тій мірі, в якій це не завдає шкоди об'єкту, який охороняється. Статус заказників визначається їх цільовим призначенням: ботанічні, мисливські, гідрологічні.

Резерват — природоохоронна територія або пам'ятник природи із заповідним або заказним режимом. Як правило, це невеликі урочища (гаї, озера, ділянки долини і побережжя) та окремі об'єкти (водоспади, печери, унікальні геологічні виступи тощо).

Систематизовані дані про тварин і рослин, майбутнє яких знаходиться під загрозою, заносять до Червоної книги. Міжнародний союз охорони природи і природних ресурсів (МСОП), створений у 1948 р., працює над створенням Червоної книги МСОП. Види, включені в неї, поділяються на п'ять категорій:

1. Зникаючі види — знаходяться під серйозною загрозою зникнення; їх врятування неможливе без спеціальних заходів охорони і відтворення (ці види записані на червоних сторінках).

2. Рідкісні види — знаходяться під прямою загрозою вимирання, але зберігаються в невеликих кількостях або на обмеженій території; є небезпека їх зникнення (білі сторінки).

3. Види, які знаходяться під загрозою зникнення, — їх чисельність швидко падає (жовті сторінки).

4. Невизначені види — очевидно, знаходяться під загрозою зникнення, але достовірних даних про стан їх популяції немає (сірі сторінки).

5. Види, що відновлюються (зелені сторінки).

Кожна країна, на території якої знаходиться вид, занесений до Червоної книги МСОП, несе моральну відповідальність перед людством за збереження цього скарбу природи.

Про екологічну культуру і стан охорони природи можна судити за наявною мережею заповідних територій, покликаних виконувати функції збереження природних комплексів генофонду рослинного і тваринного світу. Природно-заповідний фонд України охоплює 5,5 тис. об'єктів на площі 184 тис. га, або досягає 2% території країни, що майже в'ятеро менше середньосвітового показника.

Тепер у країні налічується 14 державних заповідників, із них 2 (Чорноморський і "Асканія-Нова") — біосферні і 3 національних парки (Шацький, Карпатський та Синевирський) загальною площею 265 тис. га, 1686 — державних заказників, 2671 — пам'ятка природи, 501 — пам'ятка природи садово-паркового мистецтва, 654 — заповідних урочища. Під охорону держави взято 220 тис. га болотних масивів, переважно на Поліссі. В ранзі заповідних територій охороняються понад 200 тис. га водно-болотних угідь, що мають міжнародне значення.

Незважаючи на широку систему заповідних територій, їх площа є недостатньою, особливо площ заповідників і національних парків, які становлять лише 0,4% площі країни (при нормативному показнику до 2%).

8.4. ЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ІНТРОДУКЦІЇ

Інтродукція (лат. *інтродукціо* — введення) — *переселення видів рослин і тварин у місця, де вони раніше не жили*. Наприклад, види пшениці, ячменю, гороху завезені в Європу із Закавказзя, картопля — з Південної Америки, соняшник — з Північної Америки, кукурудза — з Центральної і Південної Америки. Інтродуктори, які серйозно займалися впровадженням виду у нові місцезростання, завжди були добрими екологами. Вони намагалися ввести вид у біотоп, який би нагадував той, в якому відбулася його еволюція. Для цього часто доводиться використовувати потенційні можливості виду-екзота — на акліматизаційних полях упродовж значного відрізка часу.

Процес інтродукції не припиняється. Наприклад, якщо у Львові в 50-х роках минулого століття було інтродуковано близько 40 видів дерев і чагарників, то в 70-х роках нашого століття — понад 700. Найкраще представлені в міському озелененні Львова представники Європейсько-Сибірської (139 видів) та Східноазійської (225) флори. Близько 15% інтродуцентів походять з Північної Америки: атлантична підобласть представлена 49, а тихоокеанська — 72 видами. Найвищу морозостійкість виявили листяні — 95,9%, дещо нижчу шпилькові — 95,5%. Неморозостійкими, наприклад, виявилися секвойя і кипариси, хурма, мушмула, гортензія, катальпа тощо.

Негативні результати одержані в процесі інтродукції дерев і чагарників з рівнинних районів субтропиків, а також рівнинних і гірських видів із аридних областей (кедр атласький, кипарис вічнозелений та ін.). При доборі для інтродукції з метою збагачення міської дендрофлори слід передусім вводити в культури види даної флористичної області (Європейсько-Сибірської), а також з інших областей-аналогів і дещо термофільніших, географічно і екологічно близьких їм районів-неаналогів.

Людина, хоче вона цього чи ні, змінює географічне поширення рослин, тварин і мікробів. На окремих островах і континентах відбулася майже повна заміна ендемічних видів інтродуцентами. На Гавайських

островах, наприклад, більшість співучих птахів — інтродуковані.

Екологічна політика має бути спрямована на підвищення продуктивності екосистем передусім за рахунок поширення місцевих видів, які впродовж еволюції виявили довговічність і стійкість проти несприятливих факторів середовища. В лісовому господарстві впровадження екзотів доцільне передусім для вирощування швидкорослих порід дерев шляхом створення плантацій (тополі, модрина, дугласії тисолистої, туї гігантської тощо). Водночас слід бути обережним, щоб не занести в місцеві екосистеми ті види рослин і тварин, поширення яких може негативно вплинути на природні чи штучні біоценози. Серед дерев і чагарників, які використовують в озелененні крупних міст, виділено три екологічні групи: найстійкіші до урбогенних умов (тополя, в'яз гладкий, ясен зелений, робінія, айлант, аморфа тощо); середньої стійкості (біота, смерека колюча, ялівець, модрина європейська, береза повисла, кизильники тощо); чутливі до забруднення (смерека звичайна і Енгельмана, модрина сибірська, всі види ялиці, сосни — звичайна і Веймутова, бук європейський, ялівець віргінський, жимолость та ін.).

8.5. БІОЛОГІЧНІ МЕТОДИ БОРОТЬБИ ЗІ ШКІДНИКАМИ

Біологічні методи боротьби зі шкідниками — це використання живих організмів для зменшення або повного усунення шкоди, яку наносять шкідники тваринам, людині, сільськогосподарським культурам. Таким чином, за рахунок окремих видів намагаються змінити рівновагу популяцій в природних і антропогенізованих екосистемах.

Біологічні методи боротьби замінили малоефективні, а часто і шкідливі, *інсектицидні* методи. Метою біологічних методів боротьби є не повне винищення виду, а утримання його кількості на оптимальному рівні.

Першим напрямом у біологічній боротьбі проти видів, що підлягають усуненню їх з біоценозу, є використання комах, які є шкідниками або паразитами. Використання хижаків стало перемогою методу біологічної боротьби. І першим видом-хижаком було австралійське сонечко, котре стримує розмноження апельсинового хробака.

Другий напрям біологічної боротьби — використання патогенних мікроорганізмів, які характеризуються вибірковою здатністю. Наприклад, токсини, які виробляє бактерія *Bacillus thuringiensis*, є нешкідливими для хребетних і багатьох комах. Водночас вони є згубними для гусениць, метеликів. Виявляється, що кристали білка, які є складовою токсинів, розчиняються лише в лужному середовищі, яке є характерним для кишечника гусениць (рН вище 9).

Серед біологічних методів є і *автоцидний* (самовбивчий), який полягає у розведенні і розповсюдженні стерильних особин (чоловічої статі), які, копулюючись, залишають самок стерильними. Цей метод більш ефективний, ніж інсектицидний.

Біологічні методи використовують і для боротьби з бур'янами. У 1912 р. в Австралію був завезений один з видів кактусів (*Opuntia*), який захоплював щороку 400 тис. га землі і в 1920 р. зайняв 20 млн га. Кінець цьому поклав метелик — кактусова вогнівка. Аналогічну проблему в Австралії створив європейський звіробій, який вдалося зупинити за допомогою двох жуків — листоїда і златки, завезених з Європи.

Сьогодні також використовують *інтегровані методи* боротьби: оптимальне одночасне поєднання хімічних і біологічних методів.

Розробка екологічного методу захисту рослин включає такі основні напрями:

1) планомірне виявлення корисних ентомофагів і мікроорганізмів, вивчення їх ролі у динаміці чисельності шкідливих видів залежно від природно-господарських умов — біологічна оцінка найбільш перспективних видів;

2) вивчення взаємовідносин організмів у біоценозах з використанням сучасних досягнень суміжних дисциплін, вивчення зв'язку ентомофагів з патогенними мікроорганізмами для використання перших як переносників і поширювачів інфекції;

3) розробка прийомів, які сприяють нагромадженню ентомофагів, атогенних мікроорганізмів і антагоністів; стимуляція природних та створення штучних джерел інфекції; підвищення ефективності ентомофагів і вірулентності мікроорганізмів добором відповідних форм, використанням методів селекції і впливу фізичних або хімічних факторів;

4) поєднання біологічного, агротехнічного і хімічного методів, використання біопрепаратів з невеликими дозами інсектицидів і фунгіцидів, встановлення оптимальних строків застосування; проведення локальних обробок;

5) розробка методів біологічної боротьби з хворобами рослин та бур'янами.

Особливо велику увагу приділяють застосуванню мікроорганізмів, вплив яких на вживання і фізіологічний стан потомства шкідників незворотний, оскільки вони прирікають їх на повільне вимирання. До таких хвороботворних організмів належать перш за все вірусні, грибні, протозойні збудники хвороб комах. Ще до кінця не розкриті великі потенційні можливості використання явища синергізму, тобто підсилення ефекту від застосування змішаних інфекцій і біологічних препаратів разом з інсектицидами.

8.6. ФІТОМЕЛІОРАЦІЯ

Фітомеліорація — це процес використання природної перетворювальної функції рослинності в оптимізації ноосфери. Фітоценотичний покрив, або автотрофний блок екосистеми, є біосферно активним. Він виробляє біомасу, фіксує вуглекислий газ і молекулярний азот, продукує кисень, бере участь у біохімічних циклах і ґрунтових процесах. Тому прогрес-

сивний розвиток ноосфери, як зауважує відомий український вчений Ю.П.Бяллович, неможливий без науково-планового управління нею за принципом оптимізації.

Виділяють три групи фітомеліорантів:

1) спеціальні, в яких фітомеліоративна функція має провідне значення (парки, лісопарки, захисні смуги тощо);

2) продуктивні, в яких перше місце відводиться одержанню продукції, а фітомеліорація має другорядне значення (ліси, поля, луги, сади, виноградники тощо);

3) рудеральні (бур'яни), які спонтанно виконують фітомеліоративні функції.

Всі три категорії фітомеліорантів тою чи іншою мірою виконують перетворювальні функції: *меліоративну* (лісові культури, посадки і посів рослин на рекультивованих землях), *сануючу* (санітарно-захисні смуги і просто лісові масиви), *рекреаційну* (парки і лісопарки), *інженерно-захисну* (полезахисні та протиерозійні смуги), *архітектурно-планувальну* (міська система озеленення), *етико-естетичну* (духовне виховання людини). Важливе місце відводиться фітомеліорації деєастованих ландшафтів — еродованих земель, кар'єрів, звалищ, териконів тощо.

Меліоративний напрям фітомеліорації забезпечує підвищення меліоруючої ефективності фітоценозу, спрямованої на "поліпшення" едафотопу, кліматопу та біотичних компонентів: зооценозу і мікробіоценозу. Одночасно відбувається "самополіпшення" того ж таки фітоценозу. Це може відбуватися завдяки самій природі (саморегулювання), а може здійснюватися за допомогою людини (керовані біогеоценози: плантації, газони, квітники, сади, польові культури тощо).

Інженерно-захисна фітомеліорація з перевагою латерально-активної функції спрямована на протидію різним геофізичним потокам, зокрема: а) вітросніговим; б) вітропилопіднісним; в) вітропилодимовим; г) вітроводопіднісним; д) водним; е) водно-ґрунтовим. Кожному з цих латеральних потоків відповідають різні методи і способи фітомеліоративних заходів.

Сануюча фітомеліорація виконує санітарно-гігієнічні функції — кисневидільні, фільтруючі, фітонцидні, іонізуючі тощо. Найвищу сануючу фітомеліоративну ефективність має висока зелень лісів і парків (деревні посадки).

Рекреаційна фітомеліорація пов'язана з використанням рослинного покриву міст і приміських зон для відпочинку населення: лісопарки, парки, лугопарки, гідропарки, сади і сквери, набережні і бульвари. Сюди варто віднести і зелень колективних садів і городів, де праця поєднана з фізичним і психологічним відпочинком людей, які часто страждають на гіподинамію.

Етико-естетична фітомеліорація базується на досягненнях фітодизайну, виховує в населенні високу духовність, розвиває естетичні смаки.

Архітектурно-планувальна фітомеліорація забезпечується системою озеленення міст. В Україні ця система озеленення одержала назву комплексної зеленої зони міст і робітничих селищ.

Слід зазначити, що в умовах урбанізованого ландшафту весь рослинний покрив відіграє фітомеліоративну функцію. Виділяють три категорії фітомеліорантів: 1) спеціальні, де зовсім виключається господарська діяльність, спрямована на одержання продукції (лісопарки, парки, сади і сквери, заповідники і заказники тощо); 2) продукційні, де фітомеліоративні функції виконуються без шкоди для головного продукційного використання (ліси, агроценози, помологоценози, вітаценози, стрипоценози, пратоценози тощо); 3) рудеральні — спонтанна рудеральна (бур'яниста) рослинність, яка часто виконує таку ж роль, як і вищезгадана культурна рослинність міста.

Генеральні плани міст мають створюватися з врахуванням підвищення фітомеліоративної ефективності усієї міської і замиської зелені, тим більше, що сьогодні існують методики підрахунку фітомеліоративного ефекту різних типів рослинного покриття.

8.7. ЕКОЛОГІЧНА ДІАГНОСТИКА

Окремі види, які вирізняються строго визначеними екологічними вимогами, дають змогу виявити специфічні особливості середовища. Як правило, це стенобіонтні види, які називають індикаторами. Однак у ролі індикатора забрудненого середовища можуть виступати і еврибіонтні види, наприклад, сосна звичайна, яка характеризується широкою екологічною амплітудою і є надзвичайно чутливою до техногенних забруднень. Тому вона часто всихає поблизу промислових підприємств. Сосна є добрим індикатором рекреаційної дигресії лісу.

Концепція біоіндикації базується на адекватному відбитті живим організмом умов середовища, в яких він розвивається і на зміну яких він відповідним чином реагує. Споріві рослини, передусім лишайники й мохи, як організми, що безпосередньо залежать від факторів оточуючого середовища, з найбільшим успіхом використовуються в біоіндикації. Зникнення лишайників зі стовбурів дерев є показником надлишку в повітрі сірчистого газу. Для біоіндикації середовища використовують і вищі рослини, а також тварин та мікроорганізми (рис.8.3).

За характером рослинності можна діагностувати стан природних лук, на яких відбувається інтенсивне випасання худоби, що зумовлює їх деградацію. На цих луках звужується видовий склад і залишаються характерні злакові рослини, такі, як вівсяниця. Індикаторами таких пасовищ, особливо в місцях відпочинку худоби, є азотолюбні рослини (лободові, кропиви), які вона не поїдає.

В містах із сильно порушеними умовами місцезростання виділяють цілі біоіндикаційні комплекси: полино-лопухові, подорожниково-споришеві, яглицево-бутеневі, пирійно-берізкові та ін. Кожний із цих комплексів виростає в характерних умовах середовища — від пустирів до квітників. Завдяки цим рослинним угрупованням у містах утворюються екологічні острови та екологічні коридори, в яких розвивається різнокомпонентна фауна.

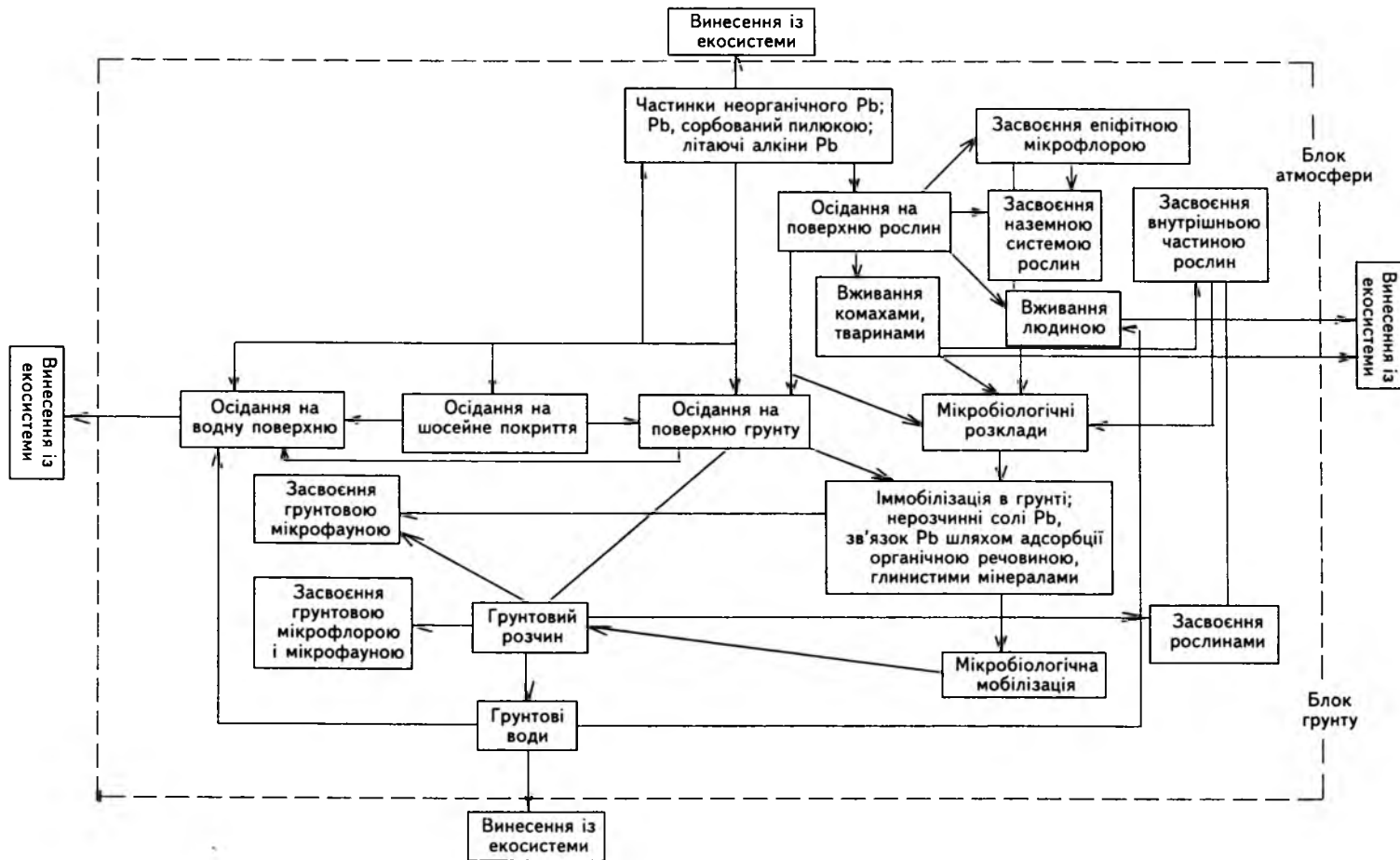


Рис. 8.3. Потенціальне розподілення і шляхи переносу свинцю в екосистему на обочину автомагістралі.

8.8. СОЦІАЛЬНІ АСПЕКТИ

В останні десятиріччя інтенсивно формується ще одна важлива галузь сучасної науки — *соціальна екологія*. Ця комплексна наукова дисципліна вивчає проблеми гармонізації взаємодії суспільства і природи (Human or Social Ecology, Environmental Science).

У 1984 р. у США відбулася перша міжнародна конференція, присвячена розвитку соціальної екології. Через два роки (у 1986 р.) аналогічна конференція (перша всесоюзна) пройшла у Львові. Восени 1996 р. у Львові відбулася перша всеукраїнська конференція “Теоретичні та прикладні аспекти соціоекології”.

Під “дахом” соціоекології, як засвідчила всеукраїнська конференція, успішно розвиваються такі наукові дисципліни, як екологічна політика й екологічна культура, екологічна освіта, етноекологія, екологія людини (медична екологія) і, нарешті, екологічне виховання населення.

Відзначаючи глобальну (планетарну) соціоекосистему, необхідно брати до уваги невтішні прогнози розвитку нинішньої цивілізації, якій загрожує неминучий крах. Людство, яке пройшло свій шлях через ранні форми цивілізації (первісну та землеробську), практично не конфліктує з природним довкіллям, зустрівалося в період поточної промислової (індустріальної, урбаністичної) цивілізації з труднощами, ним же створеними.

Якщо згадати первісну цивілізацію і її послідовні етапи (збиральну, мисливську, скотарську і ранню землеробську), то людина в ній робила перші спроби виділити себе з природи, але ще не відокремитися від неї. Оточуючий її навколишній світ вона уявляла не як єдине ціле, а як сукупність істот, споріднених з нею. До речі, ці істоти не завжди дружно ставилися одна до одної. І все ж людина вірила, що силами природи можна керувати, залучивши до цього розумні і доброзичливі божества, а точніше — цілу ієрархію богів. Через таку систему світосприйняття пройшли і наші предки — носії трипільської культури, які поклонялися головним стихіям природи — сонцю і дощу.

Цілісне сприйняття природи як єдиного цілого формується в античні часи, коли в античній філософії природа виступає вершиною втілення ідеї гармонії і краси. Згодом імпульс цьому баченню світу, через багато століть похмурого середньовіччя, дає епоха Відродження.

Якраз європейське середньовіччя, яке збігається із періодом землеробської цивілізації, сформувало погляди на взаємодію природи і людини як щось одномірне, статичне, вічне. Природа розглядалася як дар божий, а людська (антропогенна) діяльність, виходячи з ідеї антропоцентризму, вважалася власністю людини і зовсім не узгоджувалася з об'єктивними умовами зовнішнього середовища.

Перші утопісти-соціалісти, зокрема Т.Мор, Т.Кампанелла, Р.Оуен, Ш.Фур'є, намагалися змінити ці уявлення, проголошуючи шлях пошуку суспільної і природної гармонії. Наприклад, Т.Мор обґрунтовує необхідність нової організації праці, де добротність полягає в “житті згідно з природою”.

Проте молоде буржуазне суспільство, яке проростає із середньовічного феодалізму, започатковує промислову цивілізацію, де людина виступає як володар природи, її цар і вінець творіння. Сьогодні, на межі ХХ-ХХІ ст., коли промислова (індустріальна, урбаністична) цивілізація дійшла свого zenіту, можна з усією впевненістю погодитися із застереженням Ф.Енгельса про те, що людству не слід надто перемагати природу, оскільки воно після себе може залишити пустелю.

На катастрофічні наслідки цих “перемог” вказують вчені, згрупувавши катастрофічні екологічні наслідки у декілька основних блоків:

1. Надмірне (у ХХ ст. понадекспоненціальне) збільшення кількості населення Землі. Якщо в XVII ст. приріст населення становив 0,3% на рік, що зумовлювало його подвоєння протягом 250 років, то в 1970 р. цей показник збільшився до 2,1%, а час подвоєння зменшився до 33 років. На межі другого і третього тисячоліть населення становитиме близько 7 млрд, у середині ХХІ ст. — не менше 30 млрд осіб, тобто в 30 разів більше, ніж було на межі ХІХ-ХХ ст.

2. Понадекспоненціальне зростання світової економіки, зокрема промислової продукції, середній темп збільшення якої з 1930 по 1968 рік становив 7%, тобто 5% на душу населення. Це відбувалося при неодмінному поглибленні абсолютного розриву між багатими і бідними країнами світу.

3. Забруднення навколишнього середовища, що є однією з головних причин глобальної соціоекологічної кризи. Оскільки стурбованість у зв'язку із забрудненням соціоекосистеми Землі проявилась лише недавно, наукові дослідження ще не дали відповіді на багато проблем. Проте відомо, що вже вивчені види забруднення зростають експоненціально. Багато забруднювачів мають глобальне розповсюдження, і її шкідливий вплив проявляється на великих відстанях від місця викиду в довкілля. Негативний вплив багатьох з них на природні екосистеми після викиду проявляється з тривалим запізненням, що є ще більшою небезпекою внаслідок невивченості максимальної можливості поглинання забруднювачів біосферою Землі.

4. Обмеженість орних площ, продуктів харчування, прісної води. Потенційно оброблюваних площ на Землі є 3,2 млрд га, з них половина вже обробляється. Це становило в 1970 р. 0,4 га на людину при потребі 0,9 га. За один наступний період подвоєння населення може настати дефіцит земельних площ. Навіть при збільшенні в чотири рази продуктивності потенційно оброблюваних площ Землі за рахунок розвитку технологій і збільшення інвестицій у сільськогосподарське виробництво наступне подвоєння населення зумовить різку нестачу продуктів харчування і вимирання значної частини населення від голоду. Ще один обмежувач — прісна вода. Хоча можливе тимчасове уникнення цих обмежень за рахунок виробництва синтетичних продуктів харчування і опріснення морської води.

5. Обмеженість запасів невідновлюваних ресурсів, зокрема корисних копалин. Більшість їх видів при теперішніх експоненційних темпах використання буде вичерпано за наступні 50 років. Ці ж ресурси після

використання перейдуть в екологічні системи значною мірою як забруднювачі.

Земля кінцева, як і її ресурси. Тому експоненційне зростання народонаселення, промисловості та забруднення довкілля призведуть за якийсь час — звичайно називають 40–50 років — до незворотних катастрофічних змін у глобальній земній соціоєкосистемі і до вимирання людства. Це один з варіантів прогнозу. Однак у людства є можливість і час (хоча вкрай обмежений), щоби цього уникнути. Для реалізації стабілізаційного варіанта необхідні зниження темпів народжуваності протягом наступних 40–50 років, а з середини ХХІ ст. — стабілізація його кількості, стабілізація виробництва промислової продукції та продуктів харчування на душу населення, а також рівня забруднення довкілля тощо. Ці заходи необхідно здійснювати вже тепер, не відкладаючи до 2000 року. Пізніше вихід у рівноважний стан вважається неможливим.

Ці варіанти оптимального розвитку глобальної соціоєкосистеми Землі і виходу з соціоєкологічної кризи відомі вже понад 20 років і містяться в учбових програмах багатьох країн. Проте і дотепер мало що змінилось. Стабілізаційні заходи майже не здійснюються і навіть не плануються. Людство прискореними темпами наближається до небуття.

І все ж якісним стрибком у розвитку уявлень про взаємодію людського суспільства і природи стали роботи великого українського вченого, засновника вчення про біосферу та ноосферу В.І.Вернадського. Він вважав, що гармонійних стосунків між людьми і природою можна домогтися, керуючись такими основоположними принципами:

функціональної єдності суспільства і оточуючої природи і постійної їх взаємодії в еволюційно сформованій двокомпонентній глобальній екосистемі;

цілісного соціально-екологічного і екологічного підходу до вивчення взаємодії суспільства з природним середовищем як матеріальної, так і духовної основи буття людства;

цільового спрямування наукової думки і технічних досягнень на оптимізацію взаємодії між природою і суспільством, оскільки в протилежному випадку науково-технічний прогрес стає безглуздим;

багатоцільового використання природних екосистем і екологічного забезпечення постійності природокористування як економічної основи процвітання суспільства;

реальності усунення потенціальних протиріч між науково-технічним прогресом і необхідністю збереження екологічної рівноваги.

Сьогодні на перше місце у вирішенні соціально-екологічних проблем висувається проблема якості життя, яка складається зі взаємодії людини (людей) і середовища її (їх) існування. Йдеться, по суті, про екологічну нішу людини, вироблену в рамках сприятливого для життя середовища проживання. М.Ф.Реймерс, поглиблено вивчаючи співвідношення соціального і екологічного, поділяє структуру середовища життя людини на п'ять основних складових:

1) природне середовище, здатне до умов нескінченної самопідтримки;

2) квазіприродне середовище, яке самодеградує без підтримки людини (парки, сквери, поля, сади, виноградники тощо);

3) артеприродне середовище, де значна кількість елементів створена людиною і не трапляється в природі, а тому вони саморуйнуються навіть при підтримці людини (архітектурні споруди, дороги, аеродроми тощо);

4) матеріальне соціальне середовище, яке формується усіма вищезгаданими складовими, які створюють певний інформаційний клімат (природа батьківщини, пам'ятники культури, культурні ландшафти і т.п.);

5) соціально-духовне середовище (культура, освіта, виховання тощо).

Створена М.Ф.Реймерсом модель-матриця людини і людства “анатомує” особистість і суспільство, дає змогу з екологічних позицій підійти до проблеми їх взаємостосунків із середовищем життя, які відбивають потреби людей.

Тому надзвичайно важливо, щоб до вирішення цієї проблеми вже сьогодні підключалися “нові соціоекології”: екологічна політика і екологічне право, екологічна освіта і екологічне виховання, екологічна культура і “екологія духу”.

8.9. ТЕХНОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ

У планетарній соціоекосистемі (за В.І.Вернадським — ноосфері) поряд із природною та соціальною підсистемами формується потужна технічна (промисловість, транспорт, механізоване сільське господарство, сільбищно-комунальні комплекси тощо). Якраз ця підсистема з її велетенськими можливостями і є, за влучним висловлюванням Ю.Одума, “паразитом біосфери”. Вона щороку поглинає мільйони гектарів орних земель і лісів. Щороку промислові підприємства, теплові станції, автомобілі, літаки спалюють понад 5 млн т вугілля, нафти і більше трильйона кубометрів природного газу. Всього у світі щороку добувається 100 млрд т мінеральної сировини, більша частина якої (95–99%) безповоротно губиться у вигляді відходів. У річкові системи щороку скидається 450 км³ техногенних брудних стоків (лише при аварії танкерів виливається в океан 2–5 млн т нафти). Понад 500 млн автомобілів щороку викидають в атмосферу близько 400 млн т окислів вуглецю та понад 100 млн т вуглеводів. Цей перелік “паразитовання” технічної підсистеми можна було б продовжити. Проте й ці факти красномовно свідчать, що екологічна проблема переросла в глобальну, загальнолюдську проблему сучасності. Людина, яка своїм розумом збурила колосальну енергію промислової та науково-технічної революції, сьогодні стоїть на краю прірви. Передусім порушення саморегуляції біосфери і накопичення в ній значної кількості хімічних сполук зумовило безліч невідомих раніше хвороб: генетичних, токсикологічних, алергічних, респіраторних тощо. Серед них особливо небезпечним є СНІД — втрата імунних властивостей людського організму, набутих у процесі еволюційних адаптацій. У США, наприклад, економічні втрати від смертності та хвороб, пов'язаних із забруд-

ненням повітряного середовища, становлять щорічно 6 млрд доларів. Загальні економічні втрати від забруднення атмосфери становлять 16 млрд доларів на рік, або 80 доларів на одного мешканця.

Людство, яке докладає неймовірних зусиль, щоб прогодувати себе, і яке все ж досягло значних успіхів в останньому десятиріччі, в “зеленій революції”, не може не помічати небажаного впливу забруднення середовища на врожайність, поживну і кормову цінність сільськогосподарських культур, стан лісових насаджень. Наприклад, врожайність кукурудзи на силос у зоні металургійних підприємств знижується на 43%, кормових бобів — на 36%, зернових культур — на 26–27%, цукрового буряка — на 35%. Негативно впливає забруднення на стан рибного господарства. Однак забруднення завдає великої шкоди не лише живій природі, але й створеним людиною спорудам — артеприродному середовищу. Наприклад, в Японії у 1970 р. витрати на знешкодження досягли 23 млрд доларів, у США в 1977 р. — 25 млрд доларів.

Екологічна криза торкнулася вже й навколосемних просторів біосфери. Одним із вражаючих наслідків антропогенного забруднення атмосфери стало зменшення загального вмісту озону в атмосфері, перш за все в стратосфері, де зосереджена основна його кількість. Понад десять років тому над Антарктидою виявлено “озонову діру”, розміри якої з року в рік збільшуються, хоча з незначними коливаннями. Отже, озоновому екрану, який формувався мільярди років і завдяки якому організмами заповнився весь земний простір, загрожує небезпека, створюється реальна загроза існуванню життя.

До навколосемних екологічних проблем належить і проблема “парникового ефекту”, зумовленого різким зростанням в атмосфері вуглекислого газу, який пропускає сонячну радіацію, але у зворотному напрямку не пропускає інфрачервоне (теплове) випромінювання. Все це може спричинити глобальне підвищення температури на Землі аж до танення льодовиків.

Техногенні пошкодження природного середовища поділяють на механічні руйнування та забруднення. Перший (і найстаріший) тип пошкоджень відбувається головним чином у місцях видобутку корисних копалин і будівництв. Технологічними аспектами гармонізації взаємодії суспільства і природи в цих умовах займається екологічна технологія, а точніше, ціла група екологічних дисциплін. Наприклад, питання технології гірничих розробок і будівництва інженерних споруд вивчає *інженерна екологія*.

До головних видів забруднень навколишнього середовища належать: механічні домішки (пил, попіл, шлаки, будівельне сміття тощо), хімічне, радіоактивне, механічне, теплове, електромагнітне й акустичне (шумове). Сюди слід додати і забруднення хвороботворними та іншими живими організмами. Промислові технології, пов’язані з хімічними та іншими забрудненнями природи, є об’єктом дослідження *промислової екології*. Питаннями здорового житла з точки зору інсоляції, шумів і вібрації, теплоємності, електромагнітного забруднення тощо займається *будівельна екологія*. Надзвичайно інтенсивно, особливо в зв’язку із аварією на ЧАЕС,

розвивається молода наука — *радіоекологія*. Дослідженням екології хвороботворних мікроорганізмів займається паразитологія.

Різкі зміни у фізико-механічному та хімічному складах ґрунтів, які виникають у процесі їх обробітку важкою сільськогосподарською технікою та внаслідок непродуманої хімізації земель, зумовили виникнення ще однієї наукової дисципліни — *агроекології*. Вивченням міських біогеоценозів і пошуком шляхів їх оптимізації займається *урбоекологія*. Безліч проблем життєдіяльності міст (тверді та рідкі відходи, атмосферне забруднення, шуми тощо) зумовлюють розвиток *комунальної екології*. Зняття запони секретності з діяльності військових полігонів і зон бойових дій дало поштовх до розвитку *беллоїдної* (військової) *екології*. До нових напрямів, щоправда, пов'язаних головним чином із закритим типом екосистем, належить *космічна екологія* (екологія людини та інших живих організмів у кораблі та відкритому космосі).

У процесі розвитку згадані спеціалізовані наукові галузі в основному зосереджують свої зусилля на питаннях охорони природи і раціонального природокористування. І все ж основою, фундаментом усіх цих наук залишається екологія — “наука про біологію середовища”. І лише вона може знайти ключ до розв'язання проблем сталого розвитку, які були підняті у 1992 р. II-ю конференцією ООН “Довкілля і розвиток” у Ріо-де-Жанейро (I-ша конференція відбулася в 1972 р. у Стокгольмі). Адже концепція сталого розвитку має на меті *гармонізацію економічних потреб суспільства з екологічними можливостями природи*.

ЛІТЕРАТУРА

- Вернадський В.І.* Вибрані праці. К., 1969
- Голубець М.А., Кучерявий В.П., Генсірук С.А.* та ін. Конспект лекцій з курсу “Екологія і охорона природи”. К., 1990.
- Казенс З.Д.* Введение в лесную экологию. М., 1982.
- Клауснитцер Б.* Экология городской фауны. М., 1990.
- Кондратюк Є.М., Харкота Г.І.* Словник-довідник з екології. К., 1987.
- Кравченко С.М., Костицький М.В.* Екологічна етика і психологія людини. Львів, Світ, 1992
- Кучерявий В.А.* Урбоекологія с основами фитомелиорации. Ч.І. Урбоекологія, Ч. ІІ. Фитомелиорация. М., 1991.
- Лаппо А.В.* Следы бывших биосфер. М., 1979.
- М’якушко В.К., Вольвач В.Ф.* Екологія. К., 1984.
- Новиков Г.А.* Основы общей экологии. Л., 1979.
- Одум Ю.* Экология. В 2 т., М., 1986., Т 1,2.
- Оуэн Д.Ф.* Что такое экология? М., 1984.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М., 1981.
- Погребняк П.С.* Общее лесоводство. К., 1968.
- Реймерс Н.Ф.* Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М., 1994.
- Риклефс Р.* Основы общей экологии. М., 1979.
- Скуфьин К.В.* Экология и охрана природы. Воронеж, 1986.
- Смит У.Х.* Лес и атмосфера. М., 1985.
- Смит Р.Л.* Наш дом планета Земля. М., 1982.
- Спурр С.Г. Барнес Б.В.* Лесная экология. М., 1984.
- Сукачев В.Н., Дылис А.В.* Основы лесной биогеоценологии. М., 1964.
- Сытник К.М., Брайон А.В., Городецкий А.В.* Биосфера, экология, охрана природы. К., 1980.
- Троян П.* Факториальная экология. М., 1989.
- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М., 1980.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* Экология. М., 1980.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R.* Okologi individen. Populacaonen. Lebensgemeinschaft. Basel. Boston. Berlin, 1991.
- Mayer H.* Europäische Walder. – Stuttgart–New-York: Fisher, 1986.
- Obminski Z.* Ekologia lasu. Warszawa: PWN, 1977.
- Petrusewicz K.* Osobnik, populacja, gatunek. Warszawa, PWN, 1978.
- Plachter H.* Naturschutz – Stuttgart: G. Fisher, 1991.
- Ricklefs R.E.* Ecology. New York. Freeman and Company, 1990.
- Stugren B.* Zasady ekologii ogólnej. – Warszawa: PWN, 1976.
- Troyan P.* Ekologia ogólna. Warszawa, 1986.

ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК

- Абіогенез** 419
Абіотичне середовище 65
Абіотичні фактори 60, 65
Автотрофна синузія 298
Автотрофне цвітіння 393
Автотрофи 136
Агрегації 160, 161
Агроценози 261
Агроекологія 479
Агроекосистеми 427
Агрофітоценоз 456
Адаптації 143, 228
Адаптивна реакція 143
Аеробіосфера 400
Асектатори 298
Аспект 263
Азот 345
 – кругообіг 345, 444
 – фіксація з атмосфери 444
Азотобактери 121
Азотофікація 444
 з участю синьо-зелених водоростей 348
Аквабіосфера 404
Акваценоз 266
Акліматизація 146
 – філогенетична 146
 – онтогенетична 146
Аклімація 146
Акцесори 282
Акція 18
Алкалізація ґрунтів 118, 254
Алелопатія 128, 134, 214, 222
Алкаліфіли 121
Алюміній 356, 357
 – кругообіг 356
Альbedo 116
Альтобіосфера 401
Аменсалізм 128
Анемогамія 18
Анемохорія 99
Анабіоз 94
Антибіотики 134, 365
Антропогенне забруднення 69
Антропогенізація 257
 – агроландшафтна 257
 – урболандшафтна 257
Антропогенні фактори 69
Алобіосфера 401
Артеприродне середовище 478
Ареал 146
Аридні умови 74
Асиміляція 332, 338
Асоціація 21, 231, 233, 265, 266
 – класифікація 267
Атмосфера
 – вологість 73
 – гази 98
 – динаміка концентрації CO₂ 341
 – забруднення 384, 389
 – температура 71
 – тиск 78, 99
 – швидкість вітру 82, 99
Аутекологія 13, 150, 457
 – визначення 55, 149
 – історія 42, 50, 457
 – предмет і об'єкт досліджень 37, 55
Ацидофіли 120
Афотосфера 405

Бактерії
 – в кругообізі азоту 134
 – в кругообізі сірки 352
 – як деструктори 270
 – хемосинтезуючі 136
Беллоїдна екологія 479
Бентос 322
Біоекологія 457
Біогеографія 85
 – історія 43
Біогеографічна область 410
Біогеографічне царство 410
Біогеосфера 65
Біогеоценоз 290
 антропогенізований 306

- визначення 14, 291, 293
- динаміка 300
- історія 49, 290
- кругообіг 306, 336, 340
- обмінний фонд 340
- резервний фонд 340
- різноманітність 292
- структура 292, 295
- Біогеоценологія 13, 293, 457
 - визначення 13, 293
 - історія 49, 293
 - предмет і об'єкт досліджень 49
- Біогенні елементи 431
- Біогеохімічні провінції 431
- Біогеоценологічний шар 298
- Біогеоценологічні комплекси 410
- Біокомплекс 410
- Біолокус 410
- Біоіндикатори 62
- Біоіндикація 472
- Біологічні методи боротьби 469
 - автоцидний 469
 - інтегрований 470
- Біоми 86, 87, 233, 407, 410
- Біомаса 300, 330
 - популяцій 226
- Біоморфа 62
- Біоредуктори 270
- Біосфера 65, 394, 395
 - визначення 15
 - динаміка 418
 - дослідження 38
 - енергетика 418
 - кругообіг 429, 434
 - межі 399
 - структура 397, 403, 409
- Біосферологія 13, 390, 407, 457
- Біоценологія (синекологія) 229, 294
 - визначення 293
 - історія 47, 50
 - предмет і об'єкт досліджень 38, 47, 230
- Біотичні стосунки 127
 - видові 125, 126, 127
 - гомотипові реакції 124, 125
 - гетеротипові реакції 124, 127
 - міжвидові 127, 128, 132
- Біотичний потенціал 169, 170
- Біотоп 23, 229
- Біохімічний кругообіг 336
- Біохімічні цикли 337, 434
- Біоценоз 230
 - автономія 234
 - видовий склад 231
 - визначення 14, 230
 - властивості 234
 - динаміка 283
 - екологічна рівновага 234
 - екологічна сукцесія 235
 - єдність біотопу і біоценозу 234
 - конкурентна 269, 282
 - паратрофічна 269, 282
 - трофічна 269
 - класифікація 232
 - організація 234
 - прісноводний 416
 - структура 235, 242, 269
 - функціонування 268
 - ярусність 239
- Біоценологічний підхід 38
- Біофільм 404
- Бор, кругообіг 364
- Боротьба за існування 124
- Вапнування** 362, 364
- Важкі метали 373, 374, 376
- Вертикальна структура біосфери 399
- Вертикальна структура біоценозу 235
- Вітер 99
 - екологічний фактор 99
 - швидкість 99
- Взаємодія
 - аелопатична 128
 - біотична між видами 127
 - внутрішньопопуляційна 186
 - екологічних факторів 57
 - конкурентна 187
 - коопераційна 128, 215
 - муталістична 128, 215
 - паразит-господар 213
 - паратрофічна 282
 - позитивна 215
 - протокоопераційна 215
 - хижак-жертва 203
- Вид
 - акцесори 282
 - домінантний 282
 - евритеричний 60
 - едифікатор 121
 - екотип 60
 - інфлуенти 282
 - розміщення 132
 - симпатричний 131

- субдомінанти 231, 282
- Видове різноманіття 243, 396
 - індекси різноманітності 243, 244
 - показник вирівняності 245
 - рівномірність розподілу 245
- Видоутворення 227, 228
- Вода 100
 - адсорбована 112
 - баланс 438
 - вміст вуглекислого газу 102
 - вміст елементів живлення 103
 - випаровування 344
 - гігроскопічна 112
 - гравітаційна 112
 - газоподібна 438
 - каламутність 101
 - капілярна 112
 - кругообіг 344, 435
 - мертва 112
 - питна 463
 - прісна 101
 - ресурс 463
 - транспірація 344
 - хімічні властивості 102
 - фізичні властивості 102
 - як екологічний фактор 100, 104, 105
- Водне середовище 101
 - каламутність 102
 - кислотність 103
 - солоність 102
- Водоймища стоячі
 - дистрофні 102
 - еутрофні 102
 - олігатрофні 102
- Водні організми індикаторні 104
 - мезосапоби 104
 - олігосапоби 104
 - полісапоби 104
- Водний режим рослин 113
 - водний баланс 113
 - вологість в'янення 113
 - гочка стійкого в'янення 113
 - шкала вологолюбності 105
 - гігрофіти 105, 114
 - ксерофіти 105, 114
 - мезогігрофіти 114
 - мезоксерофіти 114
 - мезофіти 114
 - ультраксерофіти 114
- Вуглець 341, 440
 - кругообіг 341, 440, 442
- Гази 98
 - вихлопні 99
 - в природному середовищі 98
 - кругообіг 337
- Галофіти 121, 261
- ГВД (грунтово-вбирний комплекс) 119
- Гелофіти 89, 90
- Генетичні ресурси 397
- Гемоглобін 359
- Гемікриптофіти 63
- Геоботаніка 233
- Геобіосфера 404
- Геоекологія 459
- Геосфера 64, 65
- Геохімічна функція живих організмів 432
- Гетерогенез 419
- Гетеротрофи 136, 270, 295
- Гетеротрофна синузія 298
- Гігрофіти 261
- Гідробіосфера 401
- Гідрологія 18
- Гідрологічний цикл 436
- Гідросфера 100
- Гідрофіти 404
- Гіпобіосфера 404
- Гіпогеобіосфера 404
- Гіпотеза 28
 - гомеостатична реакція 144
 - гомологічний ряд 145
 - конформісти 145
 - регулятори 145
 - швидкість реакції 145
- Гомеостаз 143
- Гомойотермія 96
- Горизонтальна структура біосфери 406
- Горизонтальна структура біоценозу 242
- Груповий відбір 394
- Градiєнт 255
 - АТЕ 255
 - СТС 255
 - РТН 255
 - РТМ 255
- Градiєнт умов середовища комплексний 249
 - вертикальний 236, 251
 - висотний 251
 - горизонтальний 251
 - зволоження 251
 - полютантно-забруднюючий 56
 - просторовий 56
 - рослинності, еколого-фітоценотичний 56

- температурний 56
- урбогенний (урбаністичний) 56
- Гradient проміжних умов 243
- Gradientний аналіз 249
- Gradientи екологічних факторів 249
- Gradient угруповання 249
- Грунт 107
 - вологість 344
 - вивітрювання 382
 - олужнення 381, 382
 - тепловий режим 115
 - теплоємність 116
 - теплопоглинальна здатність 116
 - теплопровідність 116
 - температура 116
- Грунтові води 112
- Грунтоутворення 123, 124
- Гумінова кислота 109
- Гуміфікація 109
- Гумінова речовина 109
- Дем 150
- Демекологія 13, 150, 457
- Демографія 150
- Демоцен 22, 227, 460
- Демотоп 22
- Денітрифікація 348
- Деструктори 136, 270
- Деструкція 136
- Детермінанти 272
- Детрит 136, 217, 333
- Детритний ланцюг 217
- Детритофати 217, 219
- Дефоліація 135
- Динамічний напрям 13
- Дисиміляція 319
- Дисклімакс 285
- Дискретність рослинного покриву 256
- Дисперсні тіла 418
- Дисфотосфера 405
- Дихання 115, 392
 - вплив температури 115
- Диморфізм 180
- Дослідження 319
 - актинометричні 319
 - морфометричні 319
 - фізіологічні 319
- Домінанти 282
- Еволюційна дивергенція 200, 201
- Еволюція 132
 - біоценозу 132
 - біогеоценозу 390
 - біосфери 390, 391
 - виду 132
 - організмів 390
 - спряжена 390, 393
- Евфотична зона 405
- Едаотоп 295
- Едафічна сітка 122, 251
- Едифікатори 121, 291, 298
- Екзоєкологія 457
- Екзотерми 96
- Екоклін 249, 255
- Еколого-економічна наука 5
- Еколого-фітоценотичне зонування міста 251
- Екологічна
 - ніша 129, 130, 188, 190
 - піраміда 276
 - система 29
- Екологічна валентність 45
- Екологічна географія 459
- Екологічна група асоціацій (фітоценозів) 410
- Екологічна діагностика 472
- Екологічна ефективність 333
- Екологічна компресія 195
- Екологічна криза 478
- Екологічна сила 313
- Екологічне заміщення видів 195
- Екологічне вивільнення 195
- Екологічні закони (див. Закони) 461
 - обмеженості природних ресурсів 24
 - зменшення природно-ресурсного потенціалу 25
 - піраміди енергії 25
- Екологічні фактори 55, 66
 - абіотичні 66
 - антропогенні 69, 257
 - біотичні 66
 - вода 100
 - вітер 99
 - корм 136
 - повітря 97
 - родючість ґрунту 121
 - температура 91
- Екологічні процеси 17
- Екологічні стосунки 17
- Екологічні явища 16
- Екологічний коридор 256
- Екологічний максимум 57

- Екологічний мінімум 57
 Екологічний склад 261
 Екологічний стап 16
 Екологія
 – визначення 5, 8, 479
 – глобальна 394, 407
 – історія 39, 50
 – предмет досліджень 9, 10, 50
 – підгалузі 6, 13
 – фітоценозів 263
 Екологія ландшафтів 459
 Екологія
 – людини 66
 – мікроорганізмів 66
 Екосистеми, біогеоценози 11, 290, 292, 460
 – водні 326
 – – прісноводні 414, 416
 – – диміктичні озера помірних обл. 416
 – – монокліматичні теплі озера 416
 – – монокліматичні холодні озера 416
 – – олігоміктичні озера 417
 – – стоячих водоймищ 416
 – – морські 414
 – – Світового океану 417
 – вплив атмосферного забруднення 386
 – лісові 416
 – наземні 326, 414
 – продуктивність 317, 318
 – індустріально-міська 428, 429
 Екосистеми, гемеробність 428
 – агемеробні 306, 428
 – сугемеробні 310, 428
 – мезогемеробні 308, 428
 – метагемеробні 310, 428
 – олігогемеробні 308, 428
 – полігемеробні 310, 428
 Екосфера 20
 Екотоп 234, 255
 Експорт енергії 314
 Ектопаразит 128
 Ектотермні організми 96
 Елімінація 223
 Еміграція 148
 Ендопаразити 128
 Ендотермні організми 96
 Енергетика біоценозу 301, 318
 Енергетична ефективність 334
 Енергетичний баланс 316
 Енергія
 – антропогенна 305, 306, 427
 – геохімічна 431
 – електрична 303, 427
 – кінетична 432
 – механічна 301, 303, 305, 427
 – організмів 314
 – – асимільована 314
 – – відходів 314
 – – дихання 314
 – – запаса 314
 – промениста 301, 304
 – піраміди 25, 279, 424
 – сонячна 326
 – тепла 303, 304, 427
 – хімічна 427
 – час переносу 336
 Ензими 395
 Ентальпія 316
 Ентропія 317, 427
 Етноекологія 457
 Етологія 138
 Еубіосфера 405
 Ефективність перенесення енергії 280, 312
 Жаростійкість 95
 Жива речовина 418
 – енергія 418
 – геохімічні функції 433
 – – дихання 433
 – – киснева 434
 – – нагромадження атомів 433
 – – редукційна 434
 – – розповсюдження елементів 433
 – – розщеплювальна 434
 – – утворення газів 433
 – кругообіг 434
 – мінералізація 435
 – синтез 435
 – форми руху 418
 – – активна 418
 – – пасивна 418
 – функції 432
 – – деструктивна 433
 – – концентраційна 432
 – – середовищевірна 433
 – – транспортна 433
 Життєві форми 64
 Забруднення середовища 69
 Загартування 95

- Залізо, кругообіг 358, 359
 Заказники 467
 Закони 461
 — біологічний 24
 — географічні 24
 — географічної зональності Григор'єва 408
 — діалектичні 24
 — екологічні 24
 — енергетичної провідності 424
 — загальнонаукові 24
 — конкурентного витіснення (Гаузе)
 — мінімуму (Лібиха) 42, 56
 — ноосфери Реймерса 452
 — оптимальності 398
 — піраміди енергії 424
 — різноманітності Вінгера—Шеннона—Ешбі 395
 — термодинаміки в екології 280, 314
 — — другий 280, 314, 317
 — — перший 280, 314
 — толерантності (Шелфорда) 43, 56, 58
 — фізико-хімічні 24
 Запасання їжі 147
 Заповідник 467
 Заповідні станції 461
 Зміна порід 288
 Зовнішність 263
 Зона буферна 59
 — комфорту 59
 — оптимуму 59
 — песимуму 59
 — толерантності 58
 Зональні типи лісів 416
 — вологі ліси теплого помірного клімату 416
 — екваторіальні дощові ліси 416
 — ліси сухих областей 416
 — мішані ліси помірної зони 416
 — тропічні вологі листопадні ліси 416
 — хвойні ліси холодної зони 416
 Зообентос 405
 Зоогамія 135
 Зоогеографія 85
 Зоогеофон 240
 Зоосоціологія 232
 Зоофаги 312
 Зооценоз 240
 Ідентифікація, моделі 36
 Ієрархічність біосфери 397
 Ієрархічний порядок біологічних систем 397
 — глобальна 398
 — регіональна 398
 — локальна 398
 Імміграція 180
 Інвазія 185
 Інгібітор 282, 295
 Індекс аридності 74, 75
 Індекс різноманітності 244
 — Сімпсона 244, 245
 — Шеннона 244, 245
 Інженерна екологія 478
 Інсектицидні методи 469
 Інтенсивність дихання особи 222
 Інтродукція 146, 468
 Інфрачервоне випромінювання 88, 303
 Кадмій, кругообіг 368, 369
 Кальцій, кругообіг 120, 352, 354
 Кальцієфіли 121
 Калій, кругообіг 352, 354
 Каліче 120
 Каталізатори 358
 Катіони 382
 Кембрій 392
 Кисень газоподібний 342
 — доступність 342, 343
 — інтенсивність споживання 342, 343
 — концентрація 343
 — кругообіг 342, 343
 Кислотні дощі (кислі) 97, 381
 Кінетична енергія організмів 432
 Кларк 429
 Класифікація
 — багатофакторна 265
 — біогеоценозів 232
 — біоценозів 232
 — генетична 265
 — еколого-фітоценотична 265
 — екологічна 265
 — кліматів 74
 — факторів середовища 58, 67
 — — Алдерварта—Берча 68
 — — Даждо 68
 — — Мончадського 67
 — — Ніколосона—Швердтфегера 67
 — фітоценологічна 265
 Кліматограми 76
 Клімакс 289
 Клімаксіні угруповання 289

- Клімат 74
 – глобальний (мегаклімат) 76
 – континентальний 76
 – локальний (мезоклімат) 76, 77, 79
 – мікроклімат (скоклімат) 76, 79
 – океанічний 76
 – позапустельний 76
 – позатропічний 76
 – полярний 76
 – пустельний 76
 – середземноморський 76
 – субполярний 76
 – типи 76
 – тропічний 76
 Кліматичні зони 91
 – помірно тепла 91
 – помірно холодна 91
 – субтропічна 91
 – тропічна 91
 – холодна полярна 92
 Кліматоп 295
 Коакційні кооперації 18
 Коакційні дизкооперації 18
 Коакція 18
 Кобальт, кругообіг 366
 Косволюція 220
 Коліни 214
 Коменсал 215
 Коменсалізм 128, 215
 Комунальна екологія 479
 Конкуренція 19, 127
 – активна 129
 – внутривидова 187, 126
 – дифузна 192
 – досконала 193
 – експлуатаційна 187
 – міжвидова 129, 187, 192, 247
 – наддосконала 193
 – недосконала 193
 – пасивна 129
 Консорти 272
 Консорція 21, 138, 233, 272
 Консументи 137, 277
 – вторинні 137
 – первинні 277
 Континуум угруповань 249, 255
 Конформісти 145
 Корм 136
 – кількість 142
 – якість 138
 Кормові ландшаги 136, 269, 271, 272, 306, 322
 – ефективність 333
 – модель Ліндемана 325
 – модель Оуєпа 325
 Кормові мережі 269, 323
 Космічна екологія 459, 479
 Крайовий ефект (ефект узлісся) 234
 Крива виживання
 – гіперболічна 168
 – експоненціальна 169
 – логістична 168
 – сигмовидна 168
 Криптофіти 64
 Критерії виду
 – генетичний 227
 – географічний 227
 – екологічний 227
 – морфологічний 227
 Критерії угруповання 231
 Критична точка 58
 Кругообіг великий геологічний 435
 Ксерофілізація 118, 254
 Ксерофіти 261
 Культурфітоценози 266
 Ланцюг живлення 269, 270
 Латеральні потоки 424
 Латеризація 119
 Лімнічна зона 405
 Лімітуючі фактори 57
 Ліс 29
 – корінні насадження 289
 – похідні насадження 289
 – таксування 243
 – тип 414
 Лісові біоценози 288, 341
 – антропогенний вплив 389
 – біохімічний кругообіг 340
 – вплив забруднення атмосфери 384
 – – важкими металами 373
 – вплив кислих опадів 381
 – сукцесії 288
 – типи рослинності 416
 – – скосистими трав'яних ландшафтів 416
 – – південна позатропічна рослинність 416
 – – північна позатропічна рослинність 416
 – – тропічна рослинність 416
 Логістична крива 46, 168
 Лісовий намет 298

- Лісовий відпад 299
 Лісовий мікроклімат (фітоклімат) 79, 80, 81
 Лісові скосистеми 416
 Лісові угруповання 261
 Лісові фітоценози 261
 Літобіосфера 404
 Літоральна зона 404
 Літосфера 65
 Лотки-Вольтерра, рівняння конкуренції 186
- Магній, кругообіг 352, 355
 Макрослементи 431
 Макроконсументи 295
 Макроклімат 76
 Марганець, кругообіг 360
 Маринобіоти 404
 Мариносфера 404
 Масовий ефект 126
 Мегаклімат 76
 Мегатрофні організми 120
 Мезоклімат 77, 78
 Мезотрофні організми 120
 Мезофауна 218, 376
 Мезофіти 261
 Мероценоз 242
 Мертва органічна речовина (МОР) 318
 Метабіосфера 419
 Методи наукові 27
 – багатфакторних експериментів 31
 – біоіндикації середовища 61
 – еколого-географічний 30
 – моделювання 32
 – польовий 29
 – порівняльної екології 30
 – редукційний 29
 – холистичний 29
- Міграція 148, 434
 Мідь, кругообіг 361
 Мікориза 134
 – скотрофна 134
 – сидотрофна 134
 Мікроасоціації 233
 Мікрослементи 358, 431
 – кругообіг 358
 – бор 364
 – залізо 358, 359
 – кадмій 368
 – кобальт 366
 – марганець 360
 – молібден 362
 – мідь 361
 – нікель 370
 – ртуть 369
 – свинець 370, 371
 – стронцій 372, 373
 – фтор 367
 – хлор 365
 – цинк 363
- Мікроклімат 76, 79, 83
 Мікроорганізми 112
 Мікрофауна 218
 Моделі, математичні 36, 37
 Мозаїчність 242
 Молібден, кругообіг 362
 Мопотоп 21
 Монофаги 129
 Моноцен 21, 55, 460
 Мутуалізм 128, 216
- Народжуваність в популяції 174
 Національний парк 467
 Нейтралізм 127
 Нікель, кругообіг 370
 Нітрати 346
 Нітрити 346
 Нітрифікація 346
 Нітрофіли 121
 Ніша 129
 – алопатрична 131
 – потенційна 132
 – реальна 132
 – симпатрична 131
 Ноосфера 450, 451, 477
- Озеро голоміктичне 416
 – деміктичне 416
 – дистрофне 417
 – мономіктичне 416
 – олігоміктичне 417
 – оліготрофне 417
 – поліміктичне 417
 – свтрофне 417
 Озон 405
 Озонова діра 478
 Озоновий скран 405, 478
 Озоносфера 405
 Океанобіосфера 404
 Оліготрофи 120
 Олігофаги 129
 Олужнення 382
 Опідзолення 120

- Організми
 – гомойотермії 59
 – еврибіонти 59
 – евритермії 59
 – евригідричні 59
 – стенобіонти 59, 60
 – стеногамічні 60
 – стеногідричні 60
 – стенотермії 60
 Освітленість 72
 Осмотрофи 295
 Охорона
 – антропогенного середовища 461
 – атмосфери 464
 – видів і екосистем 465
 – водних ресурсів 463
 – ґрунтів 463
 – середовища життя людини 461
 – середовища життя на Землі 461
 Охорона природи 462
 Палеоекологія 247
 Парабіосфера 401
 Паразитизм 136, 213
 Паразити 213
 Паразитоїди 213
 Парниковий ефект 478
 Педобіосфера 404
 Первинний фактор 236
 Піонерне заселення 18
 Піраміди
 – біомас 277, 282
 – екологічна 276
 – енергії 25, 279, 282, 424
 – чисельності 276, 282
 Піранометр 302
 Пірофіти 95
 Плеоцен 23, 229
 Повітряний режим ґрунтів 115
 Повітря (ґрунтове) 114
 Пойкілотермії організми 96
 Польові спостереження 30, 36
 Поліморфізм 180, 181, 182
 Поліфаги 129, 137
 Популяційна екологія (демекологія)
 – визначення 150
 – концепція демоцену 22
 – концепція паразитоценозу 48
 – концепція регуляції 47
 – історія 45, 47, 50
 – предмет і об'єкти досліджень 38
 Популяційний склад 261
 Популяція
 – агрегація 160, 161
 – взаємодія 186
 – виживання 174, 179
 – визначення 11, 14, 151
 – вікова 156, 159
 – географічна 154
 – динаміка 164, 165
 – екологічна 154
 – експлуатаційна 226, 227
 – елементарна 154
 – конкуренція 186, 199
 – методи вивчення 34, 38, 155, 162, 164
 – народжуваність і смертність 165, 174, 175, 176, 178
 – опортуністична 153
 – поліценотична 151
 – поліциклічні 158
 – потік енергії 221, 328
 – продуктивність 221, 223, 224
 – просторова 160
 – розселення 183, 184
 – рівновагова 153
 – статева 156
 – структура 155
 – типи динаміки росту 166, 167, 168, 170, 172, 173
 – тривалість життя 175, 176, 177, 178
 – фази росту 165
 – ценопопуляція 151
 – чисельність 155
 – щільність 155, 156, 244
 – ізоляція і територіальність 161, 162
 – інвазійна 151, 185
 – ієрархія 153
 Популяція, первіноцінність 152
 – геміпопуляція 153
 – залежна 152
 – напівзалежна 152
 – незалежна 152
 – періодична 153
 – псевдопопуляція 152
 Популяція, типи розміщення 160
 – колонією 162
 – купою 162
 – лінією 162
 – поодинокі 162
 – стадом 162
 – стаєю, зграєю 162
 Потік енергії 302, 312, 318, 326, 328

- біохімічний 319
- геофізичний 319
- зелених рослин 319
- латеральний 424, 427
- радіальний 424, 425
- ступені 334
- тварин 319
- Правило Гесса 316
- Праотоценози 261
- Принципи
 - аутоекології (Тіпсманна) 66
 - взаємодії факторів 57
 - енергетичної провідності 424
 - забезпечення обігу матерії й енергії 268
 - конкурентного витіснення 129
 - лімітуючих факторів 57
 - обмежувальний 57
 - оптимізації біологічної продукції скоси-
стеми 268
 - Редді 419
 - стабілізації процесів 268
- Прогресивна ефективність 313
- Продуктивність 280, 317
- Продуктування, ефективність 223, 226
- Продукція (дихання, співвідношення) 224
- Продукція 331
 - ефективність 334
 - первинна 331
 - чиста 331, 334
- Продуценти 231, 270, 295
 - первинні 270
- Проективне покриття 262
- Пропагація 18
- Промислова енергія 71, 312
- Промислова екологія 478
- Протоплазма 336
- Просторова ієрархія 398
- Профундальна зона 405
- Психрофіли 94

- Радіація сонячна 71
 - інфрачервона 88
 - ослаблена у воді 100, 101
 - поглинання рослинністю 88
 - пряма 71
 - розсіяна 71
 - спектральний склад 87
 - сумарна 71
 - тепла 71
 - ультрафіолетова 88
- Радіоактивний розпад 420
- Радіоекологія 479
- Реакції 18, 124
 - гетеротипові 124, 127
 - гомотипові 124, 125
 - миттєва 145
 - на середовище 145
 - пов'язані з умовами місцезростання 145
 - сезонна 145
 - фотосинтезу 442
 - фотохімічні 319
- Регулятори 145
- Редуценти 216, 217
- Резервати 467
- Речовина
 - біогенна 419
 - біокосна 419
 - жива 418
 - – функції 420
 - коспа 419
- Рівень популяції 18
- Риби
 - ставлення до рН 103, 104
 - ставлення до наявності кисню 102
- Ризосфера 124, 299, 339
- Родючість ґрунту 121
- Розміщення видів 132
- Рослини
 - взаємовплив 133, 134
 - морфологія 132
 - олужнення 381
- Ртуть, кругообіг 369
- Рудероценози 266
- Рясність виду 262

- Сапрофаги 321
- Сапрофіти 295
- Середовище 22, 64, 66
- Світло 87
 - інтенсивність 89
 - спектр 87
 - ставлення рослини 87, 89, 330
 - фізіологічно активна радіація (ФАР) 88, 303, 319
 - як екологічний фактор 87
- Свинець, кругообіг 370, 371, 376
- Складування енергії 314
- Сірка, кругообіг 351, 446
- Симбіоз 216

- Симпатрія 131
 Синекологія 13, 235, 457
 Синузія 21, 233, 298
 Системи екологічні 291
 Системний час 398
 Солопість як екологічний фактор 102
 Соляриметр 302
 Солярна теорія (Свіптона) 45
 Сопячна стала 71
 Сопячне випромінювання 71, 301, 326
 – пряме 71
 – розсіяне 71
 – спектральний розподіл 87
 Соціоекологія 457, 474
 Співіснування і розподіл ресурсів 196
 Спосіб поглинання 138
 Стратоценоз 242
 Стратифікація 236
 Стрес 389
 Стронцій, кругообіг 372, 373
 Субедифікатори 298
 Субдомінанти 282
 Сукцесія екологічна 235, 283, 284, 291
 – автогенна 284
 – автотрофна 284
 – антропогенна 286
 – біогенна 286
 – вторинна 284
 – гетеротрофна 284
 – гологенетична 285
 – деградаційна 285
 – деструктивна 286
 – едафогенна 286
 – екзогенетична 285
 – ендоекогенетична 284
 – кліматогенна 286
 – первинна 284
 – пірогенна 286
 – сингенетична 284
 Сукцесійний ряд 289
 Суми ефективних температур 41
 Сціофіти 89
- Таксон 266
 Теллуробіосфера 404
 Температурний градієнт 83, 118
 – Радченка 83
 – вертикальний 84, 118
 – горизонтальний 84
 – негативний 85
 – позитивний 85
- Температурний нуль 42
 Температурний поріг розвитку 41
 Температура і вологість 73, 94
 Температура 71
 – ізотерми 71, 72
 – коливання 71
 – – добові 71
 – – річні 72
 – – сезонні 72
 Температури низькі, ставлення рослин 94, 95
 – морозостійкі або льодостійкі 95
 – нежаростійкі 95
 – неморозостійкі 95
 – нехолодостійкі 95
 Температурні адаптації з допомогою
 – поведінки організму 96
 – фізичної терморегуляції 95
 – хімічної терморегуляції 95
 Температура середовища і організму 94
 Теорія
 – динаміки чисельності популяції 46
 – біотичної флуктуації чисельності 46
 – природного добору 125
 – фітомеліорації 121
 Теплова продукція 312
 Терморегуляція 95
 Термофіли 94
 Терміт 325
 Терофіти 64
 Терабіосфера 401
 Тип лісу 414
 Типи асоціацій 266
 Толерантності закон (див. Закони) 43
 Топографічний градієнт зволоження 248
 Транспірація 92, 436
 – ефективність 113
 Тропобіосфера 401
 Тропосфера 401
 Трофічна мережа 274
 Трофічна структура 269
 Трофічні рівні 270, 272, 324
- Угруповання 231, 249, 255
 Ультрамікроелементи 431
 Ультрафіолетове випромінювання 88, 303, 392
 Умови середовища 41
 Урбогенні градієнти середовища 254, 255
 Урбоєкологія 12, 459, 479

- Фактори** 65
 – абіотичні 65, 66, 143
 – антропогенні 68, 69, 70
 – біотичні 65, 69, 124, 143
 – вторинні періодичні 67
 – геологічні 69
 – геофізичні 69
 – гідрологічні 69
 – сфафічні 68, 69, 106, 296
 – екогенні 68
 – екологічні 68
 – епідогенні 68
 – зоогенні 68
 – кліматичні 68, 70
 – кормові 68
 – матеріальні 67, 68
 – міграційні 68
 – місцезростаючі 68
 – неперіодичні 68
 – первинні періодичні 67
 – прямодіючі 133
 – середовища 66, 249
 – трофічні 270
 – умовні 67
 – фізичної природи 68
Фанерофіти 63
Фація 21
Фауна 218
Фенологія 90
Ферменти 395
Фосфор, кругообіг 349, 350, 448
Фотоавтотрофи 136
Фізіономічність 262
Філогенез 264
Фітоагрегації 257
Фітомеліоранти 471
 – типи 471
 – спеціальні 471
 – продуктивні 471
 – рудеральні 471
 – функції 471
 – – меліоративна 471
 – – інженерно-захисна 471
 – – сануюча 471
 – – рекреаційна 471
 – – етико-естетична 471
 – – архітектурно-планувальна 471
Фітомеліорація 121, 470
Фітонциди 134
Фітопланктон 323, 393
Фітосфера 404
Фітоценоз 257, 259
 – визначення 257, 259
 – ґрунт 263
 – динаміка 264
 – – добова 264
 – – сезонна 264
 – – різноліття 264
 – – стадійна 264
 – екологія 263
 – класифікація 265
 – клімат 263
 – людина 264
 – морфологія 260, 261
 – мікроорганізми 264
 – рельєф 263
 – систематика 265
 – склад 261
 – фауна 263
Фундаментальне середовище 66
Фітоценологія 259
 – визначення 259
 – історія 260
 – предмет і об'єкт дослідження 260
Фітофаги 312
Флористичний склад 260, 261
Флуктуація 45
Форезія 128
Фотоперіодизм 90
Фотосинтез 302, 319, 322, 376, 377
Фотосфера 404
Фтор, кругообіг 367, 368
Фульвова кислота 111
Хамефіти 63
Хелати 359
Хемоавтотрофи 136
Хемосинтезуючі бактерії 136
Хижак-жертва, взаємодія 202
 – класифікація хижаків 212, 213
 – – таксономічна 212, 213
 – – функціональна 212, 213
 – модель Лотки-Вольтерра 203, 205
 – модель рівноваги 209, 210
 – стабільність системи 207, 208
 – функціональна реакція 208
 – цикли 205
 – чисельна реакція 209
Хижацтво (органофагія) 128, 136, 202
 – вплив на популяцію жертви 202, 208
Хлор, кругообіг 365

- Хлороз 359, 361
Хлорофіл 359
- Цинк**, кругообіг 363
Ценокліп 249
Цикли, біохімічні 336, 337
– великий C_2 339
– малий C_1 339
- Час** переносу енергії 336
Червона книга 396
“Чорний ящик”, в моделюванні 395
Чиста продуктивність 280
- Швидкість** поширення життя 431
Швидкість реакції 145
Шумове забруднення 465
- Ярус** 233, 237
– крон 237
– приземний 239
– трав’яний 239
– чагарниковий 239
Ярусність 239, 262
Явище екологічне
– евритермізму 43
– капрофагії 219
– конкурентне виключення 194
– мутуалізму 43, 216
– паразитизму 43
– симбіозу 43
– співіснування 194, 195
– степотермізму 43
– стику 242
– фотосинтезу 441
– хлорозу 359

З М І С Т

В С Т У П	5
Розділ 1. ЕКОЛОГІЯ — ДИСЦИПЛІНА ПРИРОДНИЧА	8
1.1. ЕКОЛОГІЯ В СИСТЕМІ ПРИРОДНИЧИХ НАУК	8
1.1.1. Визначення, предмет і завдання екології	8
1.1.2. Галузі і підрозділи екології	12
1.2. ЕКОЛОГІЧНІ ЯВИЩА	15
1.2.1. Екологічні явища, стани та процеси	15
1.2.2. Екологічні стосунки (зв'язки)	17
1.3. ЕКОЛОГІЧНІ СИСТЕМИ ..✓.....	19
1.3.1. Поjęcia про екосистему	19
1.3.2. Моноцен	21
1.3.3. Демоцен	22
1.3.4. Плеоцен	23
1.4. ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКони	23
1.4.1. Основа екологічних законів	23
1.4.2. Зміст екологічних законів	24
1.5. МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ В ЕКОЛОГІЇ	27
1.5.1. Науковий метод	27
1.5.2. Методи дослідження систем	29
1.5.3. Техніка збору інформації	29
1.5.4. Техніка обробки інформації	32
1.5.5. Загальна схема вивчення екосистем	34
1.6. ПРОБЛЕМАТИКА ЕКОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ	37
Розділ 2. ІСТОРІЯ ЕКОЛОГІЇ	39
2.1. ВИНИКНЕННЯ ЕКОЛОГІЇ	39
2.2. ІСТОРІЯ ПРИРОДИ РОСЛИН І ТВАРИН	40
2.3. ВПЛИВ УМОВ СЕРЕДОВИЩА НА ОРГАНІЗМИ	41
2.4. ПОШИРЕННЯ ОРГАНІЗМІВ	43
2.5. ДОСЛІДЖЕННЯ ПОПУЛЯЦІЙ	45
2.6. ДОСЛІДЖЕННЯ БІОЦЕНОЗІВ	47
2.7. ДОСЛІДЖЕННЯ БІОГЕОЦЕНОЗІВ	49
2.8. ЕКОЛОГІЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ В УКРАЇНІ	50

Розділ 3. АУТЕКОЛОГІЯ	55
3.1. ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ ТА ЇХ КЛАСИФІКАЦІЯ	55
3.1.1. Поняття про екологічний фактор ✓	55
3.1.2. Спрямованість екологічних факторів	55
3.1.3. Вплив лімітуючих факторів на організм (Закон мінімуму)	56
3.1.4. Принцип екологічної толерантності	57
3.1.5. Ступені толерантності	59
3.1.6. Екологічна валентність виду та біоіндикація }	61
3.1.7. Поняття про біоморфи }	62
3.1.8. Земля як середовище життя	64
3.1.9. Класифікація екологічних факторів	66
3.1.10. Антропогенні фактори }	69
3.2. КЛІМАТИЧНІ ФАКТОРИ	71
3.2.1. Головні фактори клімату	71
3.2.1.1. Промениста енергія	71
3.2.1.2. Температура	71
3.2.1.3. Освітлюваність	72
3.2.1.4. Відносна вологість і опади	73
3.2.1.5. Екологічна класифікація кліматів	74
3.2.2. Поняття про мега-, мезо- і мікроклімат	76
3.2.2.1. Мезоклімат гірських ландшафтів	77
3.2.2.2. Поняття про мікроклімат лісу	79
3.2.2.3. Мікроклімат ґрунту	83
3.2.2.4. Горизонтальні та вертикальні градієнти Радчєска	83
3.2.3. Взаємодія клімату і рослинності	85
3.2.3.1. Світло як екологічний фактор	87
3.2.3.2. Температура як екологічний фактор	91
3.2.3.3. Повітря як екологічний фактор	97
3.3. ФАКТОРИ ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА	100
3.3.1. Фізичні властивості води	100
3.3.2. Хімічні властивості води	102
3.3.3. Вода як екологічний фактор	104
3.4. ЕДАФІЧНІ ФАКТОРИ	106
3.4.1. Особливість едафічного фактора	106
3.4.2. Структура і текстура ґрунту	107
3.4.3. Гуміфікація ґрунту	109
3.4.4. Ґрунтова вода і водний режим рослини	112
3.4.5. Ґрунтове повітря і повітряний режим ґрунтів	114
3.4.6. Тепловий режим ґрунту	115
3.4.7. Екологічні особливості хімізму ґрунтів	119
3.4.8. Роль рослинного покриву у ґрунтоутворювальному процесі	121
3.5. БІОТИЧНІ ФАКТОРИ	124
3.5.1. Біотичні фактори й явище коакцій	124
3.5.2. Гомотипові реакції	125
3.5.3. Гетеротипові реакції	127
3.5.3.1. Типи гетеротипових реакцій	127

3.5.3.2. Принцип конкурентного витіснення Гаузе	129
3.5.3.3. Екологічна ніша	129
3.5.3.4. Конкуренція і розвиток	132
3.5.3.5. Взаємовплив рослини	133
3.5.3.6. Вплив тварин на рослини	135
3.5.4. Фактори живлення	136
3.5.4.1. Корм і шляхи формування ланцюгів живлення	136
3.5.4.2. Якість корму	138
3.5.4.3. Кількість корму	142
3.5.5. Гомеостатичні реакції організмів	143
3.5.5.1. Поняття про гомеостатичні реакції	143
3.5.5.2. Реакція організму і негативний зворотний зв'язок	144
3.5.5.3. Швидкість реакції	145
3.5.5.4. Регулятори і конформісти	145
3.5.5.5. Аклімація, акліматизація і інтродукція	146
3.5.5.6. Зміна середовища і запасання їжі	147
3.5.5.7. Міграції та періоди спокою	148
Розділ 4. ДЕМЕКОЛОГІЯ (ЕКОЛОГІЯ ПОПУЛЯЦІЙ)	150
4.1. КОНЦЕПЦІЯ ЕКОЛОГІЇ ПОПУЛЯЦІЙ	150
4.1.1. Популяція як загальнобіологічна одиниця	150
4.1.2. Нерівноцінність популяцій	152
4.1.3. Ієрархія популяцій	153
4.2. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ	155
4.2.1. Поняття екологічної структури популяції	155
4.2.2. Чисельність і щільність популяції	155
4.2.3. Статеві і вікові структури популяції	156
4.2.4. Просторова структура популяції	160
4.2.5. Характер і розміщення організмів у популяції	160
4.2.6. Ізоляція і територіальність	161
4.2.7. Методи вивчення розміщення особин	162
4.3. ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙ	164
4.3.1. Динаміка чисельності. Популяційні фази	164
4.3.2. Народжуваність і смертність. Тривалість життя	174
4.3.3. Поліморфізм	180
4.3.4. Розселення	183
4.4. ВЗАЄМОДІЯ ОРГАНІЗМІВ ВСЕРЕДИНИ ПОПУЛЯЦІЇ І ЗА ЇЇ МЕЖАМИ	186
4.4.1. Взаємодія як двигун динаміки популяцій	186
4.4.2. Конкуренція	186
4.4.2.1. Внутривидова конкуренція	187
4.4.2.2. Міжвидова конкуренція	192
4.4.3. Хижацтво	202
4.4.3.1. Вплив хижаків на популяцію жертви. Модель Лотки–Вольтерра	203
4.4.3.2. Цикл хижак–жертва	205
4.4.3.3. Стабільність системи хижак–жертва	207
4.4.3.4. Функціональна і чисельна реакції	208
4.4.3.5. Модель рівноваги системи хижак–жертва	209

4.4.3.6. Рослинні тварини і популяції рослин	211
4.4.3.7. Таксономічна і функціональна класифікації хижаків	212
4.4.4. Паразитизм ✓	213
4.4.5. Алелопатія, або антибіоз	214
4.4.6. Позитивна взаємодія: комесалізм, протокооперація, мутуалізм	215
4.4.7. Редуценти і детритофаги	216
4.4.8. Косволюція	220
4.5. ПРОДУКТИВНІСТЬ І ЕНЕРГЕТИКА ПОПУЛЯЦІЇ	221
4.5.1. Потік енергії через популяцію	221
4.5.2. Продуктивність популяції	223
4.5.3. Експлуатація популяції	226
4.6. КОНЦЕПЦІЯ ДЕМОЦЕНУ І ПОНЯТТЯ ВИДУ	227
Розділ 5. БІОЦЕНОЛОГІЯ (СИНЕКОЛОГІЯ)	229
5.1. БІОЦЕНОЗ ЯК ПРИРОДНА СИСТЕМА	229
5.2. ВИЗНАЧЕННЯ БІОЦЕНОЗУ	230
5.3. КЛАСИФІКАЦІЯ БІОЦЕНОЗІВ	232
5.4. ВЛАСТИВОСТІ БІОЦЕНОЗІВ	234
5.5. СТРУКТУРА БІОЦЕНОЗУ	235
5.5.1. Просторова неоднорідність біоценозів	235
5.5.2. Вертикальна структура біоценозу	235
5.5.3. Горизонтальна структура біоценозу	242
5.5.4. Видове різноманіття	243
5.5.5. Розподіл видів за градієнтами середовища	247
5.5.6. Закономірності просторового розміщення угруповань	249
5.5.7. Екотоп і континуум	255
5.6. ФІТОЦЕНОЛОГІЯ – ВЧЕННЯ ПРО ФІТОЦЕНОЗИ	259
5.6.1. Морфологія фітоценозу	260
5.6.2. Екологія фітоценозу	263
5.6.3. Динаміка фітоценозу	264
5.6.4. Систематика та класифікація фітоценозів	265
5.6.5. Типи асоціації	266
5.7. БІОЦЕНОТИЧНА СТРУКТУРА УГРУПОВАНЬ	268
5.7.1. Принципи функціонування біоценозу	268
5.7.2. Трофічна структура біоценозів	269
5.7.3. Конкурентна структура біоценозів	282
5.7.4. Паратрофічна структура біоценозів	282
5.8. ДИНАМІКА БІОЦЕНОЗІВ	283
5.8.1. Типи сукцесій	283
5.8.2. Сингенетичні й епідоскогенетичні сукцесії	284
5.8.3. Екзогенетичні та гологенетичні сукцесії	285
5.8.4. Деградаційні сукцесії	285
5.8.5. Сукцесії в лісових біоценозах	288
5.8.6. Концепція клімаксу	289

Розділ 6. БІОГЕОЦЕНОЛОГІЯ (ЕКОСИСТЕМОЛОГІЯ)	290
6.1. ПОНЯТТЯ І ВИЗНАЧЕННЯ БІОГЕОЦЕНОЗУ	290
6.2. СТРУКТУРА БІОГЕОЦЕНОЗУ	295
6.3. ДИНАМІКА БІОГЕОЦЕНОЗУ	300
6.3.1. Енергетика біогеоценозу	301
6.3.1.1. Рух потоку енергії	312
6.3.1.2. Екологічне значення першого і другого законів термодинаміки	314
6.3.1.3. Потік енергії та продуктивність екосистеми	317
6.3.1.4. Потік енергії і продуктивність у кормових мережах	322
6.3.1.5. Потік енергії в популяції	328
6.3.1.6. Енергетична ефективність рослин і тварин	330
6.3.1.7. Визначення екологічної ефективності	333
6.3.2. Біохімічні кругообіги в біогеоценозі	336
6.3.2.1. Поняття про біохімічні цикли	336
6.3.2.2. Кругообіг вуглецю	341
6.3.2.3. Кругообіг кисню	342
6.3.2.4. Кругообіг води	344
6.3.2.5. Кругообіг азоту	345
6.3.2.6. Кругообіг фосфору	349
6.3.2.7. Кругообіг сірки	351
6.3.2.8. Кругообіг кальцію, калію, натрію і магнію	352
6.3.2.9. Кругообіг алюмінію	356
6.3.2.10. Кругообіг мікроелементів	358
6.3.2.11. Особливості кругообігу важких металів у лісових біогеоценозах	373
6.3.2.12. Кислі опади в біохімічному кругообізі лісових біогеоценозів	381
6.3.2.13. Алогенні (екзогенні) сукцесії в зоні атмосферних забруднень	384
Розділ 7. БІОСФЕРОЛОГІЯ (ГЛОБАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ)	390
7.1. ЕВОЛЮЦІЯ БІОСФЕРИ	390
7.2. СУЧАСНЕ УЯВЛЕННЯ ПРО БІОСФЕРУ	394
7.3. СТРУКТУРА БІОСФЕРИ	397
7.3.1. Ієрархія біосфери	397
7.3.2. Вертикальна структура біосфери	399
7.3.3. Горизонтальна структура біосфери	406
7.3.4. Основні екосистеми біосфери	414
7.3.4.1. Лісові екосистеми	416
7.3.4.2. Прісноводні екосистеми	416
7.3.4.3. Екосистеми Світового океану	417
7.4. ДИНАМІКА БІОСФЕРИ	418
7.4.1. Енергетика біосфери	418
7.4.1.1. Жива речовина і її енергія	418
7.4.1.2. Потоки енергії й енергетична класифікація екосистем	424
7.5. ГЕОХІМІЧНІ КРУГООБІГИ В БІОСФЕРІ	429
7.5.1. Геохімічне середовище і геохімія живих організмів	429
7.5.2. Кругообіг речовин і хімічних елементів	434
7.5.2.1. Кругообіг води	435
7.5.2.2. Кругообіг вуглецю	440
7.5.2.3. Кругообіг азоту	444

7.5.2.4. Кругообіг сірки	446
7.5.2.5. Кругообіг фосфору	448
7.6. НООСФЕРА Й УПРАВЛІННЯ БІОСФЕРОЮ	450
Розділ 8. ПРИКЛАДНА ЕКОЛОГІЯ	457
8.1. ЕКОЛОГІЯ І ЇЇ ПРИКЛАДНІ ГАЛУЗІ	457
8.2. ПРИРОДНИЧІ АСПЕКТИ	460
8.2.1. Екологічні основи охорони природи	460
8.3. ОХОРОНА І РАЦІОНАЛЬНЕ ВИКОРИСТАННЯ ПРИРОДНИХ РЕСУРСІВ	463
8.4. ЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ІНТРОДУКЦІЇ	468
8.5. БІОЛОГІЧНІ МЕТОДИ БОРОТЬБИ ЗІ ШКІДНИКАМИ	469
8.6. ФІТОМЕЛІОРАЦІЯ	470
8.7. ЕКОЛОГІЧНА ДІАГНОСТИКА	472
8.8. СОЦІАЛЬНІ АСПЕКТИ	474
8.9. ТЕХНОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ	477
ЛІТЕРАТУРА	480
ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК	481

НАВЧАЛЬНЕ ВИДАННЯ

КУЧЕРЯВИЙ
Володимир Панасович

ЕКОЛОГІЯ

ІБІНУС



623885

Редактор *Л.А.Азізян*

Художній редактор *Е.А.Каменщик*

Художнє оформлення

Р.Л.Різника, Г.С.Гінайло

Технічне редагування *С.Д.Довба*

Коректори *Р.Р.Гамада, К.Г.Логвиненко,*
М.Т.Ломеха, О.А.Тростянчин, Б.В.Павлів

Комп'ютерна верстка *Л.В.Гринчишин*

Здано на складання 14.06.98. Підп. до друку
11.01.2000. Формат 70x100¹/₁₆. Гарн. Кудряшов.
Папір офсетн. Офс. друк. Умовн. друк. арк.40,31.
Умовн. фарбовідб. 41,6. Обл.-вид. арк. 38,59. Вид.
№ 6. Зам. № 89-0.

Державне спеціалізоване видавництво "Світ"
при Львівському національному університеті.
79000 Львів, вул. Дорошенка, 41

Надруковано з готових діапозитивів
на Львівській державній книжковій фабриці "Атлас"
79005, м. Львів, вул. Зелена, 20.