НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
БІОРЕСУРСІВ І ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ

Л.І. Соломенко,
В.М. Боголюбов,
А.М. Волох

ЗАГАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ

Підручник

Друге видання, виправлене і доповнене

Київ
НУБІПУ
2018

УДК 504:168.522(0.75.8)
С **49**

Рекомендовано до друку Вченою радою Національного університету біоресурсів і природокористування України (протокол № 3 від 25.10.2017 р.)

Рецензенти:

Лисенко В.І. – професор, доктор біол. наук, проректор з науково-навчальної роботи Таврійського державного агротехнологічного університету, м. Мелітополь;

Мальований М.С. – професор, доктор техн. наук, завідувач кафедри екології і збалансованого природокористування Національного тех-нічного університету «Львівська політехніка», м. Львів;

Стародубцев В.М. – професор, доктор біол. наук, професор кафедри загальної екології та безпеки життєдіяльності Національного універ-ситету біоресурсів і природокористування України, м. Київ

Соломенко Л.І.

С 49 Загальна екологія : підручник / Л.І. Соломенко, В.М. Боголюбов, А.М. Волох ; вид. друге випр. і доп. – Херсон : ОЛДІ-ПЛЮС, 2018. – 352 с.

ISBN 978-966-289-218-5

У підручнику розглянуто найважливіші теоретичні питання і розділи з навчаль-ної дисципліни «Загальна екологія»: аутекологія, демекологія, синекологія, основи біосферології та елементи еволюційного вчення і прикладної екології. Вміщено практичні заняття та короткий термінологічний словник, які сприятимуть глиб-шому осмисленню теоретичного матеріалу, виробленню навичок його практич-ного застосування.

Буде корисним для студентів, що навчаються за екологічними, біологічними, технічними і лісотехнічними спеціальностями, а також для аспірантів, викладачів і всіх, небайдужих до актуальних питань екології і збереження довкілля.

УДК 504:168.522(0.75.8)

© Соломенко Л.І., Боголюбов В.М., Волох А.М., 2018
© НУБіП України, 2018

ISBN 978-966-289-218-5

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА 6

РОЗДІЛ І. ЕКОЛОГІЯ ЯК НАУКА 9
§1. Сучасна екологія: предмет, методи і структура 9
1.1. Етапи розвитку екології 11
1.2. Визначення, предмет і завдання екології 19
1.3. Структура сучасної екології 23
1.4. Методологічна основа екології 29
§2. Поняття про закони та принципи екології 35
§3. Біоекологічний підхід до рівнів організації живої матерії 38
Самостійні завдання до розділу І 43

РОЗДІЛ ІІ. ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ АУТЕКОЛОГІЇ 45
§4. Поняття про середовище існування 45
4.1. Наземно-повітряне середовище 46
4.2. Водне середовище 51
4.3. Ґрунт як середовище існування 55
4.4. Організм як середовище життя 63
§5. Екологічні фактори середовища 65
5.1. Класифікація екологічних факторів 66
5.2. Принцип лімітуючих факторів 71
5.3. Біотичні фактори 86
5.4. Антропогенні фактори 105
Самостійні завдання до розділу ІІ 106

РОЗДІЛ ІІІ. ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ ДЕМЕКОЛОГІЇ 110
§6. Поняття про популяцію 110
§7. Основні показники популяції 113
7.1. Динамічні показники популяції 114
7.2. Статичні показники популяції 119
7.3. Методи визначення чисельності популяції 128
§8. Динаміка чисельності популяції 130
8.1. Типи динамічних змін чисельності популяцій 132

§9. Екологічна ніша 133
Самостійні завдання до розділу III 137

РОЗДІЛ IV. ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ СИНЕКОЛОГІЇ 140
§10. Структура та властивості біоценозів 140
10.1. Видова структура 142
10.2. Трофічна структура 144
10.3. Просторова структура 149
10.4. Умови утворення біоценозу 150
§11. Вчення про екосистеми 153
11.1. Співвідношення понять „біогеоценоз" та „екосистема" 153
11.2. Складові компоненти екосистеми 157
11.3. Біологічний кругообіг в екосистемі 158
§12. Біопродукційний процес в екосистемі 162
12.1. Трансформація енергії в екосистемі. 162
Екологічні піраміди 162
12.2. Міграція ксенобіотиків у трофічних ланцюгах 169
12.3. Оцінка ефективності біосистеми 171
12.4. Принцип лімітування біопродукції 174
12.5. Генетичні фактори продуктивності 177
§13. Стійкість екосистем 180
13.1. Динаміка екосистем 180
13.2. Загальні принципи стійкості екосистем 182
Самостійні завдання до розділу IV 187

РОЗДІЛ V. ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ БІОСФЕРОЛОГІЇ 192
§14. Становлення біосфери та її характеристика 192
14.1. Еволюція біосфери 193
14.2. Жива речовина 204
14.3. Біогеохімічні кругообіги речовини в біосфері 208
14.4. Антропогенний вплив на біосферу 211
§15. Загальна характеристика основних природних екосистем 217
15.1. Характеристика природних екосистем суходолу 220
15.2. Загальна характеристика водних екосистем 247
15.3. Біологічні ресурси планети, шляхи їх збереження 252
§16. Екологічна діагностика стану довкілля 260

16.1. Основи екологічних досліджень 260
16.2. Можливості біоіндикації на різних рівнях організації живих організмів 268
Самостійні завдання до розділу V 275

ПРАКТИЧНІ ЗАВДАННЯ 278
ТЕМА 1. Екологія як наука. Предмет, об'єкт та основні завдання її вивчення 278
ТЕМА 2. Типи середовищ. Екологічні фактори середовища 280
ТЕМА 3. Ознайомлення з фітонцидними рослинами і виявлення можливості використання їх в інтер'єрі приміщення 283
ТЕМА 4. Вивчення і оцінка основних показників популяції 287
ТЕМА 5. Порівняльний аналіз флори в біоценозах 289
ТЕМА 6. Розв'язування екологічних задач 291
ТЕМА 7. Розрахунок коефіцієнта екологічно-відповідних умов проживання людини 296
ТЕМА 8. Оцінка рівня забруднення автотранспортом атмосферного повітря чадним газом (CO) розрахунковим методом 303

СЛОВНИК ЕКОЛОГІЧНИХ ТЕРМІНІВ 311

ВИКОРИСТАНА І РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА 327

ДОДАТКОВИЙ ІНФОРМАЦІЙНИЙ МАТЕРІАЛ 330
Додаток А. Основні закони аутекології 330
Додаток Б Основні закони синекології 332
Додаток В. Основні закони екології великих систем 335
Додаток Д. Червона книга України 339
Додаток Е. Зелена книга України 342
Додаток Ж. Екологічні нормативи та стандарти якості навколишнього середовища 345
Додаток З. Адреси сайтів в INTERNET за екологічною тематикою 351

ПЕРЕДМОВА

Навчальна дисципліна „Загальна екологія” забезпечує формування базових екологічних знань, основ екологічного мис-лення професійного фахівця, здатного не тільки грамотно, нау-ково-обґрунтовано користуватися, але й захищати природу, здійснювати вагомий внесок у формування масової екологічної свідомості населення, набувати необхідних умінь для прийняття правильних відповідних рішень, тощо.

Сьогодні для забезпечення дисципліни „Загальна екологія” в Україні найбільш відомими і вживаними є навчальні посіб-ники „Основи загальної екології” (Білявський Г.О., Падун М.М., Фурдуй Р.С.) [1],

„Загальна екологія” (Ю.А. Злобін та Н.В. Кочубей) [5], а також підручники „Загальна екологія” (В.П. Кучерявий) [7] та „Загальна екологія та неоекологія” (В.Ю. Некос, Т.А. Сафранов та ін.) [8].

Даний підручник методологічно відрізняється від вже існу-ючих, при цьому, представлений матеріал інформаційно від-повідає головним складовим загальної екології як теоретичної екології, де кожен наступний розділ в ієрархічному порядку представляє певний рівень біотичної системи, яку вивчає дис-ципліна „Загальна екологія”. Послідовне застосування методоло-гії системного підходу дозволяє отримати цілісне уявлення про екологічні процеси, зрозуміти логіку розвитку як окремих біос-истем, так і екосистеми в цілому, зрозуміти загальні закономір-ності речовинно-енергетичних та інформаційних процесів, які забезпечують гомеостаз екосистем та біосфери в цілому.

Підручник розрахований на студентів класичних, технічних, аграрних та інших ВНЗ III і IV рівнів акредитації природничих спеціальностей, де читаються дисципліни „Загальна екологія” або „Екологія”. Методично це відображається в розподілі авто-рами інформаційного матеріалу як основного, так і під рубри-

ками „Додаткова інформація”, „Зверніть увагу” та „Цікаво”. Автори в посиланнях наводять більш розширену інформацію про видатних вчених-екологів, чиї праці стали вагомим внеском
у розвиток екології як науки.

В кінці кожного розділу студентам пропонуються для самоконтролю знань самостійні завдання, питання та тестові завдання. Пропонуються також практичні завдання до кож-ного розділу, які можуть бути використані під час практичних занять, а також термінологічний словник і додаткова інформа-ція у вигляді додатків, що сприятимуть глибшому осмисленню теоретичного матеріалу, виробленню навичок його практичного застосування.

Підготовка авторами матеріалу підручника була розподі-лена таким чином: Соломенко Людмила Іванівна, доцент, кан-дидат біологічних наук – Розд. I (§1, п. 1.1, 1.3; §2; §3), Розд. II,
Розд. III (§6; §7; §8), Розд. IV, Розд. V ((§14, п. 14.2; §15; §16, п. 16.2), „Практичні завдання” та „Самостійні завдання”; Боголюбов Володимир Миколайович, професор, доктор педагогічних наук, завідувач кафедри загальної екології та безпеки життєдіяльності Національного університету біоресурсів та природокористу-вання України – „Передмова”; Розд. I (§1, п. 1.2, 1.4), Розд. II (§5,
п. 5.4), Розд. IV (§11, п. 11.2; §12, п. 12.1), Розд. V (§14; §16); Волох Анатолій Михайлович, професор кафедри екології та охорони навколишнього середовища Таврійського агротехно-логічного університету – Розд. I (§1, п. 1.1), Розд. II (§4, п. 4.3, §5, п. 5.3), Розд. V (§14, п. 14.3 §15, п. 15.1).

Автори висловлюють подяку науковим рецензентам підруч-ника – директору Мелітопольського інституту екології і соціаль-них технологій університету „Україна”, професору, доктору біо-логічних наук Лисенку Валерію Івановичу; завідувачу кафедри екології і збалансованого природокористування Національного технічного університету „Львівська політехніка”, професору, доктору технічних наук Мальованому Мирославу Степановичу

та професору кафедри загальної екології та безпеки життєді-яльності Національного університету біоресурсів і природо-користування України, професору, доктору біологічних наук Стародубцеву Володимиру Михайловичу за цінні поради та зауваження, що були висловлені у процесі роботи над підруч-ником.

РОЗДІЛ І
ЕКОЛОГІЯ ЯК НАУКА

§1. СУЧАСНА ЕКОЛОГІЯ: ПРЕДМЕТ, МЕТОДИ І СТРУКТУРА

Термін „екологія” (від грецького *oekos* – дім, помешкання і *logos* – слово, закон) ввів у науковий вжиток німецький зоо-лог і натураліст Ернст Геккель (E. Haeckel, 1834–1919)[1] в праці „Загальна морфологія організмів”. Так він у 1866 році назвав „науку, яка вивчає відносини між живим організмом та тим природним середовищем, де він перебуває”. Отже, у широкому розумінні, екологія це наука, яка цікавиться організацією при-роди та її механізмів, а також взаємодією її складових. Геккель розглядав екологію як „знання суми відносин організмів з оточуючим світом, з органічними і неорганічними умовами існування”.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Для порівняння, термін „*економіка*” (має той же корінь *oikos*, і *nomos* – порядок, закон) означає систему господарювання (в домі, де мешкає людина), а термін „*екологія*” – наука про дім. Тобто, за визначенням, економіка мала б бути складовою екології, а не навпаки. Сучасний стан речей свідчить про те, що людина настільки розширила сферу свого впливу, що захопила практично все природне середовище.

[1] Молодий професор Ієнського університету Ернст Геккель у 1860 р. познайомився з «Походженням видів» Ч. Дарвіна і ця книга відразу захопила його. Вже через шість років він видає найважливішу працю свого життя «*Загальна морфологія організмів. Загальні основи науки про органічні форми*» (Haeckel E. Generelle Morphlogie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der Organischen Formen-Wissentschaften, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz-Theorie. Berlin, 1866. – Bd. I «Allgemeine Anatomie der Organismen». – 574 S.; Bd. II «Allgemeine Entwickelungsgeschichte der Organismen». – 462 S. Саме в цій праці Е. Геккель запровадив у вжиток термін «екологія», який не відразу ввійшов до наукового лексикону.

Слід відразу вказати на необхідність відрізняти екологію, як науку від „екологізму”[2] – поняття, що узагальнює цілу низку видів діяльності і навіть філософських концепцій, які можна розглядати як більш чи менш віддалені „плоди справжньої” еко-логії. На жаль, останнім часом термін „екологія” часто поєдну-ється з терміном „довкілля”, що істотно його звужує і збіднює, а також спричиняє небажану плутанину й непорозуміння.

Термін „навколишнє середовище” або „довкілля” (англ. – „environment”) використовується екологами вже більше 50 років для позначення всієї сукупності живих і неживих компонентів, які визначають умови життя всіх рослинних і тваринних орга-нізмів. Це напрям дуже влучно пояснюється англійськими вче-ними: „Екологія вивчає організми та середовище їхнього існу-вання, тому дуже важливо зрозуміти зв’язок між ними”[3].

Термін „довкілля” став поєднуватися з багатьма дисциплі-нами, наприклад, з медициною, соціологією, географією і навіть політикою. Слід також розрізняти довкілля, у його найширшому значенні, як середовище мешкання всіх рослин і тварин, і люд-ське довкілля, що об’єднує абіотичні й біотичні фактори, які спричинюють певний вплив на Людину.

Екологія є одночасно новою точкою зору і синтезуючою нау-кою[4]. З цього подвійного твердження випливає, що вона, з одного боку, є „новим поглядом” на природу, який повинен пронизувати все навчання та виховання дітей і молоді на всіх існуючих рів-нях і, з другого боку, вона перетворюється на продуктивну між-дисциплінарну науку.

---

[2] **Екологізація** – процес неухильного і послідовного впровадження систем технологіч-них, управлінських та інших рішень, що дають змогу підвищувати ефективність використан-ня природних ресурсів з одночасним збереженням або поліпшенням природного середовища на всіх рівнях. Екологізація науки, культури, всіх видів людської діяльності – найважливіша вимога сучасності, один з головних чинників гармонійного розвитку людства.

[3] Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология: особи, популяции и сообщества: В 2 т. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.

[4] В побуті, як правило, термін «екологія» пов’язують переважно з проблемами забруднень довкілля, що, безумовно, не відповідає змісту сучасної екології.

1.1. Етапи розвитку екології

Бурхливий розвиток екології останніми десятиліттями сприяв надзвичайно глибокому оновленню цієї дуже давньої царини знань.

Перший етап (стародавній, підготовчий) – до 1866 року. Не буде перебільшенням стверджувати, що екологія як галузь знань „існувала завжди". Первісна людина померла б від голоду без необхідних знань про особливості поведінки дичини, якби не мала отриманого від предків і набутого самостійно досвіду „взаємовідносин з довкіллям". У наукових працях учених усіх давніх цивілізацій зустрічається чимало цікавих даних про вплив на рослини і тварин кліматичних змін, про особливості відомих їм живих організмів, ознаки пристосування до умов середовища проживання тощо. Екологія має довгу передісторію. Г.В. Нікольський[5] (1956), проаналізувавши індійську поему „Рамаяна" і епос „Макабхарата" (VI – II вв. до н.е.), відмітив, що

у них наведені свідчення про спосіб життя ~50 тварин. Є цікаві дані про їх місцеперебування, харчування, розмноження, добову активність, поведінку у зв'язку впливом природних чинників – випадіння дощів, пересихання водойм, зміною рослинності.

Одним із перших дослідників стану навколишнього середо-вища давньогрецький вчений Аристотель[6] (384 – 332 р. до н.е.)
у рукопису „Історія тварин" класифікував останніх за способами існування (водні, сухопутні, а серед перших – цілковито водні та ті, що мешкають та харчуються у воді, але дихають повітрям і народжують малюків на суходолі, окремо – представники річок, озер і боліт) та за типом руху (плавання, хода, політ, повзання),

[5] Никольский Г.В. Сведения по экологии животных в индийском эпосе «Махабхарата» и «Рамаяна» // Вопр. истории естествознания и техники. – 1956. – Вып. 2. – С. 146-154.

[6] Арісто**[illegible]**тель – давньогрецький вчений-енциклопедист, філософ і логік, засновник кла-сичної (формальної) логіки. Він був одним із найвизначніших енциклопедистів, відомих люд-ству. Заклав основи біології, фізики, етики, логіки, психології, соціології.

Генеральна конференція ЮНЕСКО проголосила 2016 рік ювілейним роком Арістотеля.

а також за місцеперебуванням). Вважається, що його учень Теофраст (371 – 287 р. до н.е.) у своєму трактаті „Дослідження про рослини" обґрунтував методологічні вимоги до вивчення будови і різних процесів життєдіяльності організмів, є основоположни-ком застосування методів аналізу в екологічних дослідженнях.

Епоха Відродження сприяла подальшому розвитку наук про природу. Роджер Бекон (1214–1294) з'ясував, що живі та неживі тіла побудовані з одних і тих самих матеріальних частинок, а живі істоти залежні від навколишнього середовища. Відомий енциклопедист середньовіччя Альберт Великий[7] (1206–1280) висунув ідеї про зміни рослин під впливом факторів сере-довища і розкрив питання переходу рослин з дикого стану у культурний.

На початку XVII ст. Антон Ван Левенгук (1632–1723) винайшов мікроскоп, що дало змогу вивчити будову не лише бактерій і клітин крові, але й харчові ланцюги та регулювання чисельно-сті популяцій. Ці дослідження у подальшому розвинулися у най-важливіші розділи сучасної екології. Праця Жорж-Луї Бюффона (1707-1788) „Природнича історія" підводить до думки про єдність рослинного і тваринного світів та їхній взаємозв'язок із середо-вищем існування. Цьому вченому також належить ідея щодо історичної мінливості рослин і тварин та впливу людської діяль-ності на причини змін клімату.

Видатний шведський природознавець Карл Лінней (1707– 1778) у своїх працях („Система природи", „Філософія ботаніки") показав вплив природних умов на різноманітність живих орга-нізмів, запропонував систематику рослин та заклав основи сис-тематичного підходу в екологічних дослідженнях. У своїй книзі „Філософія зоології" французький природознавець Жан-Батист Ламарк (1744-1829) виклав результати дослідження впливу умов

[7] (лат **Святий Альбе◆рт Вели◆кий**. *Albertus Magnus*, бл. 1193 – 15 листопада 1280) – німець-кий католицький теолог, філософ і природознавець, чернець- домініканець, автор філософ-ських творів («Про причини та про виникнення загального») і природничо-наукових трактатів про мінерали, рослини, тварин.

середовища на пристосованість тваринних організмів, що дало змогу пояснити вплив середовища на живі організми.

Початковий період становлення екології умовно закінчився у1866 році, пропонуючи „свою екологію", Е. Геккель мав на увазі не лише поглиблення таких досліджень, а й перехід до пошуків і формулювання основних законів взаємодії живого з довкіллям, а відтак, – до використання їх на практиці.

На ***другому етапі*** (до 30-х років XX ст., аутекологічний) вчені переважно спиралась на визначні праці Ч. Дарвіна, О. Гумбольдта[8], Е. Геккеля та інших видатних дослідників і зосе-реджували свою увагу на дослідженні впливу фізичних (темпе-ратура, світло тощо) і хімічних (склад води та ін.) факторів на життєдіяльність окремої особини чи цілого виду.

Екологія довго розвивалася як частина біології – загального уявлення про світ живого. Не виокремлюючись істотно з неї, за сотню років вона тричі змінила свою *парадигму* (вихідний прин-цип, основу міркувань і досліджень). Тимчасово екологія зву-жується до *аутекології* (екології особини), що тоді було певною перевагою, а не вадою.

Російський зоолог Карл Рульє[9] створив концепцію еколо-гії тварин і таким чином дав поштовх розвитку екологічного напряму у всій біологічній науці. Своїми працями вчений пока-

[8] **Гумбольдт Олександр Фрідріх Вільгельм фон** (*Humboldt A.*, 1769-1859) славетний німецький натураліст, фітогеограф, один з найвидатніших за всю історію учений-мандрівник. У багатотомному виданні «Космос» О. Гумбольдт звернув увагу на те, що рослини трапляються у складі певних угруповань, а за схожих кологічних умов, виникають і схожі фітоценози. Він та-кож відкрив взаємозв'язок між широтою і висотою над рівнем моря, показавши, що під'йом в гори в тропіках аналогічно мандрівці на північ (або на південь) від екватору. Одним з перших дійшов висновку про необхідність синтезу наук при дослідженні природного комплексу, що включає живі й абіотичні елементи, пропагував ідею цілісного вивчення природи, с формував поняття про «фізіологічні типи» рослин.

[9] **Рульє Карл (Шарль) Францевич** (1814-1858) – професор Московського університету, автор знаменитої праці «*Життя тварин по відношенню до зовнішніх умов*». Поряд з А. Гумбольдом К.Ф. Рульє є одним із перших фундаторів системного дослідження природи, носіями та полум'яними пропагандистами ідей цілісного світосприймання. Рульє- теоретик не залишив узагальнюючої праці з повним викладенням своїх поглядів, які багато в чому передбачили основні положення екології, що виникла через десятиліття. Вихідним теоретичним положен-ням, що мало визначальне значення для розвитку екологічних ідей Рульє, був принцип тісного взаємозв'язку організму з навколишнім середовищем і їх безперервного розвитку.

зав можливість практичного використання екологічних знань, зокрема у сільському господарстві.

Вчені цього періоду використали всю могутність наукового методу досліджень, додавши до загального ознайомлення і спо-стережень обмірковані наперед порівняно точні *досліди з вар-тими довіри результатами* (наприклад, про вплив мінеральних добрив на розвиток рослин і кінцевий урожай). Ці праці послу-жили поштовхом до синтезу даних геології, геоботаніки, гідроло-гії, ґрунтознавства, кліматології багатьма наступними вченими.

Упродовж XIX та початку XX століття розвиток спеціальних аналітичних наук сприяв накопиченню фактичних даних, без яких було б неможливим формування екології як сучасної син-тетичної науки. Було встановлено, що живі організми своїм існу-ванням та розвитком найтіснішим чином залежні від природного середовища. Аутекологія тварин та рослин в першій половині
XX століття стала повноправною науковою дисципліною. Екологи тих часів були малопомітними представниками „чистої науки". Громадськість мало цікавилася їхніми спостере-женнями, дослідами і науковими працями. Вперше на екологів звернули увагу у зв'язку з їх спробами „зберегти природу", ство-рити захищені зони і національні парки для порятунку рослин
і тварин, яким загрожувало зникнення. Завдяки підтримці жур-налістів і частини політиків їм таки дещо вдалося, адже з'яви-лися не лише перші заповідники, але й закони і правила щодо рибальства і полювання.

Третій етап (1930–1970 рр.) – син екологічний, був порівняно нетривалим і стосувався дослідження великих груп організмів (популяцій та їх об'єднань) під кутом аналізу взаємодії окремих особин і популяцій різних видів істот. Прикладом є проблема взаємовпливу хижаків та їхньої здобичі, видів – продуцентів (зелених суходольних рослин, водоростей тощо) і видів – спожи-вачів (комах, тварин, риб тощо). Лідером серед усіх царин еколо-
гії стала *популяційна екологія* або *демекологія*.

Великою заслугою цього етапу розвитку екології є залучення такого могутнього інструменту, як вища математика[10] (насампе-ред диференціальних рівнянь). Вперше екологи дістали змогу теоретично моделювати розвиток подій у живому довкіллі, робити передбачення (на жаль, надто спрощені й не досить точні). У науковому пізнанні укорінюється *системний підхід* до дослідження різних об'єктів. Принципи системності простежу-ються у працях Карла Людвіга фон Берталанфі (загальна теорія систем), Клода Бернара (вчення про гомеостаз). Саме в цей період вводяться у вжиток поняття „екосистема", „біогеоценоз", форму-люються основні екологічні закони.

До найвизначніших екологів цього періоду належать такі зару-біжні вчені, як Г. Бердон-Сандерсон, Ч. Елтон (Англія); С. Форбс, В. Шелфорд (США); вітчизняні Д. Кашкаров, А. Парамонов, С. Сєверцев, В. Сукачов та ін.

В 1942 р. у США молодий гідробіолог Роберт Ліндеман видав книгу „Трофіко-динамічний напрямок у екологічних дослі-дженнях".

Незважаючи на військовий час, вона була перевидана в 1943 р. в СРСР. Її суть полягає в тому, що біотичне співтовариство – це єдине ціле з неорганічним субстратом, у якому від одного трофіч-ного рівня до наступного передається 10-20 % енергії.

Попри всі досягнення, екологічні дослідження цього етапу ще не виходять за межі біоекологічних, оскільки проблем самої людини і взаємозв'язків її з природою вони майже не торкалися.

Четвертий етап (1970 р. – дотепер, сучасний) розпочався, коли домінуючим стало уявлення (сучасна парадигма) про „*пов'язаність усього з усім*". Було, хоч і з запізненням, усвідом-лено необхідність одночасного і якнайточнішого врахування як взаємодії між собою та з речовинним довкіллям усіх видів і варі-

[10] **Вольтерра Віто** (*Volterra Vito*) (1860-1940) – італійський математик, автор загальновідо-мої класичної математичної моделі конкуренції та хижацтва («*Математична теорія бороть-би за існування*», 1926). Він був наймолодшим сенатором Італійського королівства, борцем з фашизмом та єдиним із сенаторів, хто голосував проти передачі всієї повноти влади Муссоліні.

антів живого довкілля, так і змін природного середовища внаслі-док розвитку сфер Землі і впливу на нього людської діяльності.

Необхідність такого розширення сфери екологічних досліджень розуміли й раніше окремі видатні вчені, які задовго до початку четвертого етапу вели дослідження на „синекологічному" рівні.

Серед таких геніїв – наш земляк, нащадок запорізьких коза-ків Володимир Іванович Вернадський (1863–1945)[11], який був першим керівником і співзасновником Академії наук України,
а також засновником кількох сучасних наук (геохімії, біогеохі-мії, радіогеології та ін.). Великий внесок у природознавчі дослід-ження зробили його сучасники фітоекологи Г. Висоцький (1838– 1940) та П. Погребняк (1900–1976).

Відкриття В.І. Вернадського посідають особливе місце в історії екології. Він довів наявність широкомасштабного впливу живих організмів на абіотичне середовище. У той період, коли наукова громадськість вже була підготовлена до цілісного бачення при-роди, він своєчасно запропонував вчення про біосферу як про одну з оболонок Землі, що визначається присутністю живої речо-вини. В. І. Вернадський вперше ввів у методологію вивчення біосфери кількісний підхід, що дозволило об'єктивно оцінити масштаби біогеохімічного кругообігу речовин.

Не можна не згадати й англійця А. Тенслі[12], який у 1935 р. запропонував у вжиток поняття „екосистема", узагальнивши

---

[11] **Вернадський Володимир Іванович** (28.02.1863-06.01.1945) – в відомий геохімік, фундатор вчення про біосферу та ноосферу. Народився 28 лютого 1863 року в сім'ї професора економі-ки й історії Київського і Московського університетів. З травня 1918 року працював у Києві над створенням Всеукраїнської Академії наук та в галузі освіти. 27 жовтня 1918 року на першому засіданні Української Академії наук обраний її президентом. В 1926 р. в монографії «*Биосфера*» викладено вчення про біосферу, встановлено функції живої речовини, її геохімічну роль та значення у формуванні сучасного вигляду нашої планети. Серед його основних наукових робіт: «*Жива речовина*» (1920), «*Нариси біохімії*» (1924); «*Історія природної води*» (1933-1936) та інші.

[12] **Тенслі Артур Джордж** (*Tansley Arthur G.*, 1871-1955) англійський ботанік, на противагу концепції надорганізму Клементса запропонував концепцію екосистеми. В журналі «*Ecology*»
в 1935 р. була опублікована його стаття «*Використання і зловживання концепціями і термінами науки про рослинність*». Ця праця увійшла в історію екології: в ній вперше було запропо-новано та визначено поняття «екосистема». У 1913 р. він був визнаним лідером англійських екологів і фітоценологів, якого згодом обрали першим президентом Екологічного товариства Великобританії.

розпочаті ще до нього поглиблені дослідження характеристик екосистем (ланцюгів живлення і пірамід мас та енергій, ролі продуцентів, консументів і редуцентів тощо).

Розвиток екосистемного аналізу привів до появи вчення про біосферу. Сам термін „біосфера" запропонував австрійський гео-лог, професор геології Віденського університету **Зюсс Едвард**[13]. Зюсс писав: „…як на Сонці виділяють концентричні оболонки, так, напевно, і на Землі можна відрізнити оболонки, з яких кожна знаходиться у численних зв'язках з іншими… (біосфера) простягається тепер як над сухою, так і над вологою поверхнею".

Синекологія – вчення про взаємодію популяцій між собою і найближчим довкіллям – швидко поступилася першістю *гло-бальній екології*, об'єктом вивчення якої є вся біосфера (точ-ніше – система, що складається з живих істот, включаючи все людство, і навколишнього середовища). Водночас виникли і почали стрімко розвиватися десятки (!) галузей, розділів, підроз-ділів сучасної екології. Не лише становлення а й поділ та най-менування цих вужчих чи вузьких напрямків екології трива-ють безперервно. Одні фахівці стверджують, що їх налічується близько 50, інші обґрунтовано доводять, що набагато більше. Проте для нас важливішою є та обставина, що серія грандіозних техногенних екологічних катастроф післявоєнного періоду під-готувала ґрунт для належного сприйняття монографій амери-канського вченого Юджина Одума[14] у 70–90 роках XX ст. (найвідо-міша – двотомна „Екологія") і перетворення екології на важливу

[13] **Зюсс Едвард** (*Suess E.*, 1831-1914) запропонував поняття «біосфера»у своїй праці «Виникнення Альп» (1875).

[14] **Одум Юджин** (*Odum Eugene P.*, 1913-1991). Всесвітньо відомий американський еколог, належить до династії знаменитих екологів, автор низки найпопулярніших у світі підручників з екології. Прізвище Одум добре відомо і в США, і в усьому світі. Наукову діяльність Ю. Одум розпочав як орнітолог, хоча вже одна з перших його публікацій стосувалася теоретичних конструкцій і називалась «*Концепція біому стосовно до розподілу північноамериканських птахів*» (1945). Ще в 1954 р. він опублікував підручник «*Основи екології*». У 1998 р. побачила світ ос-тання монографія Ю. Одума «*Екологія. Міст між наукою і суспільством*», у якій він стає до лав «інвайроменталістів» : «...екологія – інтегруюча наука, що має величезний потенціал для створення мосту між наукою і суспільством, що й підкреслював новий підзаголовок».

для практики науку й гасло, заклик до подолання значної частини загроз існуванню людства.

Середина та друга половина XX століття ознаменувалися проведенням широкого фронту екологічних досліджень, в яких помітне місце займають і екологи України. Перший нау-ковий центр екологічних досліджень в Україні був створений у 1930 році при Інституті зоології і ботаніки Харківського дер-жавного університету. Це був лише сектор екології, який очо-лив В.В. Сташинський (1930–1940). Він раніше всіх підійшов до ідеї біогеоценозу, його праця „До розуміння біоценозу" створена у 1933 році є класичною в галузі вивчення зв'язків між організ-мами в ценотичних системах. Ще за 10 років до В.М. Сукачова[15] (1880–1967) вчений підійшов до ідеї біогеоценозу як функціо-нальної єдності біоценозу та абіотичних факторів.

Світове визнання отримали дослідження таких українських вчених, як Підоплічко І.Г., Погребняк П.С., Стопка С.М., Гринь Ф.А., Воробйов Д.В. Досліджував штучні ліси України Бельгардт О.Л. (1971); вчення про лісові підстилки та їх екологічну значущість створив Травлєєв А.П. (1980-1985).

Академік М.Г. Холодний (1882-1953) зробив значний внесок у розробку методик дослідження мікробного населення ґрунтів та водоймищ, у розвиток екологічного напрямку в мікробіології.

У сучасний період в Україні широке визнання отримали праці з проблем загальної екології та захисту біосфери акаде-міків Шеляг-Сосонка Ю.Р. (1999), Голубця М.А. (2003). Академік К.М. Ситник увів у науковий обіг поняття „інвайронменталізм" і започаткував новий напрям вивчення навколишнього сере-довища – інвайронментологію. Завдяки турботам К.М. Ситника

[15] **Сукачов Володимир Миколайович** (1880-1967) російський біогеоценолог, розробив вчення про рослинні угруповання – фітоценози. Фундатор вчення про біогеоценози (1940). На-укова діяльність В.М. Сукачова, який тривалий час був лідером російських геоботаніків і еко-логів, розпочалася наприкінці 19 ст. Головна його заслуга полягає у створенні біогеоценології
– системної науки про структуру і динаміку біогеоценозів. Слід відзначити, що наукова школа Сукачова виявилась досить консервативною і не змогла розвинути це вчення, наповнивши його енергетичним змістом, як це було зроблено в екології.

було створено два біосферних заповідники. Всій науковій і природоохоронній громадськості відомі його монографії, підруч-ники та довідник з екології, охорони довкілля, біосферології та ноосферології. Протягом багатьох років академік очолював Національний комітет України з програми ЮНЕСКО „Людина і біосфера". Чимало зусиль учений доклав до створення Червоної книги України як редактор її першого видання (1980), а також публікацій наукової спадщини академіка В. І. Вернадського – творця вчення про біосферу.

У головних наукових центрах України в Києві, Львові, Дніпропетровську ведуться активні розробки складних еколо-гічних проблем, відкрито Інститут екології Карпат. Радіоекологи України (академіки Гродзинський Д.М., Гудков І.М., Прістер Б.С., професор Кутлахмедов Ю.О. та ін.) зробили вагомий внесок у роз-робку методів оцінки рівня радіоактивного забруднення великих територій та зниження екологічних збитків від наслідків аварії на ЧАЕС. Професор В.С. Крисаченко зробив вагомий внесок у дос-лідження системи „людина-природне середовище" з точки зору філософських проблем. Є.М. Кондратюк у 1970-1980 рр. розробив методи рекультивації териконів Донбасу.

1.2. Визначення, предмет і завдання екології

Хоча термін екологія введений тільки в 1866 році, історія становлення екології як науки налічує кілька тисяч років. Ще на піра-міді Хеопса було знайдено надпис „Люди загинуть від невміння користуватись силами природи і від незнання істинного світу". Вже в ті далекі часи людина замислювалась над явищами при-роди і розуміла, що вона є лише маленькою її частинкою.

З часів Е. Геккеля поняття „екологія" постійно змінювалося (табл. 1), його значення то розширювалося, то звужувалося. До середини XX ст. екологія здобула статус науки про організацію

Таблиця 1

Визначення екології як науки

Автори	Роки	Версія визначення
Ернст Геккель	**1869**	Під екологією ми розуміємо суму знань, що відноситься до економіки природи: вивчення всієї сукупності взаємовідносин живого з навколишнім середовищем, як органічним, так і неорганічним…
Чарльз Елтон	**1927**	Екологія є дослідженням тварин і рослин у зв'язку з їхнім способом і середовищем проживання (замість слів "тварини і рослини" краще вживати слово "організми", тому що зараз виділяються й інші категорії організмів – гриби, бактерії – які не належать до рослинного або тваринного світів).
Юджин Одум	**1975**	Екологія – це біологія навколишнього середовища
	1980	Екологія – міждисциплінарна галузь знань про устрій і функціонування багаторівневих систем у природі і суспільстві в їх взаємозв'язку.
	1986	Сьогодні екологія сформувалась у принципово нову інтегральну дисципліну, яка зв'язує фізичні та біологічні явища і створює міст між природничими і суспільними науками.
В.Д. Федоров	**1980**	Екологія вивчає сукупність живих організмів, які взаємодіють один з одним і утворюють з навколишнім середовищем певну єдність (систему), в межах якої здійснюються процеси трансформації енергії і речовини.
Едвін Кребс	**1985**	Екологія – це наукове дослідження взаємодій, що визначають поширення і кількість організмів.
М.Ф. Реймерс	**1992**	Сучасна екологія – новий розділ знання, наука про виживання в навколишньому середовищі, фундаментальна основа для природоохоронного знання...

Автори	Роки	Версія визначення
М.М. Моісеєв	**1995**	Перед людством на весь зріст піднімається проблема виживання – центральна проблема сучасної науки. Дисципліна, яка вивчає її, носить назву екологія.
В.С. Крисаченко	**1998**	Найкраще екологію визначити як науку про взаємини біосистем з природним довкіллям, котре визначає просторові та часові параметри їх існування та розвитку, наскільки ефективно та повно будуть реалізовані всі соціальні функції екології: гносеологічна, освітня, інформативна, світоглядна, естетична, етична...

і функціонування надорганізмених біологічних систем усіх рів-нів. Проте в останні десятиріччя, коли під впливом агресивно-технократичної природопідкорювальної діяльності людини почала активно розвиватися глобальна екологічна криза й існу-вання цивілізації опинилося під загрозою, екологія значно роз-ширила коло своїх наукових і практичних завдань.

В англомовних країнах термін „екологія" має обмежене значення. Під цим терміном розуміють таку галузь знань як загальна екологія, а наука, що вивчає діяльність людини в галузі охорони довкілля називається „*environmental science*" або *енвайронментологія* (від *енвайронмент* – довкілля). Це зумовлює деякі розбіжності як при тлумаченні термінів різними вченими, так і при перекладі англомовних текстів.

Екологія перетворилася на комплексну фундаментальну і прикладну науку, головним завданням якої стало збереження життя і цивілізації на планеті, а в центрі уваги залишаються живі організми і, зокрема, людина.

На початку XXI ст. поняття „екологія" досягло найвищого політичного рівня і екологічний імператив (сукупність обмежень) став набувати визначального значення при формуванні шляхів розвитку матеріального виробництва та духовної культури.

У науковій і навчальній літературі останнього десятиліття можна знайти не один десяток понять екології, що визначають її як науку і як навчальну дисципліну, але далеко не всі вони об'єк-тивно відображають її сучасну сутність і значення.

Сучасне визначення *екології як науки про взаємовідносини живих організмів між собою та навколишнім середовищем* у різних вчених дещо відрізняється, проте висновок їх зводиться до того, що екологія перетворилась на комплекс фундаментальних і прикладних дисциплін.

Екологія як наука розглядає об'єкти довкілля, як системні ланки, члени яких знаходяться в тісному взаємозв'язку і взаємо-залежності. З цього випливає необхідність обліку безлічі факто-рів при аналізі тих чи інших екологічних явищ і тим більше при плануванні будь-яких втручань в екосистеми.

Отже, **екологія** – це наука про середовище нашого існування, його живі і неживі компоненти, взаємозв'язки, взаємодію між цими компонентами, а також про особливості взаємозв'язків і узгодження Стратегії природи та Стратегії людини, що має базуватися на ідеї самообмеженя Людини і розумної коеволюції Техносфери та Біосфери.

Такий підхід, у свою чергу, неможливий без комплексного під-ходу до вивчення, оцінки і вирішення різних екологічних завдань.

До **головних завдань** сучасної екології відносять :

– вивчення загального стану сучасної біосфери (біологічних систем усіх рівнів), умов і чинників його формування, причин і обсягів змін під впливом різних природних і антропогенних чинників;

– прогнозування динаміки стану екосистем і біосфери в цілому в часі й просторі;

– розроблення, з урахуванням екологічних законів, шляхів гармонізації взаємовідносин людського суспільства і природи;

– збереження здатності біосфери до саморегуляції і самовідновлення;

– дослідження живої компоненти біосфери, її реакції на різні впливи, а також пізнання всіх процесів функціонування життя.

На сьогоднішній день не можна предметом вивчення екології називати тільки живі організми, адже вивченням живих орга-нізмів займається біологія. *Предметом досліджень екології* є взаємозв'язки живих організмів, їхніх груп різних рангів, живих і неживих компонентів середовища.

Об'єктом досліджень екології є детальне вивчення за допо-могою кількісних методів структури та функціонування природ-них, природно-антропогенних та антропогенних екосистем на різних рівнях організації живої речовини з метою розробки тео-ретичних основ їх охорони.

1.3. Структура сучасної екології

Проблема відвернення глобальної екологічної кризи поста-вила питання об'єднання всіх наукових знань і галузей прак-тичної діяльності на єдиній науковій основі. В результаті еко-логія, за словами М.Ф. Реймерса, перетворилась на комплексну міждисциплінарну науку, структура якої включає близько 90 напрямів і піднапрямів, які сформувалися впродовж остан-ніх десятиліть в усіх галузях людської діяльності, де йдуть процеси екологізації. Ці напрями умовно можна об'єднати в чотири блоки – біоекологію, геоекологію, техноекологію та соціоекологію.

Структура сучасної екології свідчить про її тісний взаємозв'я-зок з іншими науковими дисциплінами (рис. 1).

Серед підрозділів сучасної екології відокремлюють загальну екологію, що об'єднує різні екологічні знання на єдиному нау-ковому фундаменті. Головними складовими загальної еколо-гії вважають теоретичну екологію, яка встановлює загальні закони функціонування екосистем, а також експериментальну

та математичну екологію, включаючи моделювання екологіч-них процесів, обробку інформації та її кількісний аналіз.

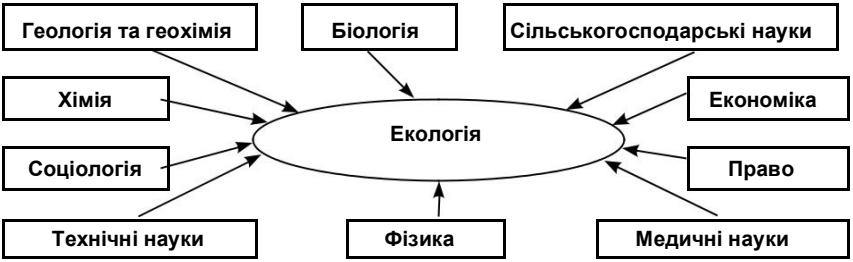


Рис. 1. Місце екології в структурі сучасних наук (Білявський, 2004)

Як уже згадувалось, за *рівнем біотичних систем* загальну екологію поділяють на:

– *аутекологію* або екологію особин (факторіальну екологію), яка вивчає взаємозв'язки представників виду з компонентами середовища: межі стійкості виду до дії різних екологічних фак-торів, досліджує вплив середовища на морфологію, фізіологію і поведінку організмів, розкриває загальні закономірності дії еко-логічних факторів довкілля на живі організми;

– *демекологію* або *популяційну екологію*, яка вивчає струк-туру популяцій, описує коливання їх чисельності і виявляє при-чини цих явищ.

– *синекологію* або екологію спільнот, яка вивчає стосунки між особинами, що належать до різних видів даного угрупо-вання організмів, а також між ними і навколишнім середови-щем. Вивчає, головним чином, умови формування угруповань та особливості їх функціонування, формування та функціонування екологічних систем, особливості кругообігу речовини та енергії в їх межах, встановлює основні закони цих явищ;

– *біосферологію (вчення про біосферу)*, вчення про глобальну екосистему Землі, область системної взаємодії живої та нежи-вої природи, яка вивчає особливості функціонування біосфери в цілому, виявлення механізмів гомеостазу цієї глобальної сис-теми, тощо.

Важливо зазначити, що кожен із прикладних екологічних напрямів має свою специфіку, своє коло екологічних питань, свої методи й масштаби досліджень. Але завдання в усіх одне: визна-чити характер і обсяги забруднень довкілля, пов'язаних з діяль-ністю людини, ступінь їх небезпечності і можливості нейтралі-зації, шляхи екологізації виробництва, економії та відтворення природних ресурсів. Таким чином, різнопланові екологічні дос-лідження мають завершуватися узагальненням усієї екологічної інформації, що необхідна для:

– розробки і реалізації планів та програм охорони довкілля на локальному, регіональному і глобальному рівнях;

– створення наукових засад економіки природокористу-вання;

– формування регіональної і національної екологічної полі-тики;

– укладання міжнародних програм, угод та договорів у сфері природокористування;

– визначення тактики і стратегії екологобезпечного роз-витку людства, збереження біосфери та життя на Землі.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Біоекологія займається формуванням уявлень про екологію як економіку природи на основі вивчення потоків речовини, енергії та інформації в життєдіяльності організмів, їх груп та біологічних систем. Вона є праматір'ю і головною складовою сучасної екології. До складу біоекології входять – екологія

природних біологічних систем на різних рівнях організації їх розвитку, екологія таксономічних груп (екологія рослин, екологія тварин, екологія людини тощо); еволюційна еколо-гія, палеоекологія, експериментальна екологія, біоіндикація та ін.

Біоіндикація – нова екологічна галузь, яка здійснює оцінку стану природного середовища та його природних компо-нентів за реакціями живих організмів, тобто вивчає вплив наслідків впливу різного походження на фізіологічні та біо-хімічні процеси, морфологічні зміни чутливих організмів, на динаміку популяцій тощо.

Екологія людини – розділ сучасної екології, що вивчає вза-ємодією людини як з природним, так із штучним навколи-шнім середовищем. Тобто, екологія людини це – екологія біологічного виду Homo Sapience.

Соціальна екологія – вивчає роль людини в довкіллі не як біологічного виду, а як соціальної істоти, а також шляхи оптимізації взаємовідносин людського суспільства з приро-дою. Тісно пов'язана з етнографією і соціологією. Основними завданнями соціальної екології є: формування екологічної свідомості і екологічної культури; вивчення взаємовідносин суспільства і природи; розробка принципів і критеріїв еко-логічного менеджменту; формування основ локальної, регіо-нальної та глобальної екологічної політики.

Урбоекологія (екологія міських систем) – розділ сучасної еколо-гії, що досліджує процеси урбанізованих селітебних і промис-лових територій, які формують екологічні умови та особливості функціонування екосистем під впливом житлових масивів, енергетики, транспорту, будівництва, різних галузей промисло-вості. Це найбільш техногенно навантажені території.

Прикладна екологія – великий комплекс розділів з різних сфер людської діяльності, які формують екологічні критерії економіки, аналізують антропогенний вплив на довкілля, оцінюють якість природного середовища, обґрунтовують нормативи безпечного використання природних ресурсів тощо.

Техноекологія – найбільший за обсягом блок прикладних екологічних напрямів, пов'язаних з такими об'єктами

людської- діяльності, як енергетика, промисловість, тран-спорт, військова справа, сільське господарство, космос. До головних завдань Техноекології відносять:
– вивчення джерел, обсягів, механізмів і наслідків впливів на довкілля та здоров'я людини різних галузей і об'єктів діяльності, особливостей використання ними природних ресурсів;
– розробки регламентацій природокористування, організа-ційних і технічних засобів охорони природи
– проблеми утилізації відходів та відтворення зруйнованих екосистем;
– питання екологізації всіх сфер виробничої діяльності.
За останнє десятиліття в техноекологічних розділах відокре-милися галузеві підрозділи, кожен з яких має свої методи екологічних досліджень і контролю, свою специфіку впливу на довкілля, утилізації відходів та свої методи й шляхи еко-логізації:
– військова діяльність – екологічні проблеми механізова-них військ; екологічні проблеми військово- промислового комплексу; екологія і аерокосмічна техніка; екологія і вій-ськово-морський флот; екологічні наслідки військових дій та навчань; екологічна освіта військових кадрів; екологічна безпека військової радіотехніки; військова техніка і стан довкілля та ін.;
– енергетика – екологічні проблеми теплоенергетики, гідро-енергетики і ядерної енергетики; екологічні проблеми аль-тернативної енергетики (вітрової, сонячної, біоенергетики, геотермальної та ін.);
– промисловість – близько 20 галузевих підрозділів (еко-логічні проблеми металургійної, нафтопереробної, хімічної, машинобудівної, будівельної, цементної, м'ясо- молочної, цукрової, фармацевтичної, деревообробної та ін.);
– транспорт – екологічні проблеми повітряного, наземного автомобільного, водного, залізничного, трубопровідного, підземного транспорту;
– агропромисловий комплекс – екологічні проблеми елек-трифікації і механізації сільського господарства; еколо-гічні проблеми землеробства; екотоксикологія агросфери;

агроекологічний контроль: моніторинг, аудит, експертиза; агроекологічний менеджмент та ін.;
– космічна діяльність – екологія ближнього і дальнього космосу, екологічні проблеми космічних апаратів. Агроекологія є одним з розділів прикладної екології. Це комплексна наукова дисципліна, об'єктом вивчення якої є агросфера планети, а предметом – взаємозв'язки людини з довкіллям у процесі сільськогосподарського виробництва і вплив сільського господарства на природні комплекси. Головна мета агроекології – ефективна еколо-гізація всіх галузей сільського господарства для забез-печення виробництва якісної екологічно чистої продукції в достатній кількості при збереженні і відтворенні при-родно- ресурсної бази аграрного сектора. Агроекологія вивчає особливості екологічних процесів у агросфері і є ідеологічною основою екологічно збалансованого функці-онування, біосфери.

Геоекологія вивчає специфіку взаємовідносин організмів і середовища їх існування в різних географічних зонах, на суші і в океані, в тундрі, тайзі і тропіках, у горах і пусте-лях тощо; дає екологічну характеристику різних географіч-них регіонів, областей, районів, ландшафтів; розглядає еко-логічні наслідки ендо- і екзогенних геологічних процесів, видобутку корисних копалин; займається екологічним кар-тографуванням.

Екологія природних сфер досліджує екологічні процеси, що відбуваються на територіях, де вплив людини ще не віді-грає вирішальної ролі у функціонуванні екосистем (заповідні території, позашельфові зони океанів і морів, пустелі, великі лісові масиви, гори, де антропогенні забруднення мінімальні або в межах допустимих для функціонування біоти норм).

Окрім згаданих вище напрямів останнім часом активно розвиваються такі напрями, як екологічна техніка, екологічна метрологія, стандартизація і сертифікація, економіка природокористування, екологічна політика, екологічна освіта. Почали та продовжують розвиватися такі найновітніші напрями екології як екологія культури, внутрішньодержавна і міжнародна екополітика тощо.

Після Всесвітньої конференції ООН на вищому рівні з навко-лишнього середовища в Ріо-де-Жанейро (1992 р.) першочерго-вим на порядку денному постало питання переходу людства на шлях „сталого розвитку" в розумінні „sustainable development". При цьому, вираз „сталий розвиток" означає такий розвиток суспільства, що задовольняє потреби сучасності, не ставлячи під загрозу здатність майбутніх поколінь задовольняти свої потреби.

Таким чином, в останні десятиріччя сформувалась нова міждисциплінарна наукова дисципліна, яка спрямована на вивчення взаємовідносин людини і природи з метою збере-ження навколишнього природного середовища та поліпшення якості життя нинішнього та майбутніх поколінь людей.

На завершення огляду уявлень про сучасну екологію необ-хідно зазначити, що нині ще не можна говорити про цю науку як про повністю консолідовану наукову систему. Формування фундаментальних основ її тільки починається, існує низка над-звичайно складних проблем, розв'язання яких вимагає глибоких професійних знань, універсальної підготовки фахівців, їх взає-морозуміння і координації.

1.4. Методологічна основа екології

Методологічною засадою сучасної екології є системний підхід як особливий напрям досліджень, орієнтований на вивчення специфічних характеристик складних об'єктів з різноманіттям зв'язків між їхніми елементами.

Поняття про систему є категорією філософською. Сучасна філософія вкладає у це поняття дуже широкий зміст. З точки зору філософії *система* (від грецького systema – складене з частин, поєднання) – *множина елементів, які знаходяться у відношен-нях і зв'язках між собою, завдяки чому утворюється певна ціліс-ність, єдність*. Термін „система" використовується людством з

давніх часів і охоплює значний перелік об'єктів різного походження: сонячна система, система числення, виробнича система, екологічна система тощо.

Уявлення про систему ґрунтується на трьох положеннях:

– система утворюється сукупністю (множиною) елементів, що мають зв'язки між собою;

– ця сукупність утворює єдине ціле, тобто видалення одного з елементів сукупності порушить властивість цілісності;

– утворене сукупністю елементів єдине ціле має певну мету або призначення, властиве для всієї сукупності елементів, а не для якоїсь комбінації з них.

Будь-яка система функціонує у середовищі, що її оточує. В реальній дійсності немає абсолютно ізольованих або відокремлених систем. Середовище завжди впливає на внутрішній стан системи. Цей вплив відбувається за допомогою деяких факторів.

Вплив факторів зовнішнього середовища на систему характеризують *вхідними* (екзогенними) величинами, а елементи сис-теми, на які відбувається вплив, називають входами системи. У свою чергу система не може бути нейтральною до зовнішнього середовища. Її вплив на зовнішнє середовище характеризується значенням вихідних (ендогенних) величин.

Усі існуючі системи підпорядковуються певним загальним принципам, до яких відносяться:

1. *Принцип цілісності* полягає у тому, що не можна звести властивості системи до суми властивостей її складових елементів, а з властивостей останніх не випливають властивості системи. Властивості і відношення кожного елемента системи залежать від його місця і функцій в системі.

2. *Принцип структурності* означає, що будь-яку систему можна охарактеризувати на основі існуючих зв'язків і відно-шень між її елементами, тобто на основі її структури. Поведінка системи обумовлюється поведінкою її окремих елементів і властивостями її структури.

3. *Принцип взаємозалежності* системи і середовища полягає у тому, що система формує і проявляє свої властивості в процесі її взаємодії із середовищем, в якому функціонує дана система і у взаємовідносинах з котрим система відображає свою цілісність.

4. *Принцип ієрархічності* полягає у тому, що будь-яка система може бути елементом системи більш високого порядку, у той час як її елементи можуть бути системами більш низького порядку.

5. *Принцип множинності* опису системи означає, що через принципову складність кожної системи її адекватне пізнання вимагає побудови значної кількості різних моделей, кожна з яких описує чи відображає лише певний аспект системи.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Системний підхід – спосіб теоретичного і практичного дослідження, при якому кожний об'єкт розглядається як система. Він являє собою сукупність методологічних принципів і положень, які дають можливість розглядати систему як єдине ціле з узгодженням функціонування всіх її елементів. На основі системного підходу передбачається вивчення кожного елемента системи у його зв'язку і взаємодії з іншими елементами, що дає можливість спостерігати зміни в системі внаслідок змін окремих її ланок. Тобто при системному підході дослідник може вивчати у структурі системи не окремі її елементи, що утворюють цілісність цієї системи, а взаємовідносини і зв'язки різних елементів системи в цілому. Системний підхід є конкретизацією вимоги діалек-тики про розгляд кожного предмета у його взаємовідносинах і взаємозв'язках з іншими предметами і тому його можна розглядати як певний етап у розвитку методів пізнання.

Найбільш широке застосування системний підхід знаходить при дослідженні складних об'єктів, які постійно розвива-ються – багаторівневих, ієрархічних систем, що здатні до самоорганізації.

Великим і складним системам притаманні властивості ціліс-ності та емерджентності.

Цілісність системи означає, що всі її частини сприяють досягненню спільної мети і формуванню найкращих резуль-татів відповідно до певного критерію (сукупності критеріїв) ефективності. Отже, система повинна розглядатись тільки як щось єдине ціле.

Емерджентність (від англійського emergence – поява нового) полягає в тому, що великі і складні системи мають властивості, не притаманні ні одному з елементів, що формують цю систему. З розвитком великої і складної системи взаємозв'язок елементів підсилюється, і на певному етапі емерджентність досягає такого рівня, при якому цілісні характеристики системи можна спостерігати за властивостями окремих елементів.

Системний аналіз – це сукупність методів і засобів, що використовуються при дослідженні складних і надскладних об'єктів (ними можуть бути соціальні, економічні і еколо-гічні системи). Застосовують системний аналіз головним чином для дослідження штучних (тобто створених за участю людини) систем (наприклад, агроекосистеми), причому в таких системах важлива роль належить діяльності людини. Теоретичну і методологічну основу системного аналізу утворюють системний підхід і *загальна теорія систем*[16]. Тому системний аналіз слід розглядати як реалізацію системного підходу у дослідженнях різноманітних наукових проблем.

Слід зазначити, що єдине однозначне визначення системного аналізу поки що відсутнє. Згідно з принципами системного аналізу досліджуваний об'єкт повинен розглядатись як дещо ціле, як система у взаємодії всіх її компонентів. Відповідальним етапом системного аналізу є побудова узагальненої моделі, яка відображає взаємозв'язки реальної ситуації, що виникли у об'єкті, що підлягає дослідженню.

[16] *Загальна теорія систем (ЗТС)* – це логіко-методологічна концепція дослідження об'єк-тів, що є системами. Згідно з діалектичним методом, ЗТС дозволяє робити узагальнення і про-гнози, давати пояснення, формулювати нові питання, виправляти помилки, з'ясовувати зв'яз-ки між науковими теоріями і принципами, а також здійснювати інтеграцію набутих знань (Гнатів, 2017).

Термін „системний аналіз" іноді застосовують як синонім системного підходу. Але робити це неправомірно. Поняття системного аналізу значно ширше поняття системного підходу, тому що системний підхід виступає як засіб системного аналізу. Завжди слід пам'ятати, що будь- яке системне уявлення про досліджуваний об'єкт завжди є відносним: зміна мети і способу дослідження можуть зумовити й інший поділ цього об'єкта на конкретні одиниці аналізу, що будуть виступати як структурні елементи системи.

Одним з перших, ще в середині 19 століття, ідеї системного підходу в екології сформулював Юстус Лібіх[17]. Він, зокрема, підкреслював, що між всіма явищами в мінеральному, рослинному і тваринному царствах існує закономірний зв'язок, завдяки чому жодне явище не існує само по собі окремо, а завжди з одним або декількома іншими явищами. Ю. Лібіх стверджував, що всі явища зв'язані одне з одним без початку і кінця, а послідовна зміна одних явищ іншими подібні руху хвиль. „Ми розглядаємо природу як одне ціле, де всі явища зв'язані, як вузли у сітці. Досліджувати явища – це означає знаходити ті нитки, за допомогою яких даний вузол у сітці зв'язаний з двома або трьома іншими" (Федоров[18], 1980).

Системний підхід до вивчення екосистеми полягає, по-перше, у визначенні її складових частин і взаємодіючих з нею об'єктів довкілля. По-друге, у визначенні структури екосистеми, тобто сукупності внутрішніх зв'язків і відносин, а також зв'язків між екосистемою і зовнішнім середовищем. По-третє, необхідно знайти

[17] **Лібіх Юстус Йоганн фон** (*Liebig Justus*, 1803-1873) – видатний німецький агрохімік, який започаткував основи агрохімії і теорії мінерального живлення рослин (метод водних культур). Одержав блискучу освіту в Бонському і Ерлангенському університетах, а також під керівниц-твом Ж.Л. Гей-Люссака в Сорбоні. З 1824 р. (у віці 21 рік) почав викладати в Гісенському, а потім і в Мюнхенському університетах. У 1825 р. у Гісені він організував одну з кращих у Європі ана-літичну лабораторію, з 1830 р. він іноземний член-кореспондент Петербурзької Академії наук. Коло наукових інтересів Ю. Лібіха надзвичайно широке, проте головним чином – це органічна хімія. Він став одним з основоположників агрохімії і саме через неї впритул підійшов до еколо-гії. В 1840 р. сформулював закон мінімуму, який також називають законом Лібіха.

[18] Федоров В.Д,, Гільманов Т.Г.. Екологія. – М.: Изд. МГУ, 1980. – 464 с.

закон функціонування екосистеми, який визначає характер змін її компонентів і зв'язків між ними під дією зовнішніх об'єктів. Для вирішення цих трьох задач у сучасній екології використовують три основних групи методів:

- ✓ польові спостереження;
- ✓ польові і лабораторні експериментальні дослідження;
- ✓ моделювання (реальне і математичне)..

Як правило, в екології найбільш ефективним є комплексне використання натурних спостережень, вимірювань і дослід-жень, експериментальних лабораторних і польових дослід-жень, екологічного картування і математичного моделювання.

У сучасних екологічних дослідженнях широко використовують методи інших наук – хімії, фізики, геології, біології, математики. До таких методів належать:

– методи реєстрації та оцінки якості довкілля, насамперед різні типи екологічного моніторингу, зокрема геоекологічний, біомоніторинг і біоіндикація, дистанційний аерокосмічний моніторинг;

– методи кількісного обліку організмів і методи оцінки біо-маси та продуктивності рослин і тварин;

– вивчення особливостей впливу різних екологічних чинни-ків на життєдіяльність організмів (як складні й тривалі спосте-реження в природі, так і, частіше, експерименти в лабораторних умовах – токсикологічні, біохімічні, біофізичні, фізіологічні та ін.);

– методи вивчення взаємозв'язків між організмами в багато-видових угрупованнях;

– методи математичного моделювання екологічних явищ і процесів, а також імітаційне моделювання екосистем; моделю-вання від локальних до регіональних і глобальних екологічних процесів і ситуацій;

– створення геоінформаційних систем і технологій для розв'язання екологічних питань різних масштабів і в різних сфе-рах діяльності;

– комплексний еколого-економічний аналіз стану різних об'єктів, територій, галузей виробництва;

– технологічні методи екологізації різних виробництв з метою зменшення їх негативного впливу на довкілля;

– медико-екологічні методи вивчення впливу різних чинни-ків на здоров'я людей;

– методи екологічного контролю стану довкілля.

§2. ПОНЯТТЯ ПРО ЗАКОНИ ТА ПРИНЦИПИ ЕКОЛОГІЇ

Головні положення природничих наук (математики, фізики, хімії тощо) не можна порушити чи відмінити, тому вони назива-ються законами.

Закон – це внутрішній та необхідний, всебічний та історич-ний зв'язок предметів і явищ об'єктивної дійсності: міцне, стійке, що повторюється, не так часто змінюється, ідентичне в явищі. Закони мислення відображають закони матеріального буття. Пізнати закон – це означає розкрити той чи інший бік сутності предмета або явища, що досліджуються.

Основні риси закону такі:

– Об'єктивність – відношення проявляються незалежно від волі та свідомості людей.

– Необхідність – наявність причинно-наслідкових зв'язків; причина та наслідок часто міняються місцями.

– Обов'язковість проявлення – якщо зберігаються необхідні для закону умови, тобто закони історичні: зникають умови – зникає закон.

– Автономність – відносна незалежність законів один від одного; жоден закон не відміняє інший.

Закони природи – це загальні реальні пропозиції, в яких виражені встановлені постійності відношень або зв'язки між фактами.

Гіпотеза – це пропозиція, зроблена за браком знань законів природи з метою дедукції її наслідків, що відповідають реаль-ним фактам, здатним служити їй доказом.

Закони екології також належать до природничих, які не можна змінити чи відмінити. Сучасному фахівцю, в якій би галузі він не працював, потрібно знати закони, правила і прин-ципи екології, основні з яких наведені нижче.

Закони екології не можна звести до кількох. Внаслідок дуже великої складності об'єктів вивчення екології і ще вищої – взає-мозв'язків між ними, а також перебування екології у стані швид-кої розбудови, законів, принципів та правил у ній дуже багато.

За підрахунками деяких фахівців їх налічується близько 100[19] і їх можна поділити на 5 груп: структурні – 16, функціональні – 38, еволюційні – 16, міжсистемні – 13. Дещо окремо існують 2 інтегральних закони і 14 емпіричних наслідків (правил). Ми роз-глянемо ті закони, які або мають найбільшу сферу дії, або стосу-ються найважливіших процесів взаємодії та змін малих та вели-ких екосистем (додатки А, Б, В).

Гранично скорочений та надмірно спрощений варіант форму-лювання екологічних законів у вигляді аксіом належить амери-канцю Б. Коммонеру[20] (1971 р.):

1. Все пов'язане з усім.
2. Все мусить кудись зникати.
3. Природа „знає" краще.
4. Ніщо не минає даремно (за все треба платити).

Перша аксіома („все пов'язано з усім") підтверджує всезагаль-ність зв'язків об'єктів і явищ у природі та в людському суспіль-стві. Дуже важливі наслідки цих взаємозв'язків:

[19] Реймерс Н. Ф. Экология. Теории, законы, правила, принципы и гипотезы. – М.: Россия молодая, 1994. – 366 с. **Микола Федорович Реймерс** (1931–1993) – радянський зоолог, еколог, один з головних учасників становлення заповідної справи в СРСР. Доктор біологічних наук, професор.

[20] **Баррі Коммонер** (*Commoner Barry*, 1917-2012) – американський біолог і еколог. В кінці 50-х років активно бореться проти ядерних випробовувань, написав декілька книжок про їх за-грозу для екосистем Землі. Б. Коммонер завершив свою наукову діяльність на посаді керівника Центру біології та природних систем (Center for the Biology of Natural Systems)

– дія закону великих чисел (сукупна дія великої кількості випадкових чинників призводить, за деяких загальних умов, до результату, майже незалежного від випадку, тобто такого, що має системний характер);

– дія принципу Ле-Шательє (при зовнішньому впливі, який виводить систему з рівноваги, ця рівновага зміщується в напрямку, за якого ефект зовнішнього впливу зменшується; у біологічних системах цей принцип реалізується у вигляді здат-ності екосистем до авторегуляції);

– розвиток ланцюгових реакцій у разі виникнення окре-мих локальних змін у системі; ці реакції йдуть у бік нейтра-лізації збурення, що виникло або формування нових взаємо-зв'язків;

– будь-які зміни в системі „природа" прямо чи опосередко-вано впливають на людину (від індивіда до суспільства).

Друга аксіома („все повинно кудись діватися") свідчить про закони збереження речовини в природі. На відміну від людської діяльності, в природі не буває сміття. Діяльність же людини породила накопичення в природі дедалі більшої кількості чужорідних синтетичних сполук (ксенобіотиків). Ці сполуки досить стійкі, часто є сильними токсикантами і накопичуються
у величезних обсягах, що становить дедалі більшу загрозу для людства.

Третя аксіома („ніщо не дається задарма", або ж – „за будь-які втручання і збитки природі треба платити", або ж – „при-рода за все віддячить") вказує на те, яку ціну сплачує людство за науково-технічний прогрес. В економіці природи, як і в еко-номіці людини, не існує безкоштовних ресурсів. Все, що було взято людиною у природи, мусить бути їй повернуто, компенсо-вано. Невиконання цього закону неминуче призводить до еко-логічної кризи.

Четверта аксіома („природа знає краще") свідчить про незрів-нянні переваги природних конструкцій над людськими.

§3. БІОЕКОЛОГІЧНИЙ ПІДХІД ДО РІВНІВ ОРГАНІЗАЦІЇ ЖИВОЇ МАТЕРІЇ

Жива природа надзвичайно складна й різноманітна. Вона являє собою сукупність живих систем різного ступеня склад-ності й організації – таксонів. Системою називається ціле, що складається із взаємозв'язаних частин. Властивості системи не зводяться до суми властивостей її складових. Наприклад, деякі важливі особливості популяції (системи взаємопов'язаних осо-бин) не існують на рівні окремих організмів. Певні властиво-сті системи й частини можуть бути навіть протилежними. Так, популяція, що складається зі смертних особин, є потенційно без-смертною. Двосторонні взаємодії між вищими й нижчими лан-ками є типовою рисою біологічних систем.

Єдність кожного з рівнів живої природи забезпечується біо-логічним розпізнаванням. Наприклад, перетворення й передача спадкової інформації, завдяки чому живий організм породжує собі подібний, визначається розпізнаванням між білками-фер-ментами та нуклеїновими кислотами. Існує імунологічне розпіз-навання клітинами „свого" або „чужого". При цьому „своє" збері-гається, а „чуже" знищується. За допомогою спеціальних сполук (феромонів), які часто діють на великих відстанях, організми впі-знають один одного.

Рівні організації живої матерії – це відносно гомогенні (одно-манітні) біологічні системи, для яких характерний певний тип взаємодії елементів, – просторовий та часовий мірила процесів.

Біологічний підхід до рівнів організації живої матерії виокремлює *шість головних рівнів організації*:

– *молекулярно-генетичний* – редуплікація генів, форму-вання ідентичних молекул на основі матеріалів, що забезпечу-ють спадковість і мінливість;

– *клітинний* – основа будови і розвитку всіх живих організ-мів, нижній рівень здатності до метаболізму, авторегуляції та

розвитку; у більш дрібних одиницях матерії ці властивості не проявляються;

– *організменний* – цілісність функцій, ріст, онтогенетичний розвиток;

– *популяційно-видовий* – еволюція, тривале існування, таксо-номічні характеристики;

– *біоценотичний* – трофічні, хімічні, енергетичні зв'язки, кругообіг хімічних елементів, перетворення енергії;

– *біосферний* – форма життя, яка поза біосферою не існує.

З ускладненням організації ж и в о ї м а т е р і ї нижчий рівень входить до складу наступного вищого рівня, а останній – до складу ще більш високого і т. д. Таким чином здійснюється принцип ієрархії (ступінчастого підпорядкування), властивого для складних систем. Рівень організації є одним із фундамен-тальних у вивченні біологічних об'єктів, які існують завдяки зв'язкам, що поєднують їхні елементи в єдине ціле. Ідея рівнів організації живого дає можливість пояснити цілісність і якісну своєрідність біологічних систем.

Молекулярний рівень складає предмет молекулярної біології, яка вивчає будову білків, нуклеїнових кислот, жирів та інших речовин та їхню роль у життєдіяльності клітини. На цьому рівні відбувається кодування й передача спадкової інформації, обмін речовин та енергії (ДНК – дезоксирибонуклеїнова кис-лота, РНК – рибонуклеїнова кислота, АТФ – аденозінтрифос-фат). На рівні субклітинних, або надмолекулярних, структур вивчають будову та функції органел (хромосом, мітохондрій, рибосом тощо), а також інших частин клітини (наприклад, включень).

Особливий рівень організації живої матерії – *клітинний. Клітина* – структурна, функціональна одиниця організму та оди-ниця розвитку всього живого. У найпростіших вона, морфоло-гічно та фізіологічно цілісний організм, поєднує два рівні органі-зації: *клітинний* та *організменний*.

Біологія клітини (*цитологія*) – один з основних розділів сучас-ної біології, включає проблеми морфологічної організації клі-тини, спеціалізації клітин у ході розвитку, функцій клітинної мембрани, механізмів і регуляції ділення клітин.

На органно-тканинному рівні основні проблеми полягають у вивченні особливостей будови й функцій окремих органів та тканин, які входять до складу органів. Органи – це взаємодіюча сукупність тканин, що мають певну форму, розміри, місцезнахо-дження і виконують одну або кілька функцій.

Організм – дискретна, цілісна, диференційована система орга-нів, діяльність яких регулюється нервовою, гуморальною та імун-ною системами. *Організменний рівень* об'єднує живі організми – від одноклітинних до найорганізованих істот. Системи цього рівня виконують велику кількість функцій, але найважливішою з них є розмноження через відтворення собі подібних, продов-ження існування виду, насичення простору живою субстанцією.

В екологічних дослідженнях вивчення живої матерії почина-ється на організменному рівні, коли вивчають особину- організм як єдине ціле, елементарну одиницю життя, оскільки поза особи-нами в природі життя не існує. При цьому вивчають характерні риси будови організму, фізіологічні процеси та нейрогуморальну регуляцію їх, механізми забезпечення гомеостазу та адаптації.

Вид – реально існуюча таксономічна одиниця (може вклю-чати одну чи кілька популяцій), що характеризується репродук-тивною ізоляцією та інформативними зв'язками. *Популяція* – одиниця еволюції. *Популяційний рівень* об'єднує популяції живих істот, тобто сукупність особин одного виду в межах певного аре-алу, де вони вільно розмножуються і можуть, практично, необ-межено довго існувати. Цей рівень організації охоплює попу-ляції всіх видів живих істот і його найголовнішою функцією є формування в певних екологічних умовах такого угруповання, яке за структурою і життєвими особливостями найбільше відпо-відає середовищу його існування.

На *популяційно-видовому* рівні вивчаються фактори, що впливають на чисельність популяцій, проблеми збереження зникаючих видів, динаміка генетичного складу популяцій, дія факторів мікроеволюції тощо. Для господарської діяльності людини важливі такі проблеми популяційної біології, як контроль чисельності видів, що завдають шкоди господарству, підтримання оптимальної чисельності популяцій, які використовуються в народному господарстві й оберігаються.

Біоценоз – це сукупність організмів різних рівнів організації у взаємозв'язку з умовами довкілля. При наявності величезної різноманітності видів, що забезпечують кругообіг речовин, це саморегульована й самовідтворювана система. *Біоценозний рівень* організації об'єднує екосистеми всіх ступенів складності, незалежно від їх просторових і часових параметрів чи місця знаходження. Основною ознакою систем цього рівня є те, що, на відміну від двох попередніх, вони є функціональною єдністю живих і неживих компонентів, яка охоплена безперервним обміном речовиною, енергією та інформацією.

Біосферний рівень організації – система вищого порядку, що забезпечує взаємодію всіх біоценозів та процеси, що відбуваються в атмосфері, гідросфері та на материках, і пов'язаний з ними кругообіг речовин у природі, що включає акумуляцію органічних сполук у процесі фотосинтезу та мінералізацію завдяки діяльності редуцентів. Рухає кругообіг енергія Сонця. Це головний процес на Землі, що забезпечує існування життя на планеті. На біосферному вирішуються глобальні проблеми, наприклад, визначення інтенсивності утворення вільного кисню рослинним покривом Землі або зміни концентрації CO_2 в атмосфері, пов'язаної з діяльністю людини.

Поділ живої матерії й проблем біології за рівнями організації хоч і відображає об'єктивну реальність, в той же час є умовним, бо майже всі конкретні завдання біології торкаються одночасно кількох рівнів, або і всіх разом. Наприклад, проблеми еволюції

або онтогенезу не можна розглядати тільки на рівні організму, тобто без молекулярного, субклітинного, клітинного, орган-но-тканинного, а також популяційно-видового та біоценотич-ного рівнів, проблема регуляції чисельності спирається на молекулярний рівень, але стосується також всіх вищих, вклю-чаючи аспекти біосферного рівня (наприклад, забруднення середовища).

Кожен з цих рівнів має свої особливості, але всі вони тісно пов'язані між собою, взаємно впливають один на одного, ство-рюючи єдине ціле – живу речовину. На всіх структурних рівнях організації матерії реалізована лише дуже незначна частка мож-ливих комбінацій молекул. Це означає, що кожен біологічний вид, кожна жива істота є унікальними, оскільки вони мають набір властивостей, за допомогою яких ефективно адаптуються до навколишнього середовища та його змін.

САМОСТІЙНІ ЗАВДАННЯ ДО РОЗДІЛУ І

Питання для роздумів, самоперевірки, повторення

1. Дайте визначення терміну „екологія”, які суттєві ознаки цього поняття виділяють різні автори?
2. Назвіть і охарактеризуйте основні етапи розвитку екології.
3. Які особливості становлення екології як науки до ХХ ст.?
4. Покажіть динаміку розвитку екології в ХХ столітті та охарактеризуйте структуру екології за М. Ф. Реймерсом.
5. Порівняйте визначення екології як науки на різних етапах її розвитку.
6. В чому полягають предмет вивчення і завдання сучасної екології?
7. Що є об’єктом вивчення екології?
8. Охарактеризуйте методи сучасної екології.
9. Для чого необхідно знати основні екологічні закони?
10. З’ясуйте зміст і суть основних законів аутекології, синеко-логії та екології великих систем.
11. Наведіть структуру сучасної науки про довкілля.
12. Покажіть взаємозв’язок між екологією і охороною довкілля.

Тестові завдання: вказати одну правильну відповідь

Питання 1. Екологія – це наука, яка вивчає…
а. *стан природних ресурсів*
б. *будова організмів і їх функцій в екосистемі*
в. *взаємовідношення організмів з середовищем та між собою* г. *втрата екологічної рівноваги і розробка методів по її відновленню*

Питання 2. Яким вченим і коли було запропоновано термін „екологія”?
а. *Ю. Одум (1975)*
б. *Е. Геккель (1866)*
в. *А. Тенслі (1935)*
г. *В. Вернадський (1945)*

Питання 3. Які рівні організації живої матерії є об’єктами екологічних досліджень?
а. *Організменний, популяційно-видовий, біоценозний, біосферний*
б. *Молекулярний, тканинний, органний, біосферний*
в. *Клітинний, тканинний, органний, популяційно-видовий, біоценозний, біосферний*
г. *Молекулярний, клітинний, тканинний і органний*

Питання 4. Які розділи загальної екології вивчають вплив середовища на морфологію, фізіологію та поведінку організмів?
а. *Синекологія*
б. *Аутекологія*
в. *Демекологія*
г. *Глобальна екологія*

Питання 5. Які розділи загальної екології вивчають структуру, функціонування, саморегуляцію та саморозвиток біосфери?
а. *Синекологія*
б. *Аутекологія*
в. *Демекологія*
г. *Глобальна екологія*

Питання 6. Які розділи загальної екології вивчають взаємо-зв’язки між популяціями даного угруповання та з оточуючим середовищем?
а. *Синекологія*
б. *Аутекологія*
в. *Демекологія*
г. *Глобальна екологія*

РОЗДІЛ ІІ
ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ АУТЕКОЛОГІЇ

§4. ПОНЯТТЯ ПРО СЕРЕДОВИЩЕ ІСНУВАННЯ

При аналізі умов, в яких проходить реальна життєдіяль-ність рослин і тварин та існує людина, широко застосовуються поняття середовища, навколишнього середовища, природного середовища і т.п. Середовище – це найбільш загальне поняття, цим терміном позначається усе, що оточує даний об'єкт.

Під середовищем (життя) живих організмів мається на увазі вся сукупність конкретних живих та неживих компонентів, які необхідні для нормальної життєдіяльності окремо взятої осо-бини, популяції чи виду. Іншими словами, термін „середовище життя" означає все оточення, в якому відбувається діяльність людини та розвиток живої та неживої матерії.

Вислів „навколишнє середовище" має той же зміст, але він менш вдалий, оскільки саме слово „середовище" вже має на увазі оточення об'єкту.

Слід відрізняти середовище життя рослин та тварин від середовища життя людини. Середовище життя людини вклю-чає в себе всі території та акваторії, що є місцем її перебування і виробничої діяльності. По суті, до середовища життя людини входять всі компоненти біосфери, вся сукупність створених нею технологічних об'єктів, а також всі соціальні феномени людсь-кого суспільства.

У зв'язку з цим загальне середовище життя слід розділяти на:

– природне,
– соціальне.

Природне середовище включає в себе об'єктивно існуюче природне середовище будь-якого живого організму, включаючи людину.

Соціальне середовище – це сукупність оточуючих людину суспільних, матеріальних та духовних умов її існування та діяльності.

Це середовище, по суті, включає в себе всю суспільно- еконо-мічну систему, в межах якої знаходиться людина.

Природні компоненти середовища життя людини досить різноманітні. Оскільки людина є біосоціальною істотою, то вони відіграють важливу роль у його добробуті. Фізичні компоненти середовища, такі, як географічне положення місцевості, наяв-ність та якість таких природних ресурсів, як вода, повітря – все це є умовою нормальної життєдіяльності. До природного середо-вища входять і всі живі організми, що оточують людину.

Отже, живі організми нашої планети населяють чотири основні середовища існування: *наземно-повітряне, водне, ґрун-тове, тіло іншого організму*.

4.1. Наземно-повітряне середовище

Повітряне середовище є однією з найбільш важливих складо-вих частин біосфери – „живої" оболонки Землі. Існування флори і фауни, а також всього живого на Землі, в тому числі і людини, неможливо без повітря. Хоча загальна потужність повітряної оболонки, яку називають атмосферою, досягає половини раді-усу Землі, за космічними масштабами вона виглядає тонкою плівкою. Загальна вага атмосфери (близько $5{,}15 \times 10^{15}$ т) є над-звичайно мала – всього 1/1000000 ваги Землі, але захисні функ-ції атмосфери переоцінити важко. Земне життя вразливе для космічних променів та потребує постійного і надійного захисту. Характеризуючи атмосферу, виділяють два основних аспекти:

– захисні функції атмосфери;
– повітря як середовище існування живих істот.

Повітряна оболонка Землі, як і будь-який зовнішній шар, здійснює *захисні функції*. Хоча за нашими міркуваннями атмос-

фера ніяк не вкладається в поняття засобу захисту, саме атмос-фера – безвідмовна перешкода для згубного впливу космосу. Атмосфера надійно захищає планету від космічного та уль-трафіолетового випромінювання, визначає загальний тепловий режим поверхні Землі, впливає на кліматичні умови, а через них – на режими річок, ґрунтово-рослинний шар та процеси рельєфоутворення. Пробити атмосферу можуть лише великі метеорити з початковою вагою в сотні тонн – явище, як відомо, надзвичайне. Метеорити меншої ваги – явище не рідкісне, проте вони повністю згорають в атмосфері.

Від Сонця на Землю потрапляє енергія, а значить і сама можливість життя. Атмосфера „відміряє" життєву дозу сонячної енергії. Якщо б не було атмосфери, вдень Сонце розігрівало б земну поверхню до плюс 100°С, а вночі космос охолоджував би
її до мінус 100°С. Такий перепад добових температур набагато перевищує адаптаційні можливості більшості, якщо не всіх, форм земного життя.

На зовнішню поверхню атмосфери щосекунди потрапляє потужний потік сонячних та інших космічних випромінювань широкого діапазону хвиль та енергій:

– γ – випромінювання;
– жорсткі рентгенівські промені;
– ультрафіолетові промені;
– видиме світло;
– інфрачервоне випромінювання, тощо.

Якщо б всі вони досягли земної поверхні, то миттєво вбивча їх енергія все живе перетворила б на попіл. Цього не трапляється, і на Землі існує життя завдяки атмосфері, яка при цьому є:

- важливим джерелом кисню;
- розподільником тепла на планеті;
- передавачем звукових хвиль;
- захисником від космічних променів та ультрафіолетового опромінення;

• захисником від метеоритів, які, окислюючись, згорають у атмосфері.

Атмосфера складається із *тропосфери* (шар, що прилягає до земної поверхні) та *стратосфери*, яка знаходиться вище. Потужність тропосфери на полюсах – 7-8 км, у помірних широ-тах – 10-12 км, на екваторі – 16-18 км. У тропосфері знаходиться 80 % атмосферної вологи і 2 шари – приземний (до 3-х км) та вільна атмосфера. Циркуляція повітряних мас в тропосфері визначає погоду – при підйомі угору на 180 м температура ско-рочується на 1ºС, а тиск – на 1 мм через кожні 100 м. При всьому різноманітті фізичних та хімічних процесів, що протікають у атмосфері, приземний її шар залишається практично постійним за своїм складом. Дослідження показали, що до висоти 20 км тенденцій до зміни хімічного складу атмосфери не спостеріга-ється, що зумовлено, очевидно, інтенсивним її перемішуван-ням конвективними потоками. Але на висоті понад 20 км кіль-
кість кисню скорочується на 2 %, а азоту збільшується на 3 %. Утворення та виділення CO та CO_2 дуже пов'язано з діяльністю рослин, тварин та людини.

Для нормальної життєдіяльності людини та всього живого на Землі необхідно не тільки присутність повітря, але і його певний склад. Від складу повітря залежить стан організму, його здоров'я. Чисте і сухе повітря являє собою суміш газів: основні з них – азот
(78,08 %), кисень (20,95 %), аргон (0,93 %) та оксид Карбону (IV) (0,03 %). Решта газів представлена незначними частками. У пові-трі завжди присутня водяна пара, частка якої може досягати 4 %, а деколи – лише 0,01 % загального об'єму. Крім того, у ньому трапляються фізичні домішки природного і антропогенного походження: пилок і спори рослин, пил, сажа тощо. Порушення нормального хімічного складу повітряного середовища може надавати негативного впливу не тільки на здоров'я людини або тварин та рівень їх захворюваності, але і на їх розвиток, і як наслідок, призвести до генетичних змін у живих організмах.

Азот складає основну частину повітря земної атмосфери. Він також входить до складу рослинних та тваринних білків, однак більша частина організмів не може його використовувати. Він має бути спочатку зв'язаний специфічниими організмами (азото-бактер, папороть азолла) або складними хімічними процесами.

У біосфері в результаті біологічної фіксації за рік утворюється понад 92 млн. т. зв'язаного нітрогену, а втрати внаслідок денітри-фікації складають 83 млн. т. Таким чином виникає його приріст на рівні 9 млн. т/рік. Ця кількість утримується в ґрунтах, океані та в прісних водоймах. Кількість азоту у повітрі змінюється, але причини цього не зовсім зрозумілі. Кисень раніше не входив до земної атмосфери, а є наслідком роботи хлорофільних організмів.

Під впливом ультрафіолетової радіації частина його трансформувалася в озон – O_3. Вважається, що існує на Землі біля 2 млрд. років, але лише 20 млн. років його кількість становить біля 20 %. Головні запаси оксигену зосереджені в карбонатах, органічних речовинах та оксидах Феруму. Оксид Карбону існує давно і спочатку його поява була пов'язана з вулканічною діяльністю. Збільшення CO_2 сприяло скороченню концентрації O_2 – найбільші значення це мало в кінці пермі та в тріасі, а максимум – у карбоні. Тривалий час між киснем та оксидом Карбону існувала рівновага, яка сут-тєво була порушена в XX ст. – загалом кількість оксиду вуглецю зросла на 10,7 %, але найбільше (на 5 %) – з 1958 по 1980 рр. Лікарі вважають, що нешкідливою для людського життя є концентрація CO_2 в 1 %, – зараз у промислових центрах вона сягає 0,034-0,036 %.

У стратосфері, яка охоплює шар товщиною 12-50 км кількість вологи – мізерна, а температура повітря коливається у межах +10-40ºС. У товщі повітря до висоти 70 км вона постійна і стано-вить +50ºС; ще вище знаходиться мезосфера, в якій температура скорочується з висотою і лише вище 80-85 км лежить термосфера, де температурний градієнт знову стає позитивним. За межами стратосфери перебуває іоносфера, яка складається з суміші гелію, водню та інших легких газів з надвисокою температурою.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Повітря як *середовище існування* малопридатне для існування в ньому живих організмів, насамперед через свої фізичні властивості. Тільки незначна кількість живих організмів пристосувалась до існування в специфічних умовах повітряного середовища. Переважна більшість організ-мів використовує повітряне середовище для пересування,

а птахи та деякі комахи пристосувались до пересування в повітрі найдосконаліше.

Разом з тим повітряне середовище є необхідною складо-вою навколишнього середовища. Порівняно невеликі зміни складу атмосферного повітря призвели б до непоправних змін у природі. Наприклад, зменшення вмісту оксигену на 5–7 % спричинило б вимирання багатьох видів живих орга-нізмів, а збільшення на таку ж саму величину – до страшних лісових пожеж, які не могли б загасити навіть безперервні дощі.

Кількість кисню і азоту в повітрі практично незмінна, тому що азот майже не вступає у сполуки з іншими речовинами, а кисень , який хоч і дуже активний і витрачається на дихання, окислення і горіння, весь час поповнюється рослинами.

До висоти приблизно 100 км процентний склад цих газів залишається практично незмінним, що зумовлено постійним перемішуванням повітря.

В атмосфері міститься майже 0,03 % вуглекислого газу, який зазвичай концентрується поблизу земної поверхні і розміщується нерівномірно: в містах, промислових центрах і в районах вулканічної активності його кількість зростає.

Атмосферні гази діють на живі організми 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 бульбашкових бактерій, для яких він є продуктом споживання. Однак кисень та азот не відіграють такої ролі як оксид Карбону. Навіть незначні коливання його вмісту є дуже важливими для фотосинтезу. Деяке збалансування оксиду Карбону 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. Вміст водяної пари залежить від температури повітря: чим вища температура, тим більше пари містить повітря. Завдяки наявності в повітрі пароподібної води є можливими такі атмосферні явища, як веселка, рефракція сонячних променів і т.п. У перезволоженому повітрі „народжуються" кислі дощі.

Пил в атмосферу поступає під час вулканічних вивержень, піщаних і пилових бур, при неповному згоранні палива на ТЕЦ і т.д.

Густина атмосфери змінюється з висотою: біля поверхні Землі вона найвища, з підняттям вверх зменшується. Так, на висоті 5,5 км густина атмосфери в два рази, а на висоті 11 км – в чотири рази менша, ніж в приземному шарі.

4.2. Водне середовище

Води в природі є величезна кількість. Сукупність всієї води називають *водним середовищем* або гідросферою. Отже, гідрос-фера це водна оболонка Землі, яка є сукупністю океанів, морів, континентальних вод та льодових шарів.

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 завісі частинок неорганічних і органічних речовин,

а також із живих органічних тіл, котрі втримуються в системі за рахунок різних співвідношень маси, постійного перемішування

і переміщення водних мас або активної протидії силі тяжіння з боку живих організмів.

До поняття гідросфери включають і дно водоймища (тверда фаза), і приводний шар повітря (газоподібна фаза). Велике зна-чення мають площини контактів цих фаз: дно-вода, вода-пові-тря. Це складні біогоризонти, насичені живими організмами. Відомо, що основну масу гідросфери Землі утворюють води Світового океану (95,5 % за об'ємом), які містять величезну кіль-кість органічної речовини, в тому числі незначну частку живих організмів – не більше 3 млрд. т., або 0,15 %.

Вода, в якій розпочалося життя на Землі визначається її *фізичними властивостями*, зокрема, прозорістю, щільністю, теплопровідністю і теплоємністю, а також текучістю. Остання зумовлює циркуляцію в озерах і ставках.

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.

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 водо-ймах, так і в морях має сезонний характер.

ЦІКАВО

До прісних вод належать стоячі та проточні води. 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 швидко текучих вод є екологічне пристосування – *реотропізм*: тварини приймають певне положення відносно течії і намагаються подолати її.

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:

– *оліготрофні* (небагаті на корм) – глибоководні озера з низь-кою температурою в нижніх шарах водяної товщі, багатої на кисень. У цій воді добре розвиваються лососеві, форель (озера – Пісочне на Поліссі, Синевир у Карпатах). Тут повільніше розклада-ються органічні відмерлі рештки і вода в них блакитна і прозора;

– *еутрофні* (багаті на корм) – не глибокі. Придонні води мають більшу температуру, ніж оліготрофні. Тут добре розви-ваються різноманітні організми, а також добре перебігають процеси їх відмирання і розпаду. Вода в таких водоймах зелена. Риби тут задовольняються невеликою кількістю кисню;

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

У прісній і, особливо, морській воді, порівняно з повітрям, значно більша кількість вуглекислого газу. Наприклад, у морській воді його міститься від 40-50 $см^3$/л (у вільній або зв'язаній формі), що в 150 разів перевищує його концентрацію в атмосферному повітрі). Вуглекислий газ відіграє значну роль у забезпеченні про-

цесу фотосинтезу водяних зелених рослин, а також формуванні вапняних утворень (раковин, панцирів) безхребетних.

У природних водах концентрація солей різна. Наприклад, у прісних водах вища карбонатність (близько 80 %), у морських більше хлоридів (у Чорному морі їх 80,7 %), а в Аральському і Каспійському морях, крім хлоридів (близько 60 %), присутні суль-фати (30 %). Важливою складовою прісних вод є сполуки кальцію, які часто відіграють роль обмежуючого фактора. Розрізняють води „м'які" (кальцію 9 мг/л) і „тверді" (понад 25 мг/л).

Отже, вода здійснює не тільки безпосередній вплив на фізі-ологію організмів, а й змінює інші екологічні фактори такі, як температура, аерація ґрунту, засвоєння рослинами елементів живлення тощо. Крім того, вода є середовищем життя значної кількості організмів, серед яких виділяють:

а) *планктон* – це нездатні до протидії течіям дрібні рослини (фітопланктон) та тварини (зоопланктон), якими вони розно-сяться на значні відстані. Їхня адаптація пов'язана із забезпечен-ням плавучості: збільшення питомої поверхні тіла, зниження його щільності (полегшення скелетних елементів, накопичення жиру, наявність газових вакуоль) та ін.

б) *нектон* – більшість риб, головоногих молюсків, китоподібні, які здатні до активного пересування у товщі води незалежно від напрямків течій. Вони мають обтічну форму тіла та добре розви-нені органи руху;

в) *бентос* – донні організми (форамініфери, поліпи, круглі та багатощетинкові черви, двостулкові молюски, деякі ракоподібні, голкошкірі, придонні риби, деякі водорості, бактерії тощо). Вони здатні прикріплюватися до дна, заглиблюватись у його товщу або пересування по ньому.

г) *перифітон* – мешканці різних утворень у товщі води (днища кораблів, гідротехнічні споруди, каміння тощо). До них належать бактерії, найпростіші, гриби, водорості, губки, черви, ракопо-дібні, двостулкові молюски тощо, які мають різноманітні засоби

прикріплення до субстрату. Ці істоти поширюються на певних фазах життєвого циклу (у вигляді спор, личинок);

д) *нейстон* – сукупність організмів (водорості та дрібні безхребетні), що живуть біля поверхневої плівки води, на межі водного та повітряного середовищ. Великий вклад у розвиток учення про нейстон вніс український вчений акад. Ю.П. Зайцев[21].

Водне середовище існування за своїми умовами значно відрізняється від наземно-повітряного. Вода має високу густину, менший вміст кисню, значні перепади тиску. Крім того, різні типи водойм відрізняються за концентрацією солей, швидкістю течій, промерзанням тощо. Тому мешканці водойм – *гідробіонти* мають адаптації як до існування у водному середовищі взагалі, так і до певного типу водойм чи зони Світового океану.

Важливими фізичними властивостями води є її висока щіль-ність, яка послаблює земне тяжіння, що дає змогу гідро біонтам мікроскопічних розмірів перебувати у зваженому стані. Більші за розміром гідробіонти для полегшення плавання знижують свою щільність, включаючи до складу тіла велику кількість води (медузи), жирових крапель (діатомові водорості), повітря (ламі-нарії і молюск наутілус), 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 „ширяння" у водній товщі.

4.3. Ґрунт як середовище існування

Ґрунти відносяться до літосфери, яка є частиною біосфери, що займає верхні шари земної кори (від 2 до 8 кілометрів) з живими організмами і біогенними осадовими породами. Ґрунтовий шар

[21] Зайцев Ю.П. Морская нейстонология. – Киев: «Наукова думка», 1970. – 264 с.

Землі складає педосферу (грец. *pedis* – нога) і займає проміжне положення між приземною частиною атмосфери (аеробіосфе-рою), фітобіосферою та літобіосферою. Педосфера відіграє роль глобального фіксатора та акумулятора сонячної енергії, яка в процесі фотосинтезу накопичується продуцентами. *Ґрунтом* вважається узагальнене найменування будь-якої гірської породи (осадової, магматичної, метаморфічної), яка залягає переважно в межах зони вивітрювання земної кори. Його розглядають з інже-нерно-геологічної (будівельної) точки зору при загальному під-ході до особливостей земної поверхні (твердий, пухкий, мерзлий
і т. п.), або при різних формах ведення сільського господарства (відкритий, закритий) і власне ґрунтів.

Формування ґрунту. Розвиток ґрунту відбувається в резуль-таті взаємодії фізичних, хімічних і біологічних процесів. Серед перших можна назвати нагрівання й охолодження, відтавання й замерзання, діяльність льодовиків, морських хвиль, річкових потоків і вітру. Не менш важливі й хімічні реакції, що сприяють виникненню ґрунтів. Особливо це реакція гідролізу, що приво-дить до розкладання мінералів і утворенню гідроокисів. Окисні процеси на зовнішній стороні гірських порід сприяють їхньому швидкому руйнуванню, а у вапняних подах велике значення має їхнє розчинення водою й перенесення нею на більші від-стані. Вплив лишайників і мохів, що перехоплюють органічні залишки навіть на вертикальних поверхнях, виділення ними слабких кислот викликає ґрунтоутворювальні дії.

Незабаром укорінені тут вищі рослини своїми корінням роз-колюють навіть вулканічні та осадкові породи.

Відома катастрофа на о-ві Кракатау в 1883 р. (Індонезія) після його вулканічного вибуху знищила не лише ґрунт, а і всіх назем-них мешканців, однак через 50 років природні комплекси пов-ністю відновилися без участі людини. На островах Азовського моря, що утворюються внаслідок морської абразії, ґрунт з'яв-ляється вже через 2-3 роки, чому сприяє осідання його часток з

морської води, забрудненої органічними речовинами. Із твердих гірських порід, звичайно, цей ресурс виникає набагато пізніше, але на думку класиків ґрунтознавства, залежно від мінералу, шар ґрунту в 1 см утворюється за 100-1000 років.

Властивості ґрунтів. Основними властивостями ґрунтів є створення умов життя для рослин. З розвитком цивілізації ґрунти стали важливими земельними ресурсами, що забезпечують найбільш дешевими продуктами харчування людей. Вони відіграють активну роль в очищенні природних і стічних вод, які крізь них фільтруються. Ґрунтово-рослинний покрив є регулятором водного балансу суші, оскільки він поглинає, утримує й перероз-поділяє велику кількість атмосферної вологи. Це універсальний біологічний фільтр і нейтралізатор багатьох видів антропогенних забруднень. Але головною властивістю ґрунту є його родючість, яка залежить від механічного складу, структури та біологічних компонентів, а також наявності в ньому води й повітря.

За структурою материнської породи, виділяють: грубозерни-сті піски – від 0,2 до 2,0 мм; дрібнозернисті – від 0,2 мм до 20 мм; суглинки – від 2 до 20 мм; мінеральні колоїди (глина) – менше 2 мм; компоненти крупніше 2 мм являють собою гравій.

Родючість ґрунту й швидкість його дозрівання зростає у міс-цях гніздових колоній водоплавних птахів, скупчень копитних,
а також періодичної діяльності вулканів і морських припливів. Родючість ґрунту та його стійкість проти ерозії у значній мірі залежать від структури. „Гарним" вважається ґрунт із губчатою або грудкуватою консистенцією з безліч пор – він еластичний, пружний і має достатню проникність для води й повітря.

Вивчити структуру можна при розгляді ґрунтового профілю (рис. 2), що відтворює особливості взаємодії клімату, рослин-ності, ґрунтових організмів і впливу антропогенної діяльності на материнську гірську породу протягом тисячоліть.

Дуже важливими є опади, які важливим джерелом для фото-синтезу рослин і підтримки життя всіх організмів (бактерії,

гриби, водорості, земляні черви, рослини). Саме опади у поєд-нанні з рельєфом місцевості визначають швидкість і масштаби нормальної або прискореної ерозії. При цьому відбувається част-кова компенсація за рахунок повернення в ґрунтову масу свіжих матеріалів, утворених під час руйнації гірських порід

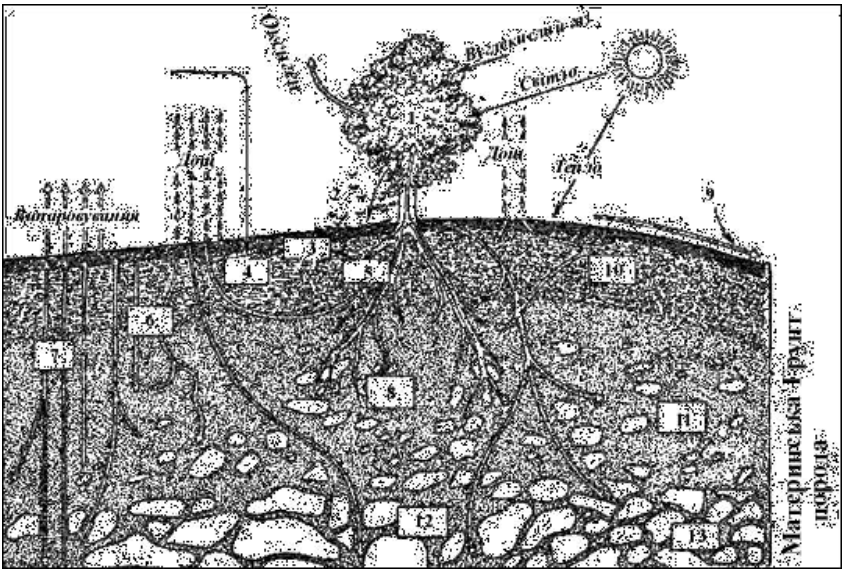


Рис. 2. Розвиток ґрунту під впливом різних чинників (Оуэн, 1977):
1 – синтез органічної речовини; 2 – повернення органіки і мінеральних речовин у ґрунт; 3 – мікроорганізми; 4 – фіксація азоту; 5 – розклад опаду; 6 – капілярний рух; 7 – рух водяної пари; 8 – зруйнована материнська порода; 9 – поверхневий стік і типова ерозія; 10, 11 – уламки материнської породи; 12 – просочування води і вимивання солей; 13 – вивітрена материнська порода

У поверхневих шарах ґрунту, куди надходить найсвіжіша від-мерла органічна речовина, знаходиться велика кількість орга-нізмів-руйнівників – бактерій, грибів, черв'яків, найдрібніших

членистоногих і ін. Їх активність забезпечує розвиток верхніх шарів ґрунту, тоді як фізичне і хімічне руйнування материнської породи забезпечує утворення нижніх шарів ґрунту.

В будові ґрунту, як правило, виділяють три шари, які назива-ються *горизонтами*: А, В та С. В свою чергу горизонт А також ще поділяють на три шари (табл. 2).

Таблиця 2

Характерні риси ґрунтових горизонтів

A_0	– Головним чином відмерла органічна підстилка. В цьому горизонті проживає більшість ґрунтових організмів
A_1	– Гумусний шар, який утворився частково розкладеними органічними рештками та мінеральними компонентами ґрунту
A_2	– Горизонт, в якому відбувається посилене вимивання мінеральних іонів ґрунту. Саме тут зосереджена коренева система рослинних організмів, тому що розчинні мінеральні речовини та їх іони більш доступні для рослин
B	– Горизонт, в якому міститься незначна кількість органіч-ної речовини і за хімічним складом подібний до материн-ської породи. Саме тут відбувається накопичення іонів, які вимиваються з верхнього горизонту A_2
	– Тут знаходиться, головним чином, слабко вивітрений С матеріал, який за своїм складом дуже близький до материн-ської породи

За хімічним складом ґрунт суттєво відрізняється від своєї материнської породи. Він складається з мінеральних, органічних і органо- мінеральних речовин. Головною особливістю хімічного складу ґрунту є присутність у ньому специфічної групи органіч-них 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 різноманіт-них продуктів ґрунтоутворення, а головне – у живленні рослин.

Тому дуже важливо знати його склад та властивості (реакцію, буферність, осмотичний тиск) і динаміку.

Ґрунтові порожнини заповнені водою або повітрям. Завдяки наявності вологи умови існування дрібних організмів у ґрунті наближаються до подібних у водоймах. Вологість ґрунту завжди вища, ніж повітря, і тому різноманітні організми можуть легше пе- реживати там посушливий період. Ґрунт характеризується порівняно невеликими добовими й річними коливаннями тем-ператури. Це дає можливість наземним організмам мігрувати в товщу ґрунту й там переживати в активному чи неактивному стані період низьких або підвищених температур. У ґрунті є значні запаси органічних речовин, що створює кормову базу для різноманітних організмів.

Для ґрунтового населення характерні такі найпростіші: кореневіжки, серед яких найбільш поширені окремі види амеб; джгутиконосці; інфузорії.

Окрім найпростіших у ґрунті мешкає значна кількість біль-ших за розмірами безхребетних тварин: черв'яки, енхітриди, рачки, комахи, павуки, кліщі, нематоди та ін. Усі ці організми беруть участь у виникненні та розвитку в ґрунті численних про-цесів, з яких найважливішими є процеси перетворення нітро-ген- та карбоновмісних речовин та сполук (процеси мінераліза-ції). Все це населення ґрунту – *едафобіус* (грец. *edaphos* – ґрунт і *bios* – життя) живе в умовах цього середовища, взаємодіючи між собою, утворюючи своєрідний комплекс, який визначає родю-чість ґрунту та умови для життя в ґрунті.

Як пристосування до життя в ґрунті у представників едафобі-уса в процесі еволюції виникли певні властивості. Наприклад, у тварин – валькувата форма тіла, дрібні розміри, дихання шкірою, редукція очей, безбарвність покривів, сапрофагія (властивість харчуватися відмерлими залишками інших організмів). Поряд з анеробами широко представлені анаероби (здатні існувати без наявності кисню). Види, які живуть у ґрунтовому середовищі,

називають *педобіонтами* (грец. *Pedis* – нога і *biontos* – життєздат-ний) або *едафобіонтами* (грец. *edaphos* – ґрунт і *biontos*– життєз-датний).

Внаслідок чисельних фундаментальних досліджень було встановлено, що мікроорганізми поширені на поверхні всієї зем-ної кулі. Разом з тим було звернено увагу на інший факт: перебіг та активність ґрунтових мікробіологічних процесів в окремих географічних районах бувають різними. У південних районах ґрунтові процеси розвиваються більш активно, ніж у північних.

Чисельність ґрунтової мікрофлори дуже змінюється не тільки протягом року, а й у невеликих проміжках часу, що є наслідком динаміки температури, вологості, стану рослинного покриву та ін. Окультурення ґрунтів призводить до збільшення ґрунтового мікронаселення. Коливання чисельності деяких груп мікроорга-нізмів більше виражено в південних ґрунтах, де влітку відзнача-ється дефіцит води. Навесні майже в усіх ґрунтах спостерігається активізація ґрунтових мікробіологічних процесів.

Співвідношення окремих груп мікроорганізмів у різних типах ґрунтів також не однакове. Ґрунти північної зони значно бідніші на спороутворюючі бактерії та актиноміцети, ніж південні, а від-носне число грибів у південних ґрунтах більш низьке. Активність нітрифікуючих процесів підвищується від півночі до півдня. Зі зростанням населення Землі, дуже посилився тиск людини на земельні ресурси. Наразі більша частина ґрунтів, придатних для виробництва харчів, у світі вже використовується (рис. 3).

За незначного різноманіття (сірі лісові, підзолисті, лучні та ін.) найбільш родючими на території України є чорноземи та каштанові ґрунти. У нас зосереджена п’ята частина всіх чорнозе-мів світу, потужність гумусового профілю яких складає 60-85 см,
а каштанових – 50-60 см за вмісту гумусу 3,0-6,5 %. Внаслідок надінтенсивного використання та недокомпенсації органіч-ними речовинами вони втрачають 500-700 кг/га гумусу на рік або в середньому за кожні 5 років на всій території країни – 0,05 %.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Ґрунт є складним утворенням, у якому важливу роль відіграють біологічні компоненти. Він, як ніяке інше середовище, рясно заселений різними тваринами і мікроорганізмами, залишаючись при цьому основним життєвим субстратом для рослин. Ґрунтова фауна, або *едафон*, включає представ-ників багатьох найвищих за рангом таксонів. Вважається, що близько 90 % видів комах на тих чи інших стадіях свого онтогенезу пов'язані з ґрунтом. В особливо сприятливих для життя умовах на 1 м$_2$ шару ґрунту і підстилки налічується до 1,5 білліона найпростіших, до 20 млн. нематод.

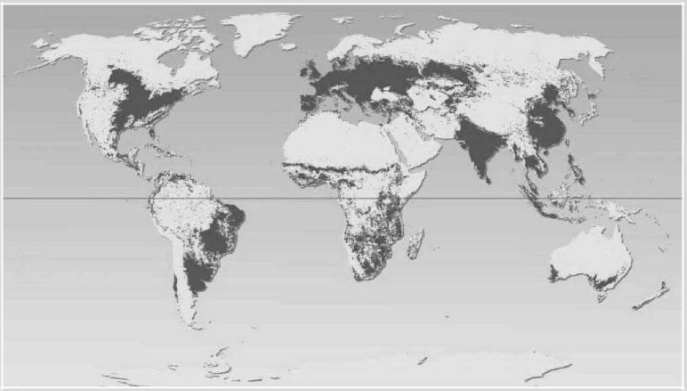


Рис. 3. Території, на яких обробляється більше 30 % ландшафту

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, спу-шують ґрунт, покращують його фізичні і водні властивості.

В земляних нірках гніздяться берегові ластівки, рибалочки, сиворакші. Різноманітний і багатий органічний світ ґрунту відіграє важливу роль у його трансформації. Прискорюючи

розклад і загальний кругообіг речовин, ґрунтові редуценти, 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.

У кожній кліматичній та ґрунтовій зоні є провідні чинники, які позначаються на біології та складі мікрофлори. У кожному випадку діє не один якийсь чинник, а єдиний складний комп-лекс чинників, які визначають загальне формування мікробних угруповань. До провідного чинника приєднуються інші, менш значні, але суттєво важливі і характерні для кожного місця про-живання.

Ґрунт, як середовище життя, за певною кількістю власти-востей, займає проміжне місце між водним та повітряним. Температурний режим, відсутність світла, низький уміст кисню, значне зволоження, присутність значної кількості солей та орга-нічних речовин у ґрунтовому розчині поєднують ґрунт з водним середовищем. Поверхневі шари ґрунту, де спостерігаються різкі зміни температурного режиму, регулярне і часто значне вису-шування, достатнє забезпечення повітрям, в тому числі, киснем, створюють наземно – повітряне середовище життя.

4.4. Організм як середовище життя

Поява організменного середовища життя на Землі проходила майже одночасно з появою живих організмів. Використання одних живих організмів іншими в якості місця існування не лише дуже давнє, але і широко розповсюджене явище. Фактично немає жодного виду, що не містить паразитів. Організм, в якому

поселяються інші організми, називають хазяїном. При цьому чим вище організація хазяїна, чим складніше і більше диферен-ційовані його органи і тканини, тим більше різноманітні умови,
у яких можуть поселятися співмешканці і паразити. Як середо-вище життя живий організм хазяїна характеризується рядом специфічних особливостей: наявністю для його мешканців великої кількості легкозасвоюваної їжі, постійністю темпера-турного, сольового і осмотичного режимів, відсутністю загрози висихання, захищеністю від ворогів. Одночасно з цим, пробле-матичними для співмешканців живих організмів, виступають наступні чинники: нестача кисню і світла, обмеженість життє-вого простору, подолання захисних реакцій хазяїна, тобто його „активного імунітету" і поширення від однієї особини хазяїв до інших. Крім того, це середовище завжди обмежене в часі тер-міном життя хазяїна, оскільки організм служить середовищем життя лише в живому стані. Організми, що населяють трав-ний тракт „хазяїна", його внутрішні органи і тканини, нази-ваються *ендобіонтами* (греч. *ендоп* – усередині і *biontos* – що живе). Їх усіх можна вважати паразитами кишковика хазяїна, але за своїм значенням вони відносяться до різних трофічних груп: справжні паразити (що завдають шкоди хазяїну), гіпер-паразити або надпаразити („паразит на паразиті"), мутуалісти (корисні хазяїну), коменсали (нахлібники і квартиранти, що не завдають шкоди хазяїну) і інші співмешканці, що мешкають усередині хазяїна.

Відносна стабільність сприятливих екологічних умов орга-нізменного середовища життя дає ряд переваг ендобіонтам, але в той же час обмежує можливості їх розселення, сповільнює проходження життєвих циклів порівняно з вільноживучими видами. Паразити і інші співмешканці (коменсали та ін.) при-стосувалися до життя в певних органах і тканинах хазяїна, до певного його віку (стадії розвитку) і фізичного стану хазяїна. В процесі еволюції у ендобіонтів виробилися особливі властиво-

сті. Наприклад, для внутрішніх паразитів характерна редукція органів чуття, спрощення кишковика. Тобто спостерігається спрощення тіла паразита в порівнянні з вільноживучими його предками і родичами. В той же час спостерігається поява орга-нів прикріплення, вироблення систем захисту від імунітету хазяїна. Істотного розвитку досягають органи розмноження, що забезпечують високу плодючість. Ендобіонтам властиві досить складні цикли розвитку зі зміною одного або декількох проміж-них хазяїв.

Незважаючи на труднощі проникнення в організм хазяїна, ендобіотична фауна і флора давно і широко представлені в живому світі. Надзвичайно висока плодючість і складні жит-тєві цикли розвитку дозволяють їм виживати у боротьбі за існування.

Таким чином, усі види які існують на Землі, мають складну систему пристосувань до життя у своєму середовищі. Їх вла-стивості відображають особливості того або іншого середо-вища життя.

Причому в представників різних груп живих організмів, у тому числі і дуже далеких один від одного по спорідненості, які населяють одне і те ж місце існування, розвиваються схожі вла-стивості, схожі типи пристосувань, у тому числі і пристосування до спільного проживання в одному середовищі.

§5. ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ СЕРЕДОВИЩА

Довкілля можна описати значною кількістю показників, які можуть мати стабільні або досить мінливі характеристики, але не всі вони є екологічними факторами. Лише той елемент сере-довища, який здатен впливати на організм, хоча б протягом однієї фази індивідуального розвитку називається *екологічним фактором*.

5.1. Класифікація екологічних факторів

Екологічні фактори можуть бути об'єднані за природою їхнього походження або залежно від їхньої динаміки та дії на організм.

Існують такі класифікації екологічних факторів:

– за характером дії (інформаційні, енергетичні, фізичні, хімічні);

– за середовищем виникнення (атмосферні, водні, фізіоло-гічні, генетичні, екосистемні);

– за фактором часу (еволюційні, історичні, діючі);

– за ступенем впливу (летальні, екстремальні, обмежу-вальні);

– за об'єктом впливу (індивідуальні, групові, видові).

За характером походження розрізняють (рис. 4): абіотичні, тобто фактори неживої природи (температура, вологість, світло, рельєф); біотичні – фактори взаємодії живого з живим (мутуа-лізм, паразитизм, хижацтво, коменсалізм, вільна конкуренція); антропогенні – пов'язані з господарською діяльністю людини.

Існує думка (А. С. Мончадський)[22], що пристосувальні реакції організмів залежать від періодичності впливу на них екологіч-них факторів і, за цією ознакою, виділяють первинні періодичні, вторинні періодичні та неперіодичні фактори (табл. 3).

До першої групи відносять фактори, пов'язані з обертанням Землі навколо Сонця та своєї осі, наприклад, зміна пори року, зміна дня і ночі, тощо. Цим факторам властива встановлена періодичність, вони були ще до виникнення життя на Землі. Організми, що виникли, змушені були відразу адаптуватись до цих факторів.

Адаптаційні механізми організмів до дії первинних періо-дичних факторів є спадковими. Вторинні періодичні фактори,

[22] Мончадский А.С. Классификация факторов окружающей среды // Зоол.Журнал. 1958. Т. 37. Вып. 5. С.680 – 690.

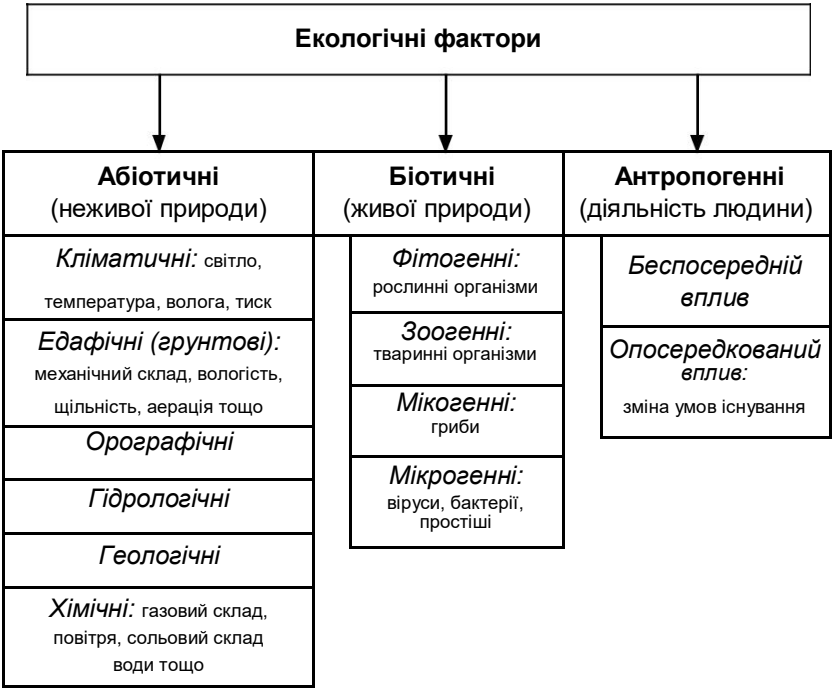


Рис. 4. Класифікація екологічних факторів

наприклад, вологість, температура, тощо, є наслідком первин-них періодичних факторів. В процесі життєдіяльності організми змушені до них постійно пристосовуватись. Неперіодичні фак-тори – це різні стихійні явища, які, в більшості випадків, не про-являють періодичності. До неперіодичних факторів часто відно-сять і антропогенні, – вони виявляються раптово й нерегулярно. Нерідко рівень такого впливу виходить за межі пристосуваль-них можливостей організмів.

Усі екологічні фактори є мінливими, тому організми змушені весь час пристосовуватись до них. Внаслідок цього, в живих організмах виникають специфічні пристосувальні механізми і реакції на зміну екологічних факторів, які називають *адапта-*

Таблиця 3

Класифікація екологічних факторів за О.С. Мончадським (1958)

Екологічні фактори		
Періодичні		Неперіодичні
Первинні	Вторинні	
1. Сонячна постійна	1. Вологість повітря (зв'язок з t°)	1. Гроза
2. Обертання планети та сонця	2. Рослинна їжа, зв'язок з вегетаційним циклом.	2. Пожежа
3. Припливи і відпливи	3. Сезонні зміни жертв або господарів є факторами, до яких пристосовуються паразити і хижаки.	3. Вітер
4. Інтенсивність світла	4. Коливання рівня води, вміст кисню, прозорість, солоність. Періодичність нестійка у зв'язку з тим, що залежність від первинних факторів слабка	4. Усі форми діяльності людини
5. Сила тяжіння	5. Біотичні внутрішньовидові впливи	5. Дії хижаків, паразитів і патогенних організмів

цією. Здатність до адаптації – одна з властивостей життя, що забезпечує саму можливість його існування і вона виявляється на всіх рівнях організації – від біохімічної реакції в організмах і поведінки окремих істот до будови і функціонування екологіч-них систем.

Іншими словами, *адаптація* – це здатність організму вза-ємодіяти з середовищем для підтримання стану внутрішньої динамічної рівноваги, тобто *гомеостазу* організму, що забез-печує безперервність його існування в часі через нащадків. На різних рівнях організації живої матерії механізми адаптації є різними.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Природно, що пристосованість до одного фактора довкілля, наприклад, підвищеної вологості, не дає організму такої ж адаптованості до інших умов середовища (температури, тощо). Ця очевидна закономірність сформульована як ***закон відносної незалежності адаптації:*** *висока адаптованість до одного з екологічних факторів не дає такого ж ступеня пристосування до інших умов життя* (навпаки, вона може обмежити ці можливості через фізіолого-морфо-логічні особливості організмів).

Оскільки організми, що живуть у близьких умовах існування, змушені стикатися зі схожими обмеженнями та можливос-тями, у відповідь на них вони виробляють близькі функці-ональні реакції. Наприклад, види водного середовища зму-шені підтримувати певний осмотичний тиск; всі організми пристосовуються до певного температурного режиму тощо. Існує велика кількість правил адаптації до тих чи інших умов життя. Відмітимо ***енергетичне правило повер-хонь***: відношення продукованого особиною гомойотерм-ного тваринного тепла до одиниці площі поверхні її тіла приблизно однакове. Воно коливається біля величини в 1000 ккал/м$_2$/доба. Відносна тепловіддача в усіх організмів росте зі зменшенням їх розмірів, оскільки маса тіла пропо-рційна кубу (об'єму), а поверхня – лише квадрату його діа-метра. Правило поверхонь явно перекликається з правилом Бергмана (розд. І, §3) і служить основою для його прояву.

Оскільки організми, що живуть у близьких умовах існування, змушені стикатися зі схожими обмеженнями та можливостями, у відповідь на них вони виробляють близькі функціональні реак-ції. Наприклад, види водного середовища змушені підтриму-вати певний осмотичний тиск; всі організми пристосовуються до певного температурного режиму тощо. Існує велика кіль-кість правил адаптації до тих чи інших умов життя. Відмітимо

енергетичне ***правило поверхонь***: відношення продукованого особиною гомойотермного тваринного тепла до одиниці площі поверхні її тіла приблизно однакове. Воно коливається біля вели-чини в 1000 (ккал/м$_2$)/доба. *Відносна тепловіддача в усіх організ-мів росте зі зменшенням їх розмірів, оскільки маса тіла пропо-рційна кубу, а поверхня – лише квадрату його діаметра (об'єму)*.

Правило поверхонь слугує математичною основою для роз-криття інших екологічних закономірностей. У 1847 р. німецький біолог К. Бергман у монографії „Про зв'язок економії тепла у тва-рин з їх розміром" сформулював правило, згідно з яким, тварини, що мешкають у холодному кліматі, мають більші розміри тіла, ніж їх родичи – у теплих. А у 1877 р. американський орнітолог Дж. Ален обґрунтував еколого-морфологічне правило, за яким теплокровні тварин, що мешкають у холодному кліматі, мають коротші кінцівки, ніж споріднені види у теплому. Завдяки цьому тварини, що мешкають у холодних природних умовах, набувають меншої питомої поверхні тіла і, як наслідок, втра-чають менше тепла. Правило Алена також діє і по відношенню до людей: найкоротші (відносно розмірів тіла) руки, ноги та ніс притаманні аборигенам Гренландії, а найдовші руки та ноги – масаям, які мешкають переважно в Кенії та в північній Танзанії.

Екологічні закономірності організмів, що стосуються роз-витку біосистем чи їх адаптацій до життєвого середовища, безпо-середньо та тісно пов'язані з групою виявлених правил взаємодії
в системах „організм- середовище". Розділення цих закономір-ностей на групи чисто умовне, власне як і всіх інших узагаль-нень. Багато з них з однаковим успіхом та логічністю можуть бути включені до будь-якої з визначених нами груп. Все зале-жить від завдання досліджень та мети аналізу.

Залежно від кількості й сили впливу, один і той самий фак-тор може мати протилежне значення для організму, наприклад, вплив температури. Крім того, наявність того чи іншого фак-тору може бути життєво необхідною для одних видів і не мати

ніякого значення для інших, наприклад, вплив світла на рос-лини та ґрунтових безхребетних. В залежності від сили дії того чи іншого екологічного фактора, умови існування особин виду можуть бути оптимальними, неоптимальними або відповідати проміжному рівню.

5.2. Принцип лімітуючих факторів

Екологічні фактори можуть по-різному впливати на живі організми:

– як *подразники* вони зумовлюють пристосувальні зміни функцій організму;

– як *обмежувальні* унеможливлюють існування організмів за певних умов;

– як *сигнали вказують* на зміни інших факторів середовища. У впливі факторів середовища на організми та реакціях останніх на цей вплив виявлені певні закономірності, причому вони стосуються факторів будь-якого походження. Кожний екологіч-ний фактор впливає на живі організми позитивно чи негативно, залежно від сили прояву його дії. Сприятливу силу впливу фак-тору, тобто таку, що забезпечує найкращі або оптимальні умови життєдіяльності особин, називають *зоною оптимуму еколо-гічного фактора*. Будь-яке відхилення від оптимуму негативно впливає на розвиток організмів – чим більші відхилення, тим сильніше пригнічується організм.

Закон оптимуму – *<u>фактори</u> позитивно впливають на організми лише в певних межах. Недостатня або надмірна їх дія позначається на організмах негативно* (рис. 5).

Зона оптимуму і критичні межі витривалості живих орга-нізмів стосовно якогось екологічного фактора можуть змі-нюватись залежно від того, з якою силою і в якому поєднанні діють одночасно інші екологічні фактори, наприклад, низька

температура і вологість. Цей принцип одержав назву ***закону взаємодії факторів***. Взаємодія екологічних факторів виявля-ється у їх *частковій взаємозамінності*, наприклад, в'яненню рослин можна запобігти збільшенням вологості ґрунту і зни-женням температури повітря. Проте, взаємна компенсація дії факторів не може бути безмежною і повністю замінити один фактор на інший неможливо.

Якщо хоча б один із екологічних факторів наближається до критичної межі або перевищує її, то, незважаючи на оптимальну дію інших умов середовища, організму загрожує загибель, а цей фактор стає для нього *обмежувальним або лімітуючим*. Вони можуть бути як абіотичними (наприклад, нестача тепла, вологи або їх надлишок, різка зміна освітленості тощо), так і біотич-ними факторами (наприклад, зайнятість території більш силь-ним конкурентом, нестача запилювачів квітів тощо).



Рис. 5. Оптимальні умови життєдіяльності організмів

Гіпотеза про те, що *витривалість організму визначається слабкою ланкою в ланцюзі його екологічних потреб*, вперше була висунута і доведена Ю. Лібіхом у 1840 році. Вивчаючи вплив вмісту мікроелементів у ґрунті на ріст рослин він зазначив, що ріст залежить від того елементу, який є в мінімальній кількості. Цей висновок відомий в екології як ***закон мінімуму***. Значення цього закону полягає в тому, що він дає можливість визначити, з чого починати пошук у разі потреби аналізу умов довкілля.

З часу встановлення Ю. Лібіхом цього закону вченими було відмічено, що сам закон при застосуванні на практиці потребує уточнення. *Ю. Одум* (1975), для застосування закону мінімуму пропонує користуватись двома допоміжними принципами.

Перший допоміжний принцип: закон Лібіха можна застосовувати без уточнень тільки до умов стаціонарного стану, тобто тоді, коли приток енергії та речовин регулюється її витоком, тобто система знаходиться у стані рівноваги. Перший допоміж-ний принцип Ю. Одума є і обмежувальним. Акцентуючи увагу на ньому, Ю. Одум звертає увагу на те, що система характеризу-ється динамікою і тому, на його думку, введення цього принципу обмежить похибки, які виникають при довготривалих дослі-дженнях екосистем.

Другий допоміжний принцип – *торкається взаємодії факторів*. Було відмічено, *що в певних умовах висока концентрація або доступність певної речовини, або дія другого, не лімітуючого фактору, може змінювати потребу у мінімальній кількості речовини*. Прикладом може бути заміна використання молюс-ками кальцію стронцієм, або такий приклад: якщо рослини живуть в умовах малої освітленості, то вони споживають менше Цинку, тощо.

Другий допоміжний принцип, уведений Ю. Одумом, вказує на неможливість аналізу стану системи на основі невеликої кількості елементів. Саме другий допоміжний принцип показує на необхідність комплексного аналізу при будь-якому екологіч-ному дослідженні.

Отже, Ю. Одум відзначив два основних обмеження щодо використання закону мінімуму:

– *обмежувальний*, тобто закон виконується тільки в статич-них умовах середовища;

– *взаємодії факторів*, тобто при зміні інших екологічних факторів величина сили дії обмежувального фактора може змі-нюватись.

ЦІКАВО

Закон мінімуму Ю. Лібіха лежить в основі всіх виявлених окремих закономірностей у взаємовідносинах типу „орга-нізм – середовище". В найпростішому вигляді основний закон мінімуму Ю. Лібіха стосується успішності росту і вели-чини врожаю сільськогосподарської рослини, що залежать від речовини, яка міститься в ґрунті в мінімумі в порівнянні з іншими агрохімічно необхідними речовинами. Цей закон було сформульовано в 1840 р. задовго до виникнення еко-логії як науки. Згодом закон мінімуму було витлумачено як дію будь-якого екологічного фактору, що знаходиться в міні-мумі у порівнянні з іншими екологічними впливами. Іноді закон мінімуму розширюють до правила, що вказує на роль екологічних факторів в розповсюдженні та кількісному роз-витку організмів. Це зовнішні умови. Але можлива трактовка закону мінімуму також і „зі сторони" організму: *витри-валість організму визначається найслабшою ланкою в лан-цюгу його екологічних потреб* – життєві можливості лімі-туються екологічними факторами, кількість та якість яких наближена до необхідного організмові мінімуму. Подальше зниження або погіршення цих факторів веде організм до загибелі. Це „крайня" трактовка закону мінімуму, яка доволі далеко відхиляється від первинного його розуміння, але така, що має більш широке екологічне значення.

Додаткове *правило взаємодії факторів* в законі мінімуму: організм в певній мірі здатний замінити дефіцитну речо-вину або інший діючий фактор життя функціонально близь-кою речовиною чи фактором (наприклад, одну речовину іншою, хімічно близькою) – викликало потік аналогічних постулатів. Серед них ***закон відносності дії лімітуючих факторів, або закон Лундегарда – Полєтаєва:*** *форма кривої росту чисельності популяції (її біомаси) залежить не тільки від однієї речовини з мінімальною концентра-цією, а й від концентрації та властивостей інших іонів, що є в середовищі*. Вони як лімітуючі фактори складають „системи Лібіха" або „L-систему" (закон сформульовано Лундегардом у 1957 р.).

Важливою поправкою та доповненням служить ***закон неоднозначної (селективної) дії фактора на різні функ-ції організму:*** *будь-який екологічний фактор неоднаково впливає на функції організму, оптимум для одних процесів, наприклад, дихання, не являється оптимумом для інших, наприклад, травлення, і навпаки.*

Додаткове правило заміщення дефіцитних речовин закона мінімуму Ю. Лібіха було поглиблене Е. Рюбелем у 1930 р. у вигляді ***закону (ефекта) компенсації (взаємозамінно-сті) факторів:*** відсутність або недостатність деяких еко-логічних факторів може бути компенсована іншим близьким (аналогічним) фактором. Наприклад, недостача світла може бути компенсована для рослини достатком вуглекислого газу. Окремим випадком закону відносності дії лімітую-чих факторів Лундегарда – Полєтаєва та закону компенса-ції факторів Рюбеля є ***ефект Лундегарда – Стиберга – Якобсона:*** *збільшення біомаси рослини при постійному або навіть зниженому вмісті одного з елементів живлення*.

В.В. Альохін сформулював близьке до вищевказаних ***правило заміщення екологічних умов:*** *будь-яка умова зовнішнього середовища в деякій мірі може заміщуватися іншою; внутрішні причини екологічних явищ при аналогічному зовнішньому проявленні можуть бути різними.*

Наприклад, макрокліматичні впливи можуть бути компенсовані біокліматичними – вічнозелені види ростуть під захистом верхніх ярусів рослинності, багато видів тварин знаходять мікроумови для існування. Це не агрохімічне і гідробіологічне, а широкоекологічне і навіть біогеогра-фічне тлумачення додаткового правила до закону мінімуму Юстуса Лібіха.

Прагненню звузити сферу дії закону мінімуму протисто-їть ***закон незамінності фундаментальних факторів***, запропонований В. Р. Вільямсом. У 1949 р. він сформулював жорсткі обмеження: *повна відсутність в середовищі фундаментальних екологічних (фізіологічних) факторів (світла, води, елементів живлення тощо) не може бути замінена іншими факторами.* Цілком очевидно, що будь-який з екологічних компонентів до кінця не може бути замінений – при

відсутності енергії нема життя, те саме при повній відсутності води і тому подібне. Для елементарних потреб це очевидно, але в більш складних ситуаціях, особливо коли мова йде про фундаментальні, але не досить відомі та усвідомлені фактори, наприклад, в системі потреб людини, така ймовірність зникає. Це приводить до помилок, іноді фатальних.

Закон толерантності. Як показали дослідження Лібіха, існування живого організму зумовлено не тільки недостатністю того чи іншого фактору, але також і їх надлишком. Таким чином, кожен організм має свої межі, які знаходяться між мінімумом та максимумом, тобто оптимум, який забезпечує існування орга-нізму.

Наглядно вплив оптимальних умов на ріст, розмноження та існування організму бачимо на рис. 6. Для кожного виду існу-ють свої межі. Закон про лімітуючу роль максимуму та міні-муму та необхідність оптимальних умов для існування виду ввів *В. Шелфорд*[23] (1913 р.): *природним обмежуючим чинником існу-вання організму може бути як мінімальний, так і максималь-ний екологічний вплив, діапазон між якими визначає величину витривалості (толерантності) організму до даного чинника*.

В основу екологічної характеристики організмів покладено їх реакцію на вплив факторів середовища: *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.*

[23] **Шелфорд Віктор Ернест** (*Shelford Victor Ernest*) (1877–1968) – американський зоолог, еко-лог, автор найвідомішого у факторіальній екології закону толерантності (1913). Перший прези-дент Екологічного товариства Америки. В 1904- 1914 рр. працював у Чикагському університеті, з 1914 – в Іллінойському університеті (з 1927 – професором). Головні праці в галузі біоценології, теорії та термінології, присвячені методиці польових та лабораторних досліджень. Крім гідро-біологічних досліджень, вивчав взаємодію організмів у наземних угрупованнях, вплив клі-мату на угруповання, сукцесії; займався класифікацією змішаних угруповань. Першим описав природу Північної Америки з екологічної точки зору.

Між цими критичними значеннями і розташована *зона еколо-гічної толерантності.*

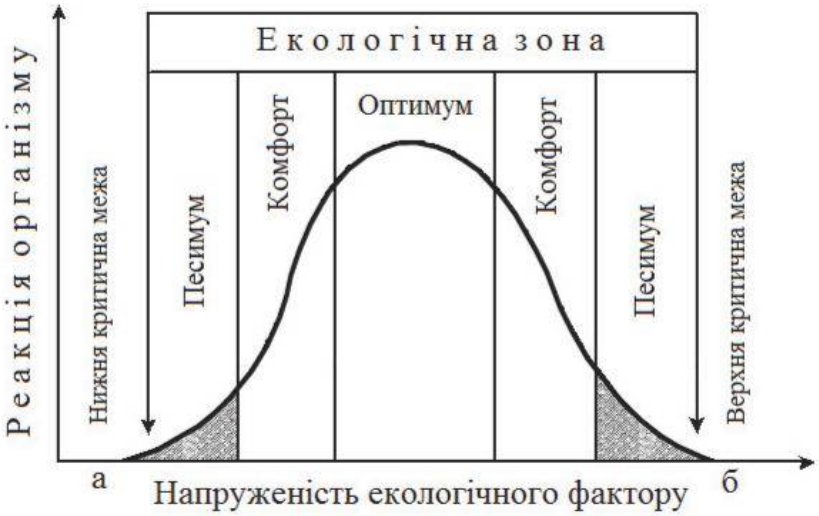


Рис. 6. Критичні межі екологічного фактора:
а – *нижня кардинальна точка (екологічний мінімум)*
б – *верхня кардинальна точка (екологічний максимум)*

Організм здатний вижити лише в діапазоні мінливості даного фактора, який ще називають *амплітудою*. Здатність організму витримувати певну амплітуду коливання фактору називають *екологічною валентністю*, але для життя організмів значення має не тільки абсолютна величина сили дії фактора, а й швидкість її зміни.

За екологічною валентністю організми поділяють на *еврибі-онтних* з широкими пристосувальними можливостями, напри-клад, сірий пацюк, горобець, кімнатна муха, таргани тощо, і *сте-нобіонтних*, які можуть існувати лише у відносно сталих умовах, наприклад, журавель степовий, качкодзьоб тощо. Реакція організму і його адаптаційні можливості до дії фактора, що є

основним чинником еволюції видів, залежить від поєднання дії різних факторів, а для нормального існування організму необхід-ний певний їх набір.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Схема стосунків в діапазоні екологічної толерантності була запропонована в 1924 р. німецьким екологом і зоогеогра-фом Р. Гессе, який назвав її валентністю екологічних факто-рів. 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 опти-мум 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.

Ю. Одум (1975) вводить ряд доповнень до ***закону толерант-ності Шелфорда***, які стосуються неоднорідності впливу еколо-гічних факторів та реакції на них живих організмів:

– організми можуть мати широкий діапазон толерантності до одного фактору і вузький до іншого;

– організми із широким діапазоном толерантності, як пра-вило, займають панівне становище в біосфері;

– якщо умови існування визначені одним екологічним фак-тором змінюються за межі оптимуму, то змінюються діапазон толерантності до інших екологічних факторів;

– в природі організми часто попадають в умови далекі від оптимально встановлених у лабораторних експериментах;

– період розмноження, росту, як правило є критичним, межі толерантності організму в цей час набагато вужчі, ніж у дорослої особини.

Роз'яснення, наведені Ю. Одумом, багато в чому допомагають при з'ясуванні причин неоднорідності отриманих результатів під час проведення екологічних досліджень. Таким чином, при будь-якому екологічному дослідженні є необхідність детального аналізу не тільки фізико-хімічних умов середовища або ступеню впливу живих організмів одне на одного, але і фаз існування організму.

Для нормального існування організмів їм потрібен комплекс факторів і певний їх режим з допустимими коливаннями вели-чини дії в межах ***витривалості організмів або толерантності***. Організми намагаються жити в певних межах близьких до опти-муму і не досягати критичних меж фактора (рис. 6). У таких умо-вах будь-які організми можуть підтримувати свою чисельність.

Для характеристики амплітуди толерантності видів в екології використовується ряд термінів. До екофактору, відношення якого характеризує вплив на живий організм, додаються два слова: *стено* (гр. *стенос* – вузький); *еври* (гр. *еурос* – широкий) – (табл. 4).

Приклад: розвиток ікри різних риб проходить при різних температурах. Якщо ікра лосося розвивається при температурі від 0 до 14 °С (при оптимумі 4 °С), то по відношенню до ікри жаби звичайної вона буде стенотермна, оскільки температурні межі розвитку ікри жаби – від 0 до 30 °С з оптимумом 22 °С.

Таблиця 4

Характеристика амплітуди толерантності видів

Екологічний фактор	**Стенобіонтні**	**Еврибіонтні**
Температура	стенотермні	евритермні
Тиск	стенобарні	еврибарні
Вода	стеногідричні	евригідричні
Глибина	стенобатні	еврибатні
Їжа	стенофагні	еврифагні
Солоність	стеногалінні	евригалінні
Місце проживання	стеноойкні	евриойкні

Температура на земній поверхні залежить від географічної широти й висоти над рівнем моря. Крім того, вона змінюється з порами року.

Живі організми можуть існувати тільки в певних темпера-турних умовах. При високій температурі близько 100°С руйну-ються білки організму, а при низькій уповільнюється, а потім і припиняється обмін речовин. В залежності від температурного режиму виділяють чотири основні кліматичні зони: тропічний пояс (температура не нижче 15 – 20°С), субтропічний пояс (най-нижча температура +4 °С), помірний пояс (коливання темпера-тури від – 20 до +30 °С) та холодний пояс.

У зв'язку з цим у тварин і рослин є різні пристосування до температурних умов. У більшості організмів процеси життє-діяльності відбуваються в межах від мінус 4 до плюс 40 – 45°С. Цим пояснюється бідність форм життя в арктичних районах і в умовах тундри. Важливим для організмів є сезонний розподіл температур. Тут виникає ціла низка пристосувань організмів – зимова сплячка, сезонні міграції тощо.

Для кожного виду характерна своя оптимальна температура та крайні межі виживання, при яких відбуваються процеси життєдіяльності. Більшість морських безхребетних дуже чут-ливі до змін температури й витримують її підвищення лише до плюс 30°С і рідко які з них – до плюс 38 °С. Це мешканці великих водойм, які не перегріваються, тому в них не виникло пристосу-вань до виживання при високій температурі. Значно ширший діапазон витривалості до змін температури у мешканців малих прісних водойм. Вони можуть витримувати як промерзання, так
і нагрівання до плюс 41 – 44°С.

У багатьох організмів (рослин і всіх тварин, окрім птахів і ссав-ців) температура тіла залежить від навколишнього середовища, їх називають *пойкілотермними*. Інтенсивність життєдіяльності та темпи розвитку у них залежать від зовнішньої температури. Знання інтенсивності розвитку тих чи інших організмів при різ-

них температурах важливе для проведення заходів по боротьбі з комахами – шкідниками сільського господарства або переносни-ками збудників хвороб.

Квітки багатьох рослин на ніч і в негоду закриваються, що захищає їх від переохолодження.

Під час інтенсивного руху (наприклад, при літанні) у комах тимчасово підвищується температура тіла на декілька градусів. Однак у стані спокою вона зрівнюється з температурою навко-лишнього середовища. У деяких гуртових комах (наприклад, бджіл) існує спосіб підтримання температури шляхом колектив-ної терморегуляції. Бджолина сім'я, в якій налічується кілька тисяч особин, виділяє стільки тепла, що у вулику встановлюється стала температура 34 – 35°С, що необхідно для розвитку личинок.

Найдосконаліша терморегуляція з'явилась лише у вищих хребетних – птахів і ссавців, забезпечивши їм широке розселення у всіх кліматичних поясах. Вони називаються *гомойотермними* організмами.

У гомойотермних тварин терморегуляція здійснюється змі-ною окисно-відновних процесів, які продукують тепло, також пристосуваннями для охолодження. У більшості ссавців охоло-дження досягається в результаті випаровування поту з поверхні шкіри та вологи із слизових оболонок. Волосяний покрив у ссав-ців і пір'я у птахів, підшкірні запаси жиру також забезпечують терморегуляцію. У гніздах тварин (норах, лігві) створюється сво-єрідний, найсприятливіший для них мікроклімат.

ЦІКАВО

Риби обживають водойми з різним температурним режимом: у гарячих джерелах Каліфорнії живе рибка луканія; риба далія мешкає в промерзлих водоймах Чукотки і Аляски; карась, вмерзаючи в лід, залишається живим. За здатністю витри-

мувати коливання температур риб поділяють на евритерм-них, що можуть жити в широкому інтервалі температур (щука, карась, короп) і стенотермних, пристосованих до життя у вузь-кому температурному інтервалі – риби тропічних і полярних зон та риби значних глибин, де температура мало змінюється.

Вологість. Без води життя неможливе. Вміст води у живих клі-тинах в середньому становить 80-92 %. Джерелом води є опади та ґрунтові води. Тут лімітуючим фактором є кількість опадів. Вона визначає навіть тип екосистем. При опадах менш ніж 250 мм на рік формуються пустельні екосистеми; 250-750 мм – степові, лісостепові та савани; 750-1250 мм – субтропічні ліси, а більш як 1250 мм – вологі тропічні ліси.

Особливо чутливими до зміни вологості і кількості води є рос-лини. За потребою у воді виділяють такі екологічні групи рослин:

– *гідатофіти*, які живуть тільки у воді, вони цілком або майже повністю занурені у воду та гідрофіти, які частково зану-рені у воду. Без води вони швидко гинуть;

– *гігрофіти* – це наземні рослини, які можуть існувати в умо-вах підвищеної вологості повітря і на вологих ґрунтах;

– *мезофіти*, які ростуть в умовах помірної вологи, витри-мують нетривалу і не дуже сильну посуху. Ці рослини є досить чисельні і поширені;

– *ксерофіти*, які можуть переносити тривалу посуху, перебу-ваючи в активному стані завдяки здатності регулювати водний обмін, наприклад, рослини пустель, тощо.

У мешканців посушливих місць виробився ряд пристосу-вань для існування в умовах водного дефіциту. Рослини степів і пустель (ксерофіти) можуть мати видозмінені листки (колючки у кактуса) або бути безлистими (саксаул). Деякі мають дуже гли-бокі корені (наприклад, верблюжа (колючка – до 16 м). У ковили листки складаються в трубочки, продихами всередину, чим зменшується випаровування. Випаровуванню перешкоджають і

такі пристосування, як щільна кутикула, восковий наліт, виро-сти шкірки волоски на поверхні листків.

Рослини-ефемери мають короткий вегетаційний період (зірочки маленькі, тюльпан, мак, шафран), весною до настання посушливого періоду встигають відквітувати, утворити насіння, запасти поживні речовини в цибулинах, кореневищах, бульбах.

Тварини також мають певні пристосування для добування та утримування води. У водних тварин і ссавців відсутній дефіцит води і тому основний продукт азотистого обміну виводиться з організму у вигляді водного розчину сечовини. Навпаки, біль-шість наземних тварин економлять воду, виводячи азот у вигляді нерозчинної у воді сечової кислоти.

Більшість тварин, мешканців пустель, може жити без води, отримуючи її з їжею або на безводний період відкладаючи багато жиру, при окисненні якого в організмі утворюються молекули води; деякі впадають у літню сплячку (гризуни, черепахи). Багато мешканців пустель рятуються і від спеки та втрати вологи, хова-ючись на день у норах. Великі ссавці пустель (сайгак, кулан) можуть здійснювати міграції на далекі відстані в пошуках води.

Спостерігаючи за птахами, польський зоолог К.А. Глогер (1838) написав книгу „Зміни у птахів під впливом клімату”, у якій він говорить про те що види тварин, які мешкають у теплих та воло-гих зонах, мають інтенсивнішу пігментацію тіла (найчастіше чорну або темно-коричневу), ніж мешканці холодних та сухих областей. Ця закономірність отримала назву „Правило Глогера”, яке поширюється на 80 % досліджених птахів та ссавців, а серед комах – на багатьох метеликів.

ЦІКАВО

Відкладання яєць у комах відбувається лише при певній вологості повітря. Комарі не кусаються, якщо відносна воло-гість повітря нижча за 40 %. Верблюд і одежна міль отриму-ють воду метаболічним шляхом, окислюючи жири свого тіла.

Світло – один з найважливіших факторів, з яким пов'язане все життя на Землі. У спектрі сонячного світла виділяють три біологічно нерівнозначні зони: ультрафіолетову, видиму та інфрачервону. Ультрафіолетові промені згубні для всього живого. Життя на поверхні Землі можливе завдяки озоно-вому екрану, який не пропускає основну масу цих променів. Невеликі їх кількості, що досягають поверхні землі, необхідні для життя, з ними, зокрема, пов'язаний синтез кальциферолів в організмі людини і тварин.

Видимі промені особливо необхідні для життя. Вони використовуються зеленими рослинами для фотосинтезу. Більшість тварин добре розрізняють ці промені, без них неможливе орієнтування в просторі за допомогою зору. За відношенням до світла тварин поділяють на „нічні" (активні вночі) та „денні" (активні у світлу частину доби). Розвиток кольорового зору спричинив у процесі природного добору формування різного забарвлення у тварин, що часто має захисне значення квіток, що приваблю-ють до себе комах-запилювачів.

Інфрачервоні промені найбагатші тепловою енергією. Поглинаючись тканинами тварин і рослин, вони викликають їх нагрівання. Із ними пов'язана інтенсивність фізіологічних про-цесів у рослин і пойкілотермних тварин.

Характер освітлення має добову й сезонну періодичність. У зв'язку з цим у різних видів тварин виникла пристосова-ність до активного життя в різний час доби. Майже всі фізі-ологічні процеси у рослин і тварин мають добовий ритм. Люди це відчувають при швидкому переміщенні (напри-клад, на літаку) із одного часового поясу в інші. Реакція тва-рин і рослин на тривалість світлового дня та ночі відома як *фотоперіодизм*.

Тривалість світлового дня змінюється з порами року, тому багато видів тварин і рослин мають річні цикли розвитку. Тривалість світлового дня впливає на статеву функцію багатьох

тварин. Збільшення світлового дня навесні стимулює діяль-ність статевих залоз, а зменшення його восени веде до зату-хання їхньої функції. Скорочення дня передує похолоданню, тому в процесі еволюції органічного світу для багатьох видів зменшення світлового дня стало біологічним сигналом під-готовки до зими (підготовка до перельоту у птахів, линяння, нагромадження жиру, формування стадій спокою).

Різна тривалість дня на різних широтах обумовила появу рос-лин, що розквітають лише при короткому дні (короткоденні) на півночі й лише при довгому (довгоденні) на півдні. Багато рос-лин короткого дня, перенесені в умови довгого дня, утворюють велику вегетативну масу, але не завершують розвитку і не пере-ходять до плодоношення.

Знання закономірностей *фотоперіодизму* використову-ються в сільськогосподарській практиці, наприклад, при цілорічному вирощуванні овочів і декоративних рослин в умовах штучного освітлення. На птахофермах штучним освіт-ленням збільшують „світловий день” і досягають збільшення яйценосності.

Світло відіграє вирішальну роль у життєдіяльності рослин, оскільки рослини синтезують органічні речовини з неорганіч-них, використовуючи світлову енергію сонця. Одним з видів кон-куренції у рослин є конкуренція за світло. У тварин зміна трива-лості дня викликає зміну поведінки. Так, деякі птахи готуються до перельотів, інші приступають до линьки, розмноження тощо. Середня ефективність використання сонячної енергії у рослин – 1 %, максимальна продуктивність фотосинтезу за сприятливих умов – 3-10 %.

Територія є важливим фактором у житті кожного живого орга-нізму. Всім відомо як ретельно оберігають свою територію тва-рини, ставлячи відповідні мітки. Це і зрозуміло, бо всяке життя починається з відмірювання життєвого простору, на якому меш-кають організми та виводять потомство.

5.3. Біотичні фактори

У природному середовищі на кожний організм або групу орга-нізмів діють не тільки абіотичні чинники, але і живі істоти, які є невід'ємною частиною середовища проживання і відносяться до категорії біотичних чинників. Їх дія на організми може бути як прямою (харчування тварин, опилення комахами, паразиту-вання одних організмів на інших), так і непрямою (зміна абіо-тичних чинників середовища). Представники кожного виду здатні існувати у такому біотичному оточенні, де зв'язки з іншими організмами забезпечують їм нормальні умови життя. Основною формою цих зв'язків є трофічні (харчові) взаємовід-носини, на базі яких формуються складні ланки і ланцюги хар-чування. Крім харчових в угрупованнях рослин і тварин вини-кають просторові зв'язки. Все це є базою формування біотичних комплексів, у яких різноманітні види об'єднуються не в будь-якому поєднанні, а тільки при умові пристосування до спільного проживання.

Біотичні чинники, які впливають на рослинні організми як первинні продуценти органічної речовини, класифікують на зоогенні і фітогенні.

Зоогенні чинники. Безпосередньою і відчутною формою впливу представників тваринного світу на рослини є спожи-вання рослинної маси для харчування (фітофагія). Практично всі класи тварин мають представників, які відносяться до типових *фітофагів*.

Серед фітофагів виділяються:

– великі тварини – зубри, бізони, лосі, олені, косулі;
– дрібні звірі – зайці, білки, мишеподібні гризуни;
– різноманітні птахи – гуси, казарки, лиски, річкові качки;
– чисельні представники комах – совки, листоїди, жуки тощо. *За характером споживання* рослинної маси для харчування фітофаги поділяються на монофагів, олігофагів і поліфагів.

Монофаги – рослиноїдні тварини, які харчуються лише пев-ними рослинами (колорадський жук, тутовий шовкопряд і ін.).

Олігофаги споживають для харчування групу близьких видів рослин (горіхотворки галові, попелиця та ін.).

Поліфаги з'їдають рослинну масу багатьох видів (копитні, мишоподібні гризуни, гриби-паразити та ін.).

Велике значення *має механічний вплив тварин на рослини*. Найбільш помітно це виражається у руйнуванні і пошко-дженні рослин при поїданні їх відповідних морфологічних частин і тканин копитними, гризунами, а також при витоп-туванні.

Окрім того, біотичні фактори поділяють на внутрішньо-та міжвидові.

Фітогенні чинники. Рослини, які переважно входять у склад рослинних угруповань, відчувають вплив сусідніх рослин і при цьому впливають на них. Форми взаємовідносин досить різно-манітні і залежать від способу і ступеня контактів рослинних організмів. Взаємодія організмів (рослинних і тваринних) може бути корисною або, навпаки, шкідливою, залежно від того, сти-мулюється чи обмежується життєдіяльність кожного з них. Власне саморегулюючі процеси, в основі яких лежить взаємодія організмів є, як правило, відповідальними за стан динамічної рівноваги з зовнішнім середовищем.

Як видно з таблиці 5, форми біотичних відносин умовно можна поділити на ряд типів і кожна група взаємозв'язків віді-грає важливу роль у природі :

– *нейтральні* – коли жоден із взаємодіючих видів не впливає на інший (0 0);

– *взаємокорисні* – вигідні для обох видів (+ +);

– *взаємошкідливі* – негативно позначаються на обох взаємо-діючих видах (- -);

– *корисно-шкідливі* – один вид має користь, а інший пригні-чується (+ -);

– *корисно-нейтральні* – один партнер має користь, а другий не відчуває впливу (+ 0);

– *шкідливо-нейтральні* – один вид пригнічується, а другий не відчуває впливу (- 0).

Нижче перераховані основні взаємовідносини між видами згідно класифікації В.М. Сукачова і М.В. Диліса.

Таблиця 5

Типи взаємодій живих організмів (Ю. Одум, 1986)

Типи взаємодій	Види		Загальний характер взаємодії
	1	2	
1. Нейтралізм	0	0	Жодна популяція не впливає на іншу
2. Конкуренція, безпосередня взаємодія	–	–	Пряме взаємне пригнічення двох видів
3. Конкуренція за ресурси (територія, їжа	–	–	Непряме пригнічення при дефіциті спільних ресурсів
4. Аменсалізм	–	0	Популяція 2 пригнічує популяцію 1, але сама не відчуває негативного впливу
5. Паразитизм	+	–	Популяція паразиту (1) складається з особин значно менших розмірів, ніж популяція господаря (2), харчується за рахунок господаря (наприклад, п'є кров)
6. Хижацтво (а також з'їдання рослин)	+	–	Особини хижаків (1) знищують та з'їдають особини жертв (2), або з'їдають рослини, якщо популяція 1 рослинноїдна
7. Коменсалізм	+	0	Популяція 1 – коменсал, отримує користь від об'єднання, популяції 2 це об'єднання байдуже
8. Протокооперація	+	+	Взаємодія сприятлива для обох популяцій, але не обов'язкова
9. Мутуалізм	+	+	Взаємодія сприятлива для обох популяцій і обов'язкова

Нейтральні біотичні зв'язки – форма біотичних зв'язків, за якої співіснування двох видів на одній території не викликає для них ні позитивних, ні негативних наслідків, називається *ней-тралізмом*. Він є досить поширеним в природі. Деколи два види, які мають однакові кормові потреби, живуть на одній території
і не конкурують один з одним. За таких умов, між видами немає нічого спільного, їм потрібні різні екологічні умови.

Наприклад, проживання на одній території зайця і їжака; проростання на одній території волошки і кропиви; взаємодія горобця і орла-беркута, тощо.

ЦІКАВО

Р. Дажо наводить приклад такого співжиття двох видів бакланів – чубатого і великого, які гніздяться на одних і тих самих скелях, однак, як виявляється, живляться різним кормом. Великий баклан пірнає глибоко і виловлює придонних камбалових риб і креветок, а чубатий полює в поверхневих водах на оселедцевих риб та піщанок.

Взаємошкідливі біотичні зв'язки – це така форма біотич-них зв'язків, коли взаємодіючі види пригнічують розвиток один одного і це негативно позначається на партнерах.

Конкуренція – це використання певного ресурсу будь-якими організмами, який зменшує його доступність цього ресурсу для інших, що тут мешкають. За таких умов одна рослина чи тварина позбавляє частки ресурсу інші організми. Внаслідок цього скоро-чуються темпи росту та розвитку найменш пристосованих орга-нізмів, зменшується кількість нащадків і зростає ступінь вразли-вості. Розрізняють *внутрішньовидову та міжвидову конкуренцію*.

А) Внутрішньовидова конкуренція. Будь-який організм вхо-дить до складу популяції, що складається з особин того ж виду.

Всі вони мають подібні потреби, задоволення яких забезпе-чує їхнє виживання, ріст і розмноження. Однак потреба у пев-них ресурсах іноді можуть перевищувати їхній запас. У такому випадку організми одного виду конкурують за ресурс, значну частину якого вони безпосередньо споживають.

Наслідки – загибель значної кількості найслабкіших організ-мів. У рослин підвищення конкуренції внаслідок високої щіль-ності популяції приводить до скорочення плідності і виживання. Це зменшує внесок кожної особини в наступне покоління.

Внутрішньовидову конкуренцію поділяють на:

– *експлуатаційну*, коли вплив одного організму на інший здійснюється опосередковано – через їжу, світло та ін.;

– *інтерференційну*, коли відбувається безпосередній тиск одного організму на інший до його повного витіснення з тери-торії. У цьому випадку саме місце мешкання приймає статус ресурсу. Це варто розглядати як гнучкий поведінковий меха-нізм, внаслідок чого більш сильний конкурент отримує макси-мум ресурсу, а слабкіший – мінімум.

Одним з характерних процесів для внутрішньовидової кон-куренції є скорочення щільності популяцій. Це сформульовано у вигляді «закону самопорідження».

Б) Міжвидова конкуренція. Її сутність полягає в тому, що в осо-бин одного виду зменшується народжуваність, виживаність або швидкість росту в результаті використання ресурсу або інтер-ференції з боку особин іншого виду. Вплив цієї конкуренції на динаміку чисельності багатозначний. Головним тут є правило – якщо ресурс обмежений, конкуренція обов'язково буде. Якщо він у надлишку, то два види навіть із дуже подібними потребами конкурувати не будуть. При конкуренції близьких за біологією видів спостерігається екологічне витіснення, відоме, як прин-цип конкурентного виключення, або принцип Гаузе (вперше підтверджено експериментально). Гаузе Г.Ф. вирощував спорід-нені культури Paramecium в одному середовищі і помітив, що

за роздільного перебування обидва види мали дивовижну стій-кість. Натомість при сумісному вирощуванні P. caudatum гинула, а P. aurelia успішно розвивалась (рис. 7).

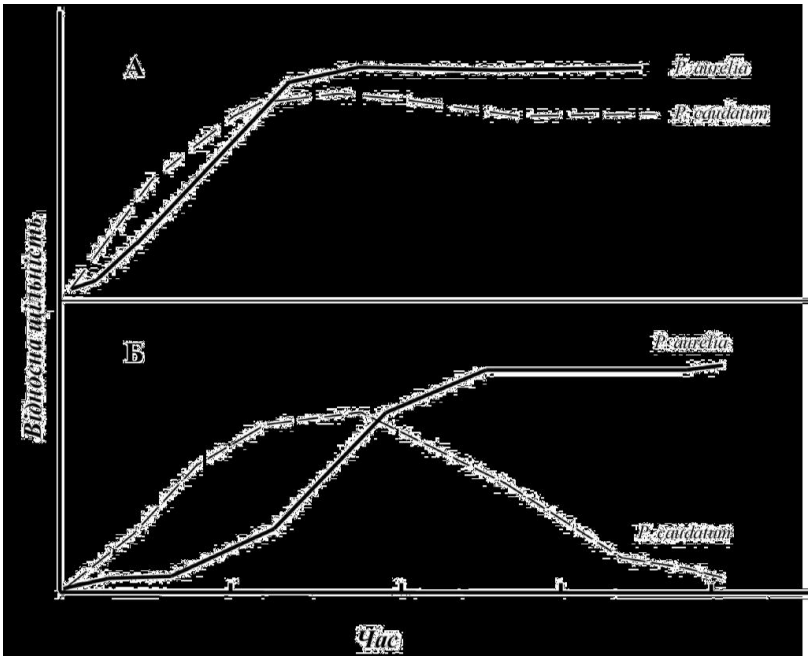


Рис. 7. Розвиток угруповань Paramecium при роздільному (А) та сумісному (Б) утриманні (Gause, 1934)

Закон Гаузе показує, що *два види не можуть співіснувати, якщо вони залежать від одного лімітуючого їх фактора*. Пізніше це було перевірено на хрущаках, мишах, дрозофілах тощо. Кролі в Австралії спричинили зниження чисельності валлабі та велетенського кенгуру. На півострові Бірючий шляхетні олені подав-ляють ланей, у Кримських горах – козуль.

Міжвидова конкуренція також ділиться на 2 види: *інтерфе-ренцію та експлуатацію*. У випадку експлуатаційної міжвидової конкуренції особини взаємодіють один з одним побічно, реагу-ючи на кількість ресурсу, зниженого внаслідок активності кон-курентів. Причому один вид на інший може впливати як слабко, так і сильно. Іноді останній може зовсім не впливати на перший, що отримало назву *асиметричної міжвидової конкуренції*.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

В рослинних угрупованнях постійно відбувається „боротьба за світло", тому що єдиним джерелом енергії для них є сонячне світло. Це явище отримало назву конкуренції (від лат. concurrere – бігти разом). Конкуренція за світло є най-сильнішою, порівняно з конкуренцією за воду та мінеральні речовини. В конкурентній боротьбі за світло у рослин в угрупованнях виробилися різноманітні пристосування. Це відмінності у висоті, розташуванні листків, формі крони. Особливо добре видно такі пристосування в угрупованні мішаного лісу, де рослини розташовуються ярусами. В пер-шому (верхньому) ярусі царюють крони високих дерев – дубів, берез, лип. В другому ярусі ростуть менш високі дерева – горобина, черемха, яблуні. В третьому – кущі та напівкущі, в четвертому – трави. П'ятий ярус представле-ний мохами. Кожний нижче розташований ярус отримує все менше і менше світла, тому в нижньому ярусі ростуть най-більш тіневитривалі рослини.

Для рослин дуже важлива також боротьба за територію. У зв'язку з цим у них сформувалась ціла низка пристосувань. Особливо ефективним при захваті території є вегетативне розмноження. Наприклад, кульбаба, що має потужну коре-неву систему, міцно вкорінюється в ґрунті і дуже стійка до витоптування. Спориш утворює суцільний трав'яний покрив, крізь який не вдається пробитися практично ні одному про-ростку інших видів. Подібним чином захоплює територію і

барвінок. В інших випадках швидке розмноження забезпечується високою насіннєвою продуктивністю без запліднення (апоміксис), як у тієї ж кульбаби або нечуйвітра.
Вільна конкуренція – взаємовідносини, що виникають між організмами одного або різних видів в однакових умовах середовища. Наприклад гризуни, саранові, копитні, що споживають трави. Такі ж відносини складаються і серед хижаків – між хижими птахами та лисицями, які живляться гризунами. Нерідко конкуруючі організми виробляють хімічні речовини, які придушують ріст та розвиток або особин свого ж виду, або інших видів. Наприклад, шавлії виділяють токсичні леткі речовини, що мають саме таку дію.

Корисно – шкідливі біотичні зв'язки:

До таких зв'язків відносяться хижацтво та паразитизм *Хижацтво*.

Це поїдання одного організму (жертви) іншим організмом (хижаком), причому жертва повинна бути живою перед першим нападом на неї хижака.

Існує дві класифікації хижаків:

таксономічна: а) власне хижаки (ті, що поїдають тварин); б) рослиноїдні, що харчуються рослинами; в) всеїдні.

функціональна: а) власне хижаки та хижаки з пасовищним типом харчування; б) паразитоїди й паразити (останні діляться на мікро- і макропаразитів).

Власне хижаки: тигри, орли, сонечка, гризуни, мурахи, кити (фільтрують планктон). Вони вбивають свою жертву й поїда-ють повністю або тільки частину. Хижаки з пасовищним типом харчування: з'їдають, як правило, тільки частину своєї жер-тви. Загибель не швидка, тому вони виділені окремо. Це рогата худоба, вівці, олені, бобри й інші травоїдні хребетні. Сюди ж від-носять мух, п'явок, комарів.

Серед хижаків є:

- монофаги харчуються одним видом жертви,

- олігофаги харчуються невеликим числом жертв,
- поліфаги харчуються багатьма жертвами.

Відома також мутуалістична взаємодія хижаків та жертв: поїдання рослиноїдними хижаками репродуктивних органів є вигідним як для тварин, так і для рослин. Тварини, які харчу-ються пилком і нектаром є запильниками; поїдання плодів у багатьох випадках також позитивне, оскільки корисне для бать-ківських рослин і для насіння. А от комахи, що харчуються пло-дами не приносять позитивного ефекту, тому що не сприяють поширенню насінин. Результат дії рослиноїдних хижаків досить складний – може змінитися загальний рівень обміну речовин, відносна швидкість росту корінь, ріст пагонів, швидкість відтво-рення, можуть утворюватися особливі захисні речовини або тка-нини в жертві. Таким чином, вплив рослиноїдних хижаків на інші популяції може виявитися більше значним, аніж здається.

Відоме знищення хижаками більш слабких представників свого ж виду. У цьому випадку хижацтво компенсує внутрішньо-видову конкуренцію.

Існує гранична кількість їжі, яку конкретна популяція кон-сумента спроможна з'їсти, тобто є межа шкідливого впливу на популяцію своєї жертви й межа до якого може збільшуватися чисельність популяції консумента. При її досягненні чисель-ність хижаків скорочується. Причиною цього є:

а) зростання смертності за рахунок посилення внутрішньови-дової конкуренції;

б) міграція частини особин. Часто спостерігається зміна домі-нуючих компонентів у харчуванні – „перемикання".

Існують безперечні випадки, коли хижацтво зумовлює зна-чний негативний вплив на жертву. На цьому ґрунтуються біо-логічні методи боротьби із шкідниками. Наприклад, сонечко родолія (*Rodolia cardinalis*) фактично знищила австрійського жолобчастого червеця – шкідника цитрусових у Каліфорнії
у 80-х роках XIX ст. *У деяких випадках популяції хижака й жертви*

зв'язані один з одним через сполучені коливання своєї чисельно-сті. Наприклад, коливання чисельності білого зайця в бореаль-них лісах Канади спричиняє коливання чисельності рисі. Раз в 9-10 років відбувається пік і депресія в популяціях зайця. Під час піку жертви популяція рисі зростає, як наслідок великої кількості їжі. Під час депресії, яка є наслідком перенаселеності та загибелі зайців від хвороб та нестачі їжі, спостерігається загибель значної кількості хижаків. Під час депресії популяції хижака, популяція жертви відновлюється (рис. 8). Таким чином, періодичні коли-вання популяцій білого зайця спричиняють коливання чисель-ності рисі, але не навпаки. Це стабілізує екосистему.

Існує також багато прикладів, коли чисельність популя-ції хижака й жертви коливається незалежно один від іншого. Загалом, динаміка популяцій хижака й жертви дуже складна і задача еколога полягає в встановленні дійсної залежності чисельності популяцій у системі „хижак-жертва" упродовж біо-логічного циклу.

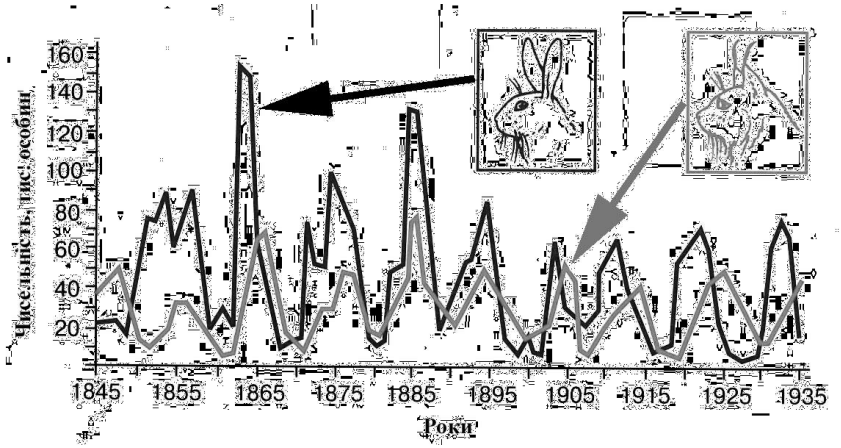


Рис. 8. Динаміка угруповань зайця білого та рисі у лісах Канади (MacLulich, 1937)

Паразитизм – дуже поширене явище, коли організм, який отримує живильні речовини від одного або дуже невеликого числа організмів-хазяїв, завдаючи їм зазвичай шкоду, але не викликаючи негайної загибелі. Ключовим моментом при цьому
є залежність паразита від хазяїна та тісний зв'язок „паразит-ха-зяїн". Про шкоду для хазяїна не завжди згадується. Але якщо хазяїн дійсно не одержує користі й не зазнає шкоди, то такі від-носини варто вважати коменсалізмом. „Шкода" оцінюється із зниження вродженої швидкості популяційного росту хазяїна й (або) його чисельності.

Паразити й патогени (хвороботворні агенти) є вкрай важли-вою групою організмів. Втрата, з погляду людських страждань і економічних втрат, стає незлічимою, тому що скупчення людей і свійських тварин – сприятлива обставина для паразитів і патоге-нов (боротьба зі свинячим грипом та іншими захворюваннями).

Вільно існуючи організми, які не уражені паразитами, – велика рідкість. Половина видів і набагато більше половини загального числа всіх особин на Землі – паразити або збудники хвороб, причому більшість бактерій і вірусів ще не описані.

Існує значна розмаїтість паразитів. Є фіто- та зоопаразити. Вони мають своїх мікро й макропаразитів. Перші розмножу-ються усередині тіла хазяїна (навіть усередині його клітини). Другі ростуть у тілі хазяїна, але при розмноженні утворюють осо-бливі інвазійні стадії, що залишають його, щоб заселити нових хазяїв. До мікропаразитів відносяться – глисти, збудники кору, тифу; у рослин віруси жовтої сітчатості буряку й томатів, таба-чна мозаїка каштанів та ін.

Передача мікро- і макропаразитів здійснюється безпосередньо й за допомогою переносника (муха цеце, малярійні комарі) або „підстеріганням" підходящого хазяїна (паразит тривалий час перебуває в спочиваючій стадії). Для макропаразитів може існу-вати проміжний хазяїн. Серед макропаразитів, що передаються безпосередньо, особливе місце займають деякі квіткові рослини.

Це так звані голопаразити й напівпаразити. Голопаразити не мають хлорофілу й повністю залежать від рослини – хазяїна, тому що одержують від нього воду, мінеральні й органічні речо-вини, наприклад, повеліла на городніх рослинах.

Напівпаразити (екологічна група – епіфіти) здатні до фотосин-тезу, але при цьому пов'язані з кореннями або стеблами інших видів і отримують від них більшу частину води (або повністю) та мінеральне харчування. Коренева система у напівпаразитів розвинена слабко або відсутня; наприклад: омела, орхідеї. Вони сповільнюють ріст хазяїв та знижують щільність їх популяцій. Вивченням розвитку захворювань у популяції хазяїна займається епідеміологія – одна з найбільш розвинених областей екології.

Для запобігання передачі паразитів у сільському й лісовому господарстві в профілактику включають створення змішаних культур різних видів або різних генотипів одного виду. У медич-ній практиці – це вакцинація та обмеження скупчень людей.

Існують ектопаразити, які харчуються тілом хазяїна, пере-буваючи на його поверхні (блохи, воші, кліщі, сисуни й навіть деякі гриби, що викликають захворювання „борошниста роса". Екзопаразити, як і їхні хазяї, до деякої міри використовують вплив зовнішнього середовища; вони слабко захищені від холоду, висихання. Деякі паразити живуть у порожнинах тіла хазяїна, наприклад, глисти. Зрештою, багато з них проникає без-посередньо в клітину. Макропаразити часто бувають повністю внутрішньоклітинними. Таким чином, кожний організм являє собою неоднорідне середовище для паразитів і утворює сукуп-ність потенційних місцеперебувань.

За реакцією хазяїв, паразитів ділять на:

а) некротрофних;

б) біотрофних.

Нектротрофи, вбиваючи хазяїна, спроможні населяти його мертві тканини. Біотрофні неспроможні мешкати у мертвому тілі. Для біотрофів загибель хазяїна означає кінець активної фази

життєвого циклу, оскільки мертвий організм вони не можуть використати як середовище існування. Це – воші, блохи, парази-тичні хробаки, іржа.

Як правило, паразити у якості жертви використовують усього один або лише кілька видів. Це стрічкові хробаки, печінковий сисун, вірус кору, туберкульозна паличка, крім цього це значне число рослин і мікроорганізмів, що паразитують на рослинах (омела, тля, гусінь).

Паразити знижують щільність популяції своїх хазяїв, при-чому сильніше всього за низької й помірної патогенності. Тому використовувати паразитів для боротьби із шкідниками треба дуже обережно.

Є ще й *паразитоїди*, які об'єднають переважно комах, дорослі самиці яких відкладають яйця в тіло інших тварин або на поверхні їх тіла, або поруч. У наступному розвитку личинки використовують живильні речовини жертви. Спочатку хазя-їнові наноситься невелика шкода, але потім вони майже пов-ністю з'їдають його, тобто хазяїн гине, а з лялечки з'являються вже нові організми. До них належить 25 % видів, що живуть на Землі. (величезне число видів комах мають щонайменше одного паразитоїда й навіть останній може мати свого паразитоїда.

Проблеми конкуренції, хижацтва та паразитизму широко обговорювалися теоретиками, результатом дослідження яких стали диференційовані рівняння для моделювання відносин: хижак – жертва; паразит – хазяїн.

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_2 - \alpha N_1}{K_1}, \qquad \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_2}{K_2},$$

де N_1; N_2 – чисельність I і II видів; a = коефіцієнт конкурен-ції, що характеризує гальмівний вплив II-го виду на I-й, β – навпаки.

Рівняння були запроповані у 1925 та 1926 рр. математиками А.Д. Лотка (1880-1949, США) В. Вольтерра (1860-1940, Італія).

ЦІКАВО

В кишковику коней і куланів виявлено близько 90 видів інфузорій (з них 62 види знайдено в кулана), які представляють п'ять трофічних груп ендобіонтних інфузорій:

1. „Рослиноїдні", такі, що живляться рослинними частками, але що не конкурують з хазяїном в споживанні їжі, оскільки інфузорії мешкають у кінці кишковика, де вже майже не відбувається всмоктування поживних речовин хазяїном. Можна вважати, що ці інфузорії як нахлібники є коменсалами. У кишковику кулана в цій групі налічувалося 11 видів інфузорій.

2. „Крохмалоїдні", які живляться зернами крохмалю (конкуренти в живленні хазяїна). Навіть при дуже бідному раці-оні хазяїна вони вишукують і поїдають крохмальні зерна, оскільки живляться майже виключно крохмалем. До їх числа входить 5 видів інфузорій.

3. „Бактероїдні", що живляться бактеріями, населяють кишковик (отже, вони не конкурують із хазяїном у споживанні їжі, є коменсалами хазяїна, тобто вони дістають для себе користь, не завдаючи шкоди хазяїну). Поїдаючи бактерії, ці інфузорії підтримують рівновагу у біоценозі товстої кишки парнокопитних. Це найчисленніша група, причому деякі види інфузорій живляться тільки бактеріями, а інші активно використовують бактерії в якості їжі в процесі росту після ділення.

4. „Хижі", заковтуючи інші, дрібніші інфузорії цілком

5. (2 види). Зазвичай війкові інфузорії в кишковику кулана переходять на хижацтво на додаток до основного раціону – крохмалю або бактерій.

6. „Гіперпаразити" – інфузорії з групи сукторій (клас

7. Suctoria – сисні інузорії,), що присмоктуються до інших більших інфузорій, зокрема війчастих, і ведуть себе як ектопаразити. Сисні інфузорії за допомогою смоктальних щупалець живляться клітинним вмістом своїх жертв. Нападають, головним чином, на великі рослиноїдні інфузорії, зустрічаються в кишковику парнокопитних, носорогів, хоботних і деяких південноамериканських гризунів.

Відносна стабільність сприятливих екологічних умов організменного середовища життя дає ряд переваг ендобіонтам,

але в той же час обмежує можливості їх розселення, сповіль-нює проходження життєвих циклів порівняно з вільноживу-чими видами.
Паразити і інші співмешканці (коменсали та ін.) пристосувалися до життя в певних органах і тканинах хазяїна, до певного його віку (стадії розвитку) і фізичного стану хазяїна. В процесі еволюції у ендобіонтів виробилися осо-бливі властивості. Наприклад, для внутрішніх паразитів характерна редукція органів чуття, спрощення кишковика. Тобто спостерігається спрощення тіла паразита в порів-нянні з вільноживучими його предками і родичами. В той же час спостерігається поява органів прикріплення, виро-блення систем захисту від імунітету хазяїна. Істотного роз-витку досягають органи розмноження, що забезпечують високу плодючість. Ендобіонтам властиві досить складні цикли розвитку зі зміною одного або декількох проміжних хазяїв.
Незважаючи на труднощі проникнення в організм хазяїна, ендобіотична фауна і флора давно і широко представлені в живому світі. Надзвичайно висока плодючість і складні життєві цикли розвитку дозволяють їм виживати у боротьбі за існування.

Шкідливо – нейтральні біотичні зв'язки:

Аменсалізм – форма біотичної взаємодії двох видів, за якої один з них чинить шкоду іншому і не отримує при цьомувідчут-ної користі для себе (деревні рослини і трав'яниста рослинність під їх кронами).

Алелопатія (антибіоз) – хімічний взаємовплив одних видів рослин на інші за допомогою продуктів метаболізму (ефірних масел, фітонцидів). Сюди можна віднести „цвітіння води" за участю синьо-зелених водоростей, явище „червоного моря" – виділення гігантськими скупченнями мікроорганізмів токсич-них речовин, які викликають загибель риби.

ЦІКАВО

Мало відома і тим цікава справжня „хімічна війна”. Протягом довгого еволюційного шляху у рослин виникла ціла низка захисних хімічних речовин. Наприклад, горох виділяє пізан-тин, що захищає його від грибів-паразитів. Інші речовини, наприклад хромени, відлякують комах. Піретрини, що отримують з рослин роду хризантема, діють згубно на багатьох шкідників. Восковий наліт на пагонах та листках багатьох рослин робить їх важкодоступними для комах та грибів. Фітонциди – це бактерицидні (антагоністи бактерій), фунгіцидні (антагоністи грибкової інфекції), протисцидні (антагоністи найпростіших) леткі речовини, які відіграють значну роль у взаємовідносинах організмів у рослинних угрупован-нях і є одним з факторів природного імунітету рослин.

Фітонциди підвищують бактерицидну здатність повітря, роблячи його чистим. Механізм його явища зв’язаний з трансформацією молекул озону в електронно-збудливі молекули кисню здатні руйнувати структуру ДНК патогенних мікроорганізмів. Бактерицидні властивості повітря, яке містить фітонциди, зумовлює і таку його властивість, як свіжість. Свіже повітря виліковує багато захворювань, покращує стан здоров’я: позитивно впливає на нервову систему, підвищує рухливу активність, секреторну функцію шлунково – кишкового тракту, покращує обмін речовин, стимулює серцеву діяльність. Виникла необхідність глибоко розробити теорію фітонцидів у тісному зв’язку з теорією фітодизайну. Рослини, правильно підібрані і розміщені з гарним смаком, створюють психо-логічно сприятливе середовище, позитивно впливають на настрій людей, надають приміщенню своєрідний колорит і певний комфорт.

Здатність рослин виробляти токсичні речовини необхідно враховувати і в сільському господарстві. Багато культурних сортів порівняно з їх дикорослими предками не здатні виробляти токсичні речовини в необхідній для захисту кількості. Тому зараз приділяється особлива увага отриманню отруйних або „відлякуючих” для рослиноїдних тварин речовин рослинного походження. Виявлено, що хімічними засобами захисту володіють не лише наземні рослини, але й багато водоростей.

Взаємокорисні біотичні зв'язки – це такі типи зв'язків між видами, коли останні мають певний ступінь користі від парт-нерства або співжиття. Цей тип зв'язків є поширеним у природі. Чим різноманітніші і міцніші зв'язки, що підтримують спільне існування видів, тим стійкіше їх співжиття.

Серед таких зв'язків розрізняють:

– *Симбіоз* (мутуалізм – присутність кожного з партнерів стає обов'язковою) – представляє собою тривале, нероздільне і взаємовигідне співжиття двох або більше видів організмів (міко-риза деяких грибів і коренів дерев). Переваги можуть бути різні. Наприклад, один одержує від іншого їжу, а інший захист від ворогів, але мова не йде про дружню взаємодопомогу. Тут діє его-їзм і вигідні відносини виникають тому, що одержувана ними користь переважує необхідні витрати.

– *Протокооперація* – найпростіша форма симбіотичних зв'язків, „первинна взаємодія". Вона є взаємовигідною для парт-нерів, проте необов'язковою для їх існування. Наприклад, обпи-лення бджолами квітів; перенесення птахами насіння рослин, що містилось в плодах, тощо.

ЦІКАВО

Прикладом *мутуалізму* є відносини між вищими росли-нами та грибами. Грибниця густо оплітає коріння, утворюючи складну структуру, яка називається мікоризою (від грецьк. Mykes – гриб + rhiza – корінь). Вважають, що такі структури забезпечили рослинам завоювання суші, тому що нитки гриб-ниці утворюють додатковий потужний всмоктувальний апа-рат. Гриб, у свою чергу, отримує від рослини необхідні йому для живлення органічні речовини. Ще один приклад мутуа-лізму цікавий тим, що багато дерев у лісі часто зростаються своїми коренями. Це дозволяє передавати поживні речовини один одному найскладнішими і несподіваними шляхами.

В результаті таких взаємовідносин життя одного виду залежить від іншого. Мутуалізм є досить поширеним явищем, від якого залежить утворення значної частки біомаси планети. Він вимагає складних поведінкових зв'язків. Наприклад, африканський птах медоуказчик дивним чином пов'язаний зі ссавцем – капським медоїдом. Птах розшукує бджолині гнізда, а медоїд руйнує гніздо. Креветки викопують нори, а бички використовують їх як притулки. Креветки майже нічого не бачать, і коли залишають нору, то за допомогою антен підтримують контакт із бичком у норі й знають про будь-які екологічні зміни. Рибичистильники, яких існує 45 видів, поїдають ектопаразитів, бактерій і відмерлі тканини з поверхні тіла інших риб. Мурахи у Центральній Америці будують гнізда у порожніх шипах акації. При цьому вони використовують для їжі утворення на кінцях листків – „тільця Белта№ і т.ч., які захищають акацію від конкурентів. Вони також зістригають чужі пагони, що проникають у крону акацій, і рятують їх від фітофагів.

Широко розвинений мутуалізм при запиленні. „Винагорода" - одержання нектару або пилку. Існує мутуалізм за участю організмів, що населяють травний тракт. У багатьох рослиноїдних тварин бактерії відіграють величезну роль при перетравлюванні їжі (розщепленні). Наприклад, без найпростіших у кишечнику термітів переварити деревину останніми було б неможливо. У жуйних тварин у рубці, забезпечується перетравлювання їжі, за рахунок летучих жирних кислот, у першу чергу, оцтової.

Можна навести ще багато прикладів подібних взаємовідно-син. Рак-самітник та актинія, де рак використовує її здатність жалити інші організми для захисту, а актинія харчується залишками їжі рака. Це типовий приклад протокооперації. Особливо поширені форми симбіозу між деякими морськими тваринами та одноклітинними водоростями. Наприклад найкрупніший молюск тридакна, що досягає розміру 1,5 м і ваги 200–300 кг надає притулок великій кількості одноклітинних водоростей і без яких не може існувати. В цьому випадку тварини постачають водоростям вуглекислий газ та азотисті сполуки (продукти метаболізму), а отримують від рослин кисень і частково органічні речовини. Часто можна спостерігати зграйки рибок, що ховаються поміж щупалець медуз, що є прикладом однобічного симбіозу.

Корисно – нейтральні біотичні зв'язки:

Коменсалізм – тип біотичних взаємовідносин між двома видами – коменсалами, коли діяльність одного з них постачає харчування або притулок для іншого, не маючи від цього ні шкоди, ні користі (рибка-прилипало пересувається на великі відстані, прилипаючи до акул).

ЦІКАВО

Харчування залишками їжі інших тварин поширене серед тварин. Наприклад, у мурашниках живуть кілька видів жуків, що живляться за рахунок запасів працелюбних мура-шок. Також коменсалами можна вважати рибок- лоцманів, рибок-прилипал, що постійно супроводжують акул і харчу-ються залишками їхньої їжі.

В цілому ж взаємовідносини живих організмів дуже складні і різноманітні. Деякі їх прояви ми починаємо розуміти лише зараз. Ті випадки, які тут описані, швидше початок досліджень, за якими стоїть багато цікавих та значних відкриттів.

Так можна відмітити ще одну біологічну особливість життя рослин в угрупованнях. Як правило, з двох видів, які певний час живуть у споріднених умовах, один обов'язково гине. Ця законо-мірність була доведена в експерименті і отримала назву ***принципу конкурентного виключення:*** *якщо дві або більше рослин вико-ристовують однакові поживні речовини, кількість яких обмежена, то ці рослини будуть меншого розміру і чисельність їх буде менша*.

На відміну від рослин тварини значно менше залежать від наявності світла. Якщо автотрофні організми конкурують здебіль-шого саме за світло, то тварини весь час проводять у пошуку їжі.

Проте, хоча і прийнято поділяти біотичні зв'язки на корисні, шкідливі і нейтральні, такий поділ є умовним. У природі все збалансовано і ні один вид організмів не намагається знищити

інший. Тому всі типи біотичних зв'язків є надзвичайно важли-вими і забезпечують умови існування живих організмів: запо-бігають переселенню території або її недостатньому заселенню, визначають природний відбір, тощо.

5.4. Антропогенні фактори

У сучасній екології, як зазначено вище, до екологічних фак-торів середовища відносять не лише абіотичні та біотичні фак-тори. Різноманітність форм людської діяльності, які змінюють біотичні й абіотичні компоненти природи, багато вчених об'єд-нують під загальною назвою антропогенні впливи, або антропо-генні фактори. Будучи за характером впливу екзогенними, вони діють на ендогенні фактори і, завдяки їм, „зсередини" на при-роднє середовище або його компоненти.

Вплив їх на природу може бути як свідомим, так і стихійним, випадковим. Користуючись знанням законів розвитку природи, людина свідомо виводить нові високопродуктивні сорти рослин, породи тварин, усуває шкідливі види, творить нові природні комп-лекси. 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 розо-рювання перелогових земель, внаслідок чого зникають стійкі висо-коорганізовані угруповання, зменшується видовий склад рослин і тварин, про що йдеться в останньому розділі цього посібника.

Необхідно також звернути увагу на те, що серед антропогенних розрізняють фактори *прямого (безпосереднього) впливу* (наприклад, полювання на тварин, рибний промисел, заготівля лікарських рослин, вирубування лісу тощо) і *опосередкованого впливу*, тобто змінюючи фізико-хімічні показники середовища (наприклад, скиди промислових відходів у річки, осушення боліт, будівництво гребель на річках тощо), впливають на адаптаційні можливості живих організмів, які або мігрують на інші території, або гинуть.

САМОСТІЙНІ ЗАВДАННЯ ДО РОЗДІЛУ ІІ

Питання для роздумів, самоперевірки, повторення

1. Що є об'єктом вивчення аутекології?
2. Яке значення для кожного живого організму мають умови його існування?
3. Дайте визначення поняттю „середовище" і назвіть основні типи природного середовища.
4. Розкрийте зміст поняття „екологічні фактори". Які ви зна-єте класифікації екологічних факторів?
5. Визначте особливості фізико-хімічних показників повітря-ного середовища.
6. Визначте особливості фізико-хімічних показників водного середовища.
7. Визначте особливості фізико-хімічних показників ґрунто-вого середовища.
8. Які закони визначають силу дії екологічних факторів на організм?
9. Поясніть зв'язок впливу лімітуючих факторів на організм та меж його толерантності.
10. Які види називають еврибіонтними? Наведіть приклади.
11. Які види називають стенобіонтними? Наведіть приклади.
12. У чому полягає суть закону Лібіха?
13. Наведіть приклади взаємодії екологічних факторів.
14. Чи можна одночасно віднести вид і до стенобіонтних і до еврибіонтних організмів? Наведіть приклади.
15. Назвіть основні форми біотичних відносин. Які з них від-носяться до позитивних, а які до негативних?
16. Наведіть приклади адаптації живих організмів. Визначте їхні конкурентні переваги.

17. Дайте характеристику основним антропогенним фак торам.

18. Чим відрізняється свідомий та випадковий вплив людини на природу.

Наведіть приклади.

Тестові завдання: вказати одну правильну відповідь

Питання 1. Аутекологія – це
а. *розділ екології, який вивчає угруповання гідробіонтів*
б. *сукупність прикладних аспектів екології, вплив техноген-ного навантаження на довкілля*
в. *розділ екології, який вивчає популяції організмів як особли-вий рівень організації живої матерії*
г. *розділ екології, що вивчає взаємовідносини особин або груп особин одного конкретного виду з умовами навколишнього середовища*

Питання 2. Визначте інтенсивність впливу екологічного фак-тора, яка для організмів ще сприятлива
а. *Нижня межа витривалості*
б. *Зона песимуму*
в. *Зона оптимуму*
г. *Зона комфорту*

Питання 3. В комплексі факторів найсильніше діє той, який ближче до межі витривалості – таке тлумачення має…
а. *1. закон мінімуму (закон обмежувального фактора) Лібіха*
б. *правило Бергмана*
в. *закон екологічної толерантності Шелфорда*
г. *закон взаємодії факторів*

Питання 5. Визначте інтенсивність впливу екологічного фак-тора, яка для організмів перевищує згубну
а. *Критичні точки максимуму і мінімуму*
б. *Нижня межа витривалості*
в. *Зона песимуму*
г. *Верхня межа витривалості*
д. *Зона комфорту*

Питання 7. Назвіть види, які здатні переносити значні коли-вання температури
а. *Ксерофіти*
б. *Гідрофіти*
в. *Гідатофіти*
г. *Гігрофіти*

Питання 8. Як називають вищу водяну рослинність?
а. *Ксерофіти*
б. *Гідрофіти*
в. *Гідатофіти*
г. *Гігрофіти*
д. *Мезофіти*

Питання 9. Як називають вологолюбні рослини?
а. *Ксерофіти*
б. *Гідрофіти*
в. *Гігрофіти*
г. *Мезофіти*

Питання 10. Як називають посухостійкі рослини?
а. *Ксерофіти*
б. *Гідрофіти*
в. *Гідатофіти*
г. *Гігрофіти*
д. *Мезофіти*

Питання 11. Як називають рослини, які ростуть на мілководді водойм (очерет, рогіз)?
а. *Ксерофіти*
б. Гідрофіти
в. *Гігрофіти*
г. *Мезофіти*

Питання 12. Як називають рослини, які займають проміжне місце між водяними і посухостійкими?
а. *Ксерофіти*
б. *Гідрофіти*
в. *Гігрофіти*
г. *Мезофіти*

РОЗДІЛ ІІІ
ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ ДЕМЕКОЛОГІЇ

§6. ПОНЯТТЯ ПРО ПОПУЛЯЦІЮ

Розділ загальної екології, що вивчає структурні та функці-ональні характеристики, динаміку чисельності популяцій, а також умови, за яких формуються популяції, називають *демеко-логією або популяційною екологією*.

Розвиток популяційної екології сьогодні пов'язаний із новими теоріями флуктуацій, генетичними і біогеоценотичними особ-ливостями розвитку популяцій, вивченням їх енергетичного потенціалу.

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 смерт-ності організмів, висунув Буффон (1749 р.), а згодом її розвинув Брюкнер (1767 р.). Еволюційна концепція Ч. Дарвіна (1858 р.) ґрунтується на ідеї популяції і явищ, що в ній відбуваються.

Популяцією в екології прийнято називати сукупність особин одного виду із спільними умовами життя, необхідними для під-тримання її чисельності на визначеному рівні достатньо трива-лий час. Особини групи (або популяції) взаємодіють між собою і спільно мешкають на одній території. Термін „популяція" похо-дить від латинського „популюс" – народ, населення. Цей термін
в екологію ввів В. Л. Йогансен у 1903 році. Як і більшість понять екології, термін „популяція" неоднозначний. Спеціалісти різного профілю, виділяючи популяції у природі, користуються різними критеріями. У генетиці популяції розглядають як структурні оди-ниці, що утворюють таксономічний вид. Обов'язковою умовою

виділення окремої популяції в цьому випадку є наявність віль-ного обміну генами між усіма особинами даної популяції, що забезпечує спільність генофонду.

У ботаніці критеріями виділення популяції служить її роз-міщення в межах певного біоценозу. Такі популяції називають ценотичними. Розміри ценопопуляцій можуть бути різними.

У невеликих ценозах вони невеликі, а в монотонно – однорід-них типу тайгового лісу можуть охоплювати території у сотні та тисячі гектарів і складатися з багатьох мільйонів особин.

В екології та зоології популяції частіше виділяють за ознаками їхнього розподілу на певній території та достатній відмежовано-сті від популяцій того ж виду. У цьому випадку популяцію нази-вають *локальною*.

Механізми ізоляції окремих популяцій бувають двох типів: а) територіальні; б) репродуктивні.

У першому випадку межами між популяціями виступають певні бар'єри: гірський хребет, річка і т. ін. У другому випадку ізоляцією є неможливість схрещування між особинами різних популяцій. Наприклад, особини конюшини гірської на півден-ному та на північному схилах одного й того ж пагорба можуть належати до різних популяцій, оскільки на північному схилі цві-тіння починається тоді, коли цвітіння на південному схилі вже пройшло. Для зручності *екологічну популяцію* ми будемо визна-чати як населення організмів одного виду на даній території.

Між особинами популяцій складаються різноманітні відно-сини. На кожну з них діють фактори середовища або інші види організмів. Для популяції характерні практично всі форми зв'яз-ків міжвидових відносин, особливо мутуалістичні (взаємноко-рисні) і конкурентні. Але найбільш важливі специфічні внутрі-видові взаємозв'язки – це відносини між особинами різної статі, між батьківськими та дочірніми поколіннями по відтворенню самої популяції.

При статевому розмноженні обмін генами перетворює попу-ляцію у відносно суцільну генетичну систему (тобто відмінності між особинами популяції мінімальні). Але коли у групі переважає вегетативне, партеногенетичне (розмноження яйцеклітини без запліднення) або інші способи розмноження, генетичні зв'язки слабшають і популяція стає системою клонів, або чистих ліній, які спільно використовують навколишнє середовище. Такі групи об'єднані, в основному, екологічними зв'язками. Однак у всіх випадках у популяціях діють закони, які дозволяють використо-вувати обмежені ресурси середовища таким чином, щоб можна було забезпечити появу нового покоління. Тобто популяції мають особливі якості щодо регулювання власної чисельності.

Підтримання оптимальної (відносно існуючих умов життя) чисельності популяції називають гомеостазом популяції. Всі популяції поділяються на певні категорії за здатністю до само-відтворення:

Незалежні популяції. Такі, що мають достатньо високий потенціал розмноження, завдяки якому постійно відновлю-ються втрати особин без надходження їх ззовні.

Напівзалежні популяції. Вони можуть існувати тільки при роз-множенні власних особин при низькій їх чисельності. Надходження особин ззовні виразно впливає на поліпшення стану популяцій.

Залежні популяції. У них народжуваність не компенсує втрат. Такі популяції існують лише за умови надходження особин із сусідньої популяції.

Псевдопопуляції. Вони поширенні там, де група особин не має змоги розмножуватися у даному місці. Такі популяції утво-рюються внаслідок міграції особин із сусідніх популяцій, які можуть брати участь у різних біоценотичних процесах.

Популяції, що періодично виникають за межами поширення виду або в біотопах, які ще не повністю залежні. Поява їх пов'я-зана з періодичним виникненням сприятливих умов. З погір-шенням умов середовища такі популяції зникають.

Геміопопуляції. Стан популяції, коли диференціюються потреби на різних фазах життєвого циклу у певного виду. При цьому популяція складається з диференційованих компонен-тів щодо умов середовища, простору, які циклічно ідуть один за одним (фази розвитку комах).

Для розуміння ролі виду у біоценозі (екосистемі) потрібно знати „особливості" не індивідуумів, а великих їх груп, які взає-модіють між собою з навколишнім середовищем.

Склад популяцій зумовлюється не випадковою комбінацією індивідів, а певними взаємозв'язками виду і комплексом умов навколишнього середовища в процесі видоутворення, а тому кожна популяція крім загальновидових має специфічні особ-ливості.

§7. ОСНОВНІ ПОКАЗНИКИ ПОПУЛЯЦІЇ

Популяція характеризується багатьма ознаками. Вона має „*біологічні особливості*", що властиві кожному організму, який входить до її складу, та „*групові особливості*", які є унікальними характеристиками, що виникають тільки за умов утворення сукупності організмів. Для популяцій як еколого – біологічного явища характерні певні ознаки (показники): чисельність, щіль-ність, народжуваність, смертність, виживання та ряд структур (просторова, вікова, статева, етологічна та ін.).

Усі характеристики популяції можуть бути поділені на *динамічні* та *статичні показники*. Безсумнівно, все в природі змінюється до певної міри, але в порівнянні такий поділ мож-ливий. Наприклад, чисельність, щільність, народжуваність, смертність та виживання можуть інколи дуже сильно змі-нюватися, а структури популяції (просторова, вікова, статева, генетична та етологічна) – більш-менш постійні протягом три-валого часу.

7.1. Динамічні показники популяції

Чисельність – *це кількість особин, з яких складається популяція*. Вона може бути більш-менш постійною або різко змі-нюватися в різні сезони чи протягом декількох років. За опти-мальних умов середовища чисельність організмів, як правило, змінюється не так різко, як при нестабільних та часто неспри-ятливих умовах життя. Чисельність великих організмів часто визначають прямим підрахунком. Підрахувати всю кількість дрібних організмів у популяції досить важко. Тому в екології для кількісної характеристики популяції дрібних організмів застосовують показник щільності популяції.

Щільність – *це співвідношення чисельності організмів попу-ляції до одиниці площі чи об'єму простору*. Зазвичай її визнача-ють числом особин або біомасою популяції на одиницю площі або об'єму. Наприклад, 150 сосен на 1 га соснового бору, 8 млн синьо-зелених водоростей на 1 $м^3$ води, 20 кг лося на 1 $км^2$ угідь або 200 г планктону на 1 $м^3$ води.

Розрізняють *середню* та *екологічну* (чи *специфічну*) щіль-ність. *Середня щільність* означає число особин (або біомаси) на одиницю всього простору. *Екологічна щільність* – число особин (або біомаси) на одиницю заселеного простору. Організми за певних умов простору можуть концентруватися
у відповідних частинах ареалу. При цьому середня щільність популяції незмінна, а екологічна – може сильно відрізнятися в різних частинах простору. Зростання щільності впливає на швидкість росту популяції, як правило викликаючи його спо-вільнення. Вона також впливає на перерозподіл ресурсів між органами рослин, в основному, в бік зменшення репродуктив-них органів, на їх інтенсивність, негативно впливає на при-ріст фітомаси особин.

Народжуваність – це кількість особин популяції, що народи-лася за одиницю часу, її вираховують за такою формулою:

$$B = N_b / (t_2 - t_1)$$

де B – народжуваність, N_b – кількість організмів, що народи-лися, ($t_2 - t_1$) – певний проміжок часу (Δt), що залежить від темпів розмноження даного виду.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

В екологічних дослідженнях мало знати, з яких організмів складається угруповання чи екосистема. Передусім треба мати точні дані щодо щільності тих чи інших популяцій орга-нізмів. Вплив, який чинить популяція на середовище взагалі та на окремі його види організмів зокрема, залежить від її щільності. Так, випасання десятка овець на 1 км^2 степу не приведе до великих змін у довкіллі, але 1000 овець на цій же площі можуть враз зруйнувати рослинний покрив (випа-сання, витоптування) та створити умови для ерозії ґрунтів.

Кожний організм має свої фізіологічні можливості розмно-ження (плодючість), але за різних умов (у тому числі й екологіч-них) вони реалізуються по-різному. Тому для кожної популяції
в певні періоди існує свій показник народжуваності. У перена-селених популяціях народжуваність, як правило, зменшується, і навпаки, коли щільність популяції менша від оптимальних показників, народжуваність може зростати. Чим більша наро-джуваність, тим скоріше збільшується чисельність організмів у популяціях і пов'язано це з турботою про потомство. Обернена залежність: чим вища турбота, тим нижча народжуваність.

Народжуваність визначають як здатність популяції до омо-лоджування та збільшення чисельності. Розрізняють такі види цього показника:

– *максимальна (абсолютна або фізіологічна)* народжуваність як теоретично максимальна швидкість появи нових особин в

ідеальних умовах за відсутності лімітуючих факторів, тобто народжуваність, обумовлена фізіологічними можливостями орга-нізму. Ця характеристика є постійною для популяції певного виду;

– *екологічна* або *реалізована народжуваність* (або просто „народжуваність") означає омолодження, збільшення чисельно-сті популяції в реальних умовах. Вона варіює залежно від зміни останніх, а також від вікового стану популяції та інших факторів.

Але немає вічноживих організмів – рано чи пізно вони гинуть чи відмирають, звільняючи місце для нащадків. Тобто для попу-ляцій характерна певна смертність організмів.

Смертність. Різні організми (навіть одного виду) мають різну тривалість життя. В ідеальних (оптимальних) умовах живі орга-нізми можуть жити досить тривалий час, чого вони не демон-струють у природних умовах. Так, наприклад, звичайна ропуха в умовах невільного утримання може прожити до 26 років, в той час як у природі вони рідко переживають 6-річний вік. Це озна-чає, що фізіологічно організми можуть жити довше, ніж вони живуть у певних умовах природного середовища. Саме неспри-ятливі умови навколишнього середовища (абіотичні та ряд біо-тичних, зокрема, хижаки, паразити тощо) не дають організму можливості дожити до свого максимального віку.

Смертність – це кількість організмів популяції, які вмирають чи гинуть за різних причин в певний проміжок часу, її визначають за такою формулою:

$$D = N_d / (t_1 – t_2)$$

де D – смертність, N_d – кількість організмів, що загинули чи померли, $(t_1 – t_2)$ – певний проміжок часу (найчастіше 1 рік).

Смертність як показник популяції може змінюватися за різ-них причин. Вона може зрости при різкій зміні оптимальних умов існування на екстремальні, при збільшенні щільності популяції і навпаки. Порівнюючи величини народжуваності та смертності, можна передбачити темпи зміни чисельності в попу-

ляції. Якщо смертність буде перевищувати народжуваність, то популяція буде зменшуватися чисельно. При однакових величи-нах смертності і народжуваності популяція буде мати стабільну чисельність. Коли ж народжуваність буде перевищувати смерт-ність, то популяція зростатиме чисельно.

Смертність відображає загибель особин у популяції. Подібно народжуваності, смертність можна виразити кількістю особин, які загинули за даний період (кількість смертей за одиницю часу). Вона має закономірний характер і неоднакова в особин різних статей і віку; причини її та ступінь закономірно зміню-ються із зміною середовища або самої популяції.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Ступінь смертності визначає тривалість життя та послідов-ність відмирання окремих генерацій, а також характер віко-вого складу популяції. Від величини загибелі особин на різ-них фазах розвитку залежить характер смертності популяції, який і визначається типами кривих виживання популяцій (рис. 9):

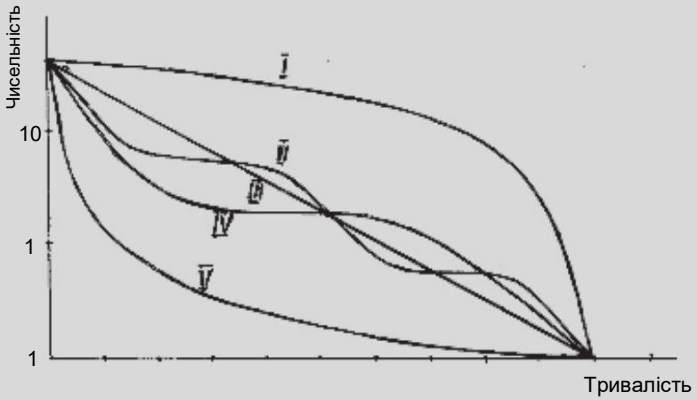


Рис. 9. Різні типи кривих виживання (за Ю. Одумом)

1 – **тип** (випукла крива I) – висока смертність у кінці життя (кит, слон, слизень, гідра, людина);
2 – **тип** (ступінчаста крива II) – різка зміна виживання у різ-ному віці і фазах розвитку (голометаболічні комахи);
3 – **тип** (похила пряма III) – постійне виживання у будь-якому віці, реально нездійсненна, може бути приближення до неї (ящірка);
4 – **тип** (S-подібна крива IV) – найбільша смертність на початку і в кінці життя (пінгвін, довговічні деревні породи); **5** – **тип** (ввігнута крива V) – різні за таксономічним положенням популяції з найбільшою смертністю на початку життя (багато рослин, безхребетні, риби).

Переміщення організмів. Поруч знароджуваністю та смерт-ністю організмів розселення, або переміщення, визначає харак-тер росту популяції та її щільність. Розрізняють три типи перемі-щення організмів: еміграцію, іммігрaцію та міграцію:

– *Еміграцією* називають масове виселення організмів з пев-ної території внаслідок перенаселення чи інших причин.

– *Імміграцією* називають зворотний процес – вселення орга-нізмів на певну територію чи в популяцію.

– *Міграціями* називають регулярні та спрямовані перемі-щення організмів (туди і в зворотному напрямку) з однієї терито-рії на іншу.

Здебільшого деяке число особин постійно іммігрує в популя-цію або емігрує з неї. Зазвичай це слабо відбивається на попу-ляції в цілому (особливо якщо популяція має значні розміри) оскільки переміщення або врівноважують одне одного, або ком-пенсуються змінами народжуваності та смертності. Однак коли розселення має масовий характер і здійснюється швидко, це сильно відбивається на популяції. Характер розселення особин великою мірою залежить від різноманітних перешкод і від врод-женої здатності дорослих особин або зародкових форм до пере-

міщень, яку називають ***вагільністю*** (рухливість). Розселення є засобом захоплення нових або звільнених територій і встанов-лення збалансованого різноманіття. Воно служить також одним з факторів, що сприяє потоку генів та видоутворенню.

ЦІКАВО

Розселення істотно залежить від природних перешкод, а також від ***вагільності***, тобто вродженої здатності організмів до переміщень. Рухомість багатьох видів набагато більша ніж ми гадаємо. Здатність птахів та комах „знаходитися всюди" добре відома, хоча фактично значно більшою здатні-стю до розселення характеризуються рослини і більш дрібні тварини. Дослідження завислих у повітрі форм („повітря-ний планктон") дало змогу зрозуміти, що не тільки спори, насіння і мікроорганізми, але й тварини, наприклад, павуки, здатні перелітати на багато кілометрів, прикріпившись до власної павутини.

7.2. Статичні показники популяції

Структура популяції. Кожна популяція має *власну організа-цію*, тобто співвідношення різних окремих частин популяції між собою за різними ознаками. Ця організація називається *струк-турою популяції*. Структура групи може визначатися за розпо-ділом особин по території (просторова або територіальна), за співвідношенням частин популяції за статтю, віком, морфологіч-ними, фізіологічними ознаками (біологічна), за особливостями поведінки (етологічна).

Вікова структура популяції є її важливою характеристи-кою, яка чинить вплив як на народжуваність, так і на смерт-ність. Співвідношення різних вікових груп популяції визначає її

здатність до розмноження в цей проміжок часу та показує, чого можна очікувати в майбутньому. Зазвичай у популяціях, які швидко зростають, значну частку становлять молоді особини,
у стабільних популяціях розподіл вікових груп більш рівномір-ний, а в популяціях, для яких характерне зменшення чисельно-сті, переважають особини старшого віку.

Однак вікова структура популяції може змінюватися і без зміни її чисельності. Для кожної популяції характерна деяка „нормальна", або стабільна, вікова структура, до якої спрямована зміна її реальної (дійсної) вікової структури. Як тільки досягається стабільна вікова структура, нехарактерне збільшення народжува-ності або смертності викликає її тимчасову зміну, після чого відбу-вається спонтанне повернення до стабільного стану.

У популяції можна виділити *три екологічні віки*:

– передрепродуктивний;
– репродуктивний;
– пострепродуктивний.

Тривалість цих віків відносно тривалості життя дуже варіює
у різних організмів. У сучасної людини ці три віки більш-менш однакові, на кожний з них припадає третина життя. В минулому людина мала значно коротший пострепродуктивний період. Для багатьох рослин та тварин характерний досить тривалий передрепродуктивний період. У деяких видів він надзвичайно довгий, репродуктивний короткий, а пострепродуктивний від-сутній. Класичним прикладом є одноденки. У них личинкова стадія розвитку триває від одного до декількох років, а в дорос-лому стані вони живуть всього декілька днів. Саме за цей час вони розмножуються та гинуть.

У популяціях багаторічних рослин всі особини характеризу-ються набором біоморфних ознак, які визначають їх вікову дифе-ренціацію[24].

[24] Крічфалушій В.В., Мезев-Крічфалушій Г. М. Популяційна біологія рослин. – Ужгород., 1994.

Для популяційних досліджень набагато більше значення має визначення вікових станів (біологічний вік), ніж абсолютного віку (календарний вік). На підставі комплексу якісних ознак в онтоге-незі рослин виділяють 4 періоди і максимум 11 вікових станів:

I) латентний (насіння) – характеризується тривалим зберіган-ням, що є найдинамічнішим резервом популяції;

II) прегенеративний (проростки, ювенільні, іматурні, віргі-нільні) – розвиток рослин до появи генеративних пагонів;

III) генеративний (молоді, середні, старі) – утворення генеративних пагонів;

IV) сенільний (субсенільні, сенільні, відмираючі) – спрощення життєвих форм і відмирання.

Процеси новоутворення і накопичення енергії переважають до середнього генеративного стану, а після – процеси відмирання і втрати енергії.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Існує три основні типи популяцій залежно від етапу[25]:

✓інвазійний – популяція ще нездатна до самопідтримання, залежить від занесення насіння ззовні, складається переважно з прегенеративних особин,

✓нормальний – відбувається самопідтримання, в основному переважають генеративні рослини;

✓регресивний – втрата здатності самопідтримання, перева-жають постгенеративні.

Серед нормальних є повночленні і неповночленні, якщо відсутні окремі вікові групи, найчастіше через перерви „інспармації", вимирання певних вікових груп, чи фактори внутрішнього порядку, які контролюють розвиток самої популяції. При переважанні у віковому спектрі нормальної популяції особин певної вікової групи виділяють молоді, зрілі, старіючі та старі.

[25] Мезев-Кричфалуший Г.Н. Популяцийна биология птицемлечника зонтичного и пер-спективы его выживания в Закарпатье // Экология. – 1991. – № 3.

При досить повній уяві про біологію і еколого- фітоценотичну приуроченість виду виділяють базові вікові спектри (модальні характеристики нормальних популяцій, які зна-ходяться в рівноважному стані). Існує чотири основні типи, які розрізняють за положенням абсолютного максимума в спектрах вікових станів:
I тип – повне переважання молодих
особин; II – генеративних;
III – старих генеративних або сенильних;
визначається двома піками на старій і молодій частинах популяції (бімодальний).

Таким чином, вікова структура є однією з найважливіших ознак популяції. Віковий спектр відображає життєвий стан виду в ценозі, а також такі важливі процеси, як інтенсивність відтворення, рівень смертності, швидкість зміни поколінь. Від цієї сторони структурної організації залежить здатність попу-ляційної системи до самопідтримання та ступінь її стійкості до впливу негативних факторів середовища в т. ч. й антропоген-ної дії. Також він характеризує етап розвитку популяції (віко-вість), а отже, й перспективи розвитку в майбутньому.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ
У демографії народжуваність прийнято розраховувати на одну жінку репродуктивного віку (від 18 до 50 років), а не на все населення. В найбільш сприятливих випадках при вивченні популяцій вдається здійснити глибокий аналіз і побудувати ***вікову піраміду***, показуючи співвідношення між індивідами кожного віку за статтю. Вікова піраміда дає змогу судити, молода чи стара популяція, чи відбулися у ній будь-які перетворення, передбачати еволюцію за смертністю в кожній віковій групі.

Важливим фактором зміни чисельності популяції є співвідно-шення особин різної статі, або ***статева структура*** популяції. Статеве розмноження характерне для більшості видів організ-мів. Хоча існує багато таких видів рослин та безхребетних тва-рин, які розмножуються цим шляхом дуже рідко. Еволюційне походження та селективна перевага статевого розмноження, як і раніше, залишається однією з головних проблем у біології. Статевий процес дає змогу генам, що становлять генофонд попу-ляції, в кожному новому поколінні змішуватися і утворювати різноманітні нові комбінації. Генетична мінливість як така ство-рюється саме під час статевого розмноження. Потенційна швид-кість еволюції популяції зі статевим розмноженням вища, ніж в організмів, які розмножуються безстатевим шляхом, оскільки у випадку статевого розмноження одна особина може накопичу-вати певну сукупність сприятливих мутацій.

У популяціях багатьох видів роздільностатевих організ-мів співвідношення самців та самиць приблизно однакове. Співвідношення організмів різної статі визначається за част-кою самців. Для більшої точності розрізняють *співвідношення на момент запліднення (первинне співвідношення) та в кінці періоду батьківської турботи (вторинне співвідношення)*.
Співвідношення особин різної статі, які щойно набули самостій-ності, але ще не розмножуються (напр., пташенята, що вилетіли з гнізда), називають *третинним*, а у дорослих особин, що роз-множуються, *четвертинним* співвідношенням.

ЦІКАВО

Хоча вважають, що в більшості випадків співвідношення особин різної статі в популяціях однакова, однак вона рідко дорівнює одиниці тому, що найчастіше особини однієї статі переважають чисельно іншу. У хребетних при народженні самців буває дещо більше, ніж самиць. У популяції ондатри

при народженні спостерігають чисельну рівність особин різ-ної статі, а через три тижні співвідношення самців та самиць дорівнює 140 до 100. У качок самці часто чисельно переважають над самицями. Проте у великих популяціях білок Північної Америки (сіра та лиса білки) домінують самиці.

Існування певної статевої структури в популяціях передбачає також встановлення властивої тільки цій популяції структури схрещування, що, в свою чергу, характеризує певну систему шлюбних відносин у тій чи іншій популяції:

✓ Більшість видів комахоїдних та хижих птахів, а також хижих ссавців *моногамні*, оскільки шлюбну пару утворюють один самець та одна самиця. У подібних випадках обоє батьків беруть участь у вихованні нащадків.

✓ *Полігамія* – це така система шлюбних стосунків, при якій одна особина вступає в шлюбний зв'язок з більш як одним пред-ставником протилежної статі. Розрізняють два типи полігамії, залежно від того, яка стать підтримує множинні зв'язки.

✓ *Полігінія* – коли у деяких видів птахів, наприклад, один самець має одночасно шлюбні зв'язки з двома або більшою кіль-кістю самиць.

✓ *Поліандрія*, в процесі якої одна самиця підтримує шлюбні відносини з більше, ніж одним самцем зустрічається наба-гато рідше. Поліандрія, ймовірно, спостерігається іноді у птахів (якани, пастушкові та тінамові).

✓ *Проміскуїтет*, ідеальна структура шлюбних відносин (або, можливо, правильно буде сказано – відсутність таких), коли будь-яка особина має однакову можливість схрещування з будь-якою іншою особиною. Справжній проміскуїтет в більшості випадків малоймовірний і, можливо, не існує. Частково до нього наближені деякі види багатощетинкових червів та морські лілії, які випускають свої гамети просто в море, або наземні вітроза-

пильні рослини, тобто такі організми, гамети яких переносяться морськими течіями або вітром. Однак навіть у таких організ-мів, що ведуть прикріплений спосіб життя, можуть траплятися різноманітні форми хімічної дискримінації гамет і відповідно – перевага при запліднені.

✓ *Епігамний добір* – компонент статевого добору, який пов'я-заний з відносинами представників різної статі; його часто визначають як „боротьбу статі".

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Фактично полігінія – це такий результат боротьби представників різної статі, коли виграють самці (*патріархат*), а поліандрія – виграють самиці (*матріархат*). Моногамія є компромісом між цими двома крайніми варіантами. У випадку моногамної сис-теми шлюбних відносин самець має бути впевнений у тому, що нащадки, яких він вирощує, належать йому.

Статевий диморфізм іноді виконує ще й іншу екологічну функцію, зменшуючи перекривання екологічних ніш і зни-жуючи конкуренцію між представниками різної статі. У дея-ких ящірок, що мешкають на островах, і деяких видів птахів сильний статевий диморфізм у розмірах ротового апарату (щелепи та дзьоб) корелює з диференціальним використан-ням харчових ресурсів.

Етологічна структура популяцій – це система взаємовід-носин між її особинами. Особинам різних видів притаманний поодинокий або груповий спосіб життя. В першому випадку особини популяції більш-менш відокремлені просторово і зби-раються групами лише на період розмноження (скорпіони, біль-шість видів павуків, тетеруки, качка-крижень тощо).

Груповий спосіб життя пов'язаний з утворенням постійних родин, колоній, табунів, зграй тощо.

Родинний спосіб життя пов'язаний з підсиленням зв'язків між батьками та нащадками (напр., у тигрів молоді особини тримаються біля матері до 2-3 років). Родина – група особин, в якій разом мешкають батьки і діти, причому перші піклуються про останніх. Прикладом родин особливого типу можуть бути суспільні комахи (терміти, мурашки, медоносна бджола, джмелі, деякі оси). У їхніх гніздах мешкають особини різних поколінь, які відрізняються за будовою та функціями (касти).

Колонії тварин – це групові оселення. Вони можуть утворю-ватися внаслідок того, що дочірні особини залишаються сполу-ченими з материнською (губки, поліпи кишковопорожнинні тощо). В інших випадках колонії становлять певні скупчення особин, які оселяються разом (берегова ластівка, дикий кріль, бабаки тощо).

Зграї – тимчасові рухомі угруповання тварин (сарана, горобці, вовки тощо). На відміну від зграй, табуни – це більш- менш постійні групи тварин (китоподібні, мавпи, копитні тварини та ін.). Для зграй, і особливо табунів, характерна складна система зв'язків, яка може проявлятись у вигляді ієрархії серед особин.

Ієрархія – це система поведінкових зв'язків між особинами в зграї або табуні, яка визначає їхній доступ до їжі, розмноження тощо і проявляється в особливостях поведінки. Зокрема, в зграях та табунах визначаються лідери – ватажки, дії яких спрямовані на керування угрупованням, підпорядкування собі інших особин. Внаслідок цього зграї чи табуни функціонують як єдине ціле.

При найбільш складних формах етологічної структури кожна особина займає певне становище (ранг), яке визначає її права та обов'язки, домінування над особинами, що займають нижчий ранг. Часто ранг особин визначається в ході сутичок між ними.

Спільне існування організмів у вигляді родин, колоній, зграй, табунів дає можливість краще пристосуватись до умов існу-вання (захист від ворогів, ефективне використання харчових ресурсів, розмноження, краще виживання молоді тощо). У гру-

пах тварин краще відбуваються процеси навчання, утворення умовних рефлексів.

Просторова структура. Щодо просторового розподілу, то можна виділити три основні типи: *випадковий, рівномірний і гру-повий* (рис. 10).

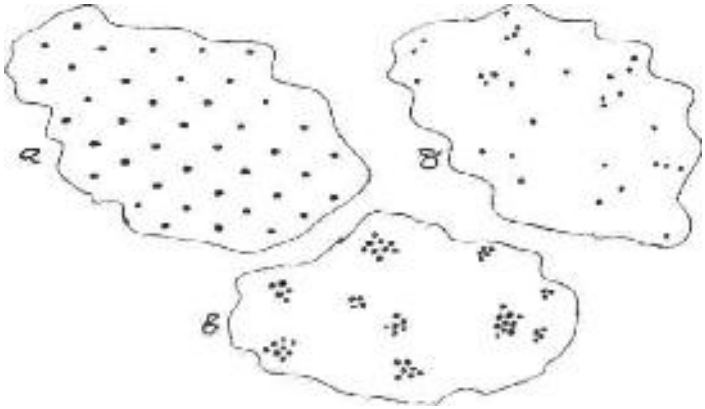


Рис. 10. Три основних типи розподілу особин у популяції:
а – рівномірне, б – випадкове, в – групове нерівномірне

Біологічний сенс того чи іншого типу розподілу визначається, як правило, умовами середовища (типом розподілу ресурсів та інших чинників середовища і характером внутрішньо популя-ційних взаємин.

Випадковий розподіл спостерігається там, де середовище одно-рідне, а організми не прагнуть об'єднатися в групи. *Рівномірний розподіл* зустрічається там, де між особинами дуже міцна конку-ренція або існує антагонізм, який сприяє рівномірному розподілу у просторі. Найчастіше спостерігається утворення різноманіт-них скупчень. Якщо особини в популяції володіють тенденцією утворювати групи певної величини (наприклад, пари у тварин),

то розподіл самих груп частіше всього ближчий до випадкового, ніж до рівномірного.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Розміщення рослин у просторі визначається нерухомістю останніх. У рослинних угрупованнях просторова структура популяцій виявляється через характерне розміщення особин даного виду. Вони можуть знаходитися поодинці, парами, групами або ж скупченнями, що 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).

Тривале існування популяції зумовлене механізмами, які регулюють або обмежують вичерпування природних ресурсів до критичного рівня. Критичним рівнем розвитку чисельності популяції є доступність життєво необхідних ресурсів.

7.3. Методи визначення чисельності популяції

Для визначення чисельності популяцій використовується багато різних методів, які поділяють на декілька категорій.

Тотальний облік можливий, іноді, для великих, добре поміт-них організмів (бізони на відкритих рівнинах) або для організ-мів, які збираються на період розмноження у великі групи (мор-ські птахи і тюлені).

Метод пробних ділянок. Цей метод полягає у підрахунку і зважуванні організмів на пробних ділянках або на трансектах. Розміри і кількість пробних ділянок повинні бути достатні для отримання чисельності на досліджуваній території.

Методи мічення з повторним відловом (для рухомих тварин). З популяції відловлюють частину тварин, помічають їх і випус-кають. Відсоток помічених тварин у наступній вибірці вико-ристовується для визначення загальної чисельності.

Метод вилучення, при якому кількість організмів зібраних з дея-кої площі, при послідовній вибірці, відкладається по осі ординат, а кількість із зібраних раніше по осі абсцис. Якщо імовірність лов-лення відносно постійна, то позначки відкладаються вздовж прямої лінії. Цю лінію можна провести до нульової точки (на осі абсцис), яка буде теоретично відповідати 100 % вилученню з даної площі.

Методи без взяття проб (застосовуються для нерухомих орга-нізмів, таких як дерева). Прикладом може бути метод випадкових точок, під час якого вимірюють віддаль від ряду довільно вибра-них точок до найближчих особин відносно всіх чотирьох напрям-ків. Густоту на одиницю площі оцінюють за середньою віддаллю.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Упродовж свого тривалого життя популяція займає певну територію і зберігає якусь середню статистичну кількість особин. Тому приступаючи до вивчення популяції, насампе-ред намагаються визначити чисельність і щільність особин, тобто визначити ці два показники стану популяції, які свід-чать про ступінь її впливу на екосистему в цілому і функціо-нальну значимість.

Розмір території, на якій здійснюється підрахунок, залежить передусім від розміру особин (мурашка чи олень), можливо-стей їх підрахунку (нерухоме дерево і рухлива тварина), типів розподілу чи дисперсії. Для великих хижаків площа підрахунку може сягати 100 км^2. Для підрахунку дерев, білок чи мурашни-ків можна взяти площу 1 га, тоді як для личинок травневого хруща чи дощового черв'яка – 1 м^2. У водному середовищі або ґрунті поряд з одиницею площі для дрібних і мікроскопічних мешканців беруть одиницю об'єму 1 дм^3 або 1л, 1 см^3 або 1 мл.

§8. ДИНАМІКА ЧИСЕЛЬНОСТІ ПОПУЛЯЦІЇ

В умовах стабільної популяції (її розміру, чисельності, щіль-ності) в ній відбуваються постійні зміни (народження і вими-рання особин, вікові, статеві тощо). Популяція весь час перебуває в динаміці, і однією з проблем є визначення частоти і швидко-сті таких змін. Методика їх оцінки потребує застосування дифе-ренційних рівнянь, в яких оперують не самими величинами, а швидкостями їх змін.

Життєздатність і стабільність популяції забезпечується зміною поколінь і навіть при постійній чисельності частина організмів, яка вимирає, має замінитися новими. Динаміка чисельності популяції визначається чотирма складовими про-цесами:

Динаміка чисельності	=	Народжуваність + Іміграція	–	Смертність + Еміграція

Аналіз кожної з цих складових розкриває характер процесів і причини динаміки популяції. Хоча в певній популяції може переважати та чи інша складова, але визнано, що в природних популяціях рослин і тварин основу динаміки складають про-цеси народження та смертності, а процеси іміграції та емігра-ції, що відіграють важливу роль у людському суспільстві, є дру-горядними.

Загальний хід зміни чисельності особин у популяції визнача-ється рівнянням:

$$N_{t+1} = N_t + |B + I| - |D + E|$$

Динамічні характеристики популяції відображають інтенсив-ність процесів, їх швидкість. Коли йдеться про народжуваність чи смертність, то мається на увазі якийсь певний період.

ЦІКАВО

За оптимальних умов вівця дає стійкий темп розмноження. Пара „вівця + баран" за 7 років дає в середньому 40 потомків, тобто збільшує чисельність у 20 разів. Після того, як фермери у 1835 р. завезли в Австралію кілька овець, де їх раніше не було, поголів'я овець зросло у повній відповідності з експоненціаль-ною функцією до 1880 р. З 1880 р. темпи зростання поголів'я зменшилися, оскільки всі придатні пасовища були зайняті. Невдовзі чисельність стада стабілізувалася на рівні 7 млн. голів. Залежно від кліматичних умов та економічних вимог кількість овець коливалася в межах 1 млн. в той чи інший бік.

Зростання популяції йде за законом, який виражається S-подібною кривою, яку називають *логістичною* (рис.11), де К – верхня асимптота S-подібного росту.

Біологічний сенс асимптоти можна ототожнити з поняттям „ємності середовища" для популяції. *Ємність середовища* (для популяції) – це максимальна щільність популяції, яка може під-тримуватися ресурсами даної екосистеми. Спочатку чисельність особин у популяції зростає за експонентою, після досягнення мак-симального значення сповільнюється і починає зменшуватись.

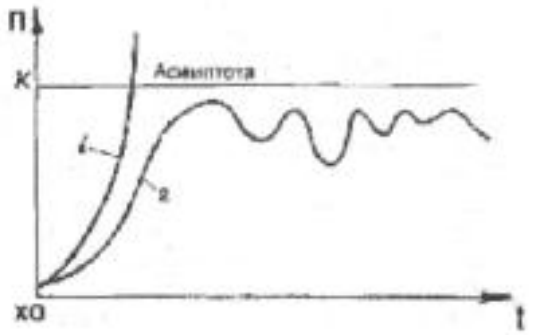


Рис. 11. Графік залежності чисельності популяцій від часу:
1 – експоненціальна крива росту; 2 – логістична крива росту

При досягненні певної чисельності, яка відповідає мак-симальній ємності даного середовища, настає стабілізація чисельності у вигляді коливального наближення до певної величини.

ЦІКАВО

Вперше логістичне рівняння запропонував бельгійський математик П.Ф.Ферхюльст для опису росту народонасе-лення (Verhulst, 1838). Зауважимо, що термін „логістична крива" був запропонований автором без будь-яких пояснень.

У французькій мові того часу слово „logistique" означало „мистецтво обчислення".

8.1. Типи динамічних змін чисельності популяцій

Показниковий тип. Він характеризується періодом інтенсив-ного зростання чисельності популяції за геометричною прогре-сією. Після максимуму кількість особин популяції різко зменшу-ється. Тривалість періоду повного циклу таких змін залежить від біологічних властивостей типу і трофічних ресурсів.

Гіперболічний тип. Властивий популяціям, які щойно освоїли нове місце з обмеженими ресурсами живлення. Популяція збіль-шується з опануванням середовища, після чого вона переходить до стану рівноваги.

Циклічний тип. Він характеризує динаміку чисельності попу-ляції, яка перебуває у неврівноважених, тобто в незбалансова-них умовах середовища.

Стабільний тип динаміки популяції властивий тим популя-ціям, що перебувають у сталих умовах і мають досконалі регуля-ційні механізми. Цей тип у природі поширений рідко.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Знання особливостей росту певної популяції конче необхідні для її раціональної експлуатації. Так, максимальну продукцію можна отримувати при підтримуванні щільності популяції на рівні, близькому до точки зміни радіусу кривизни S-подібної кривої, тобто за найвищої швидкості росту даної популяції. Цей же підхід дозволяє визначити верхню межу вилучення особин з популяції (що в свою чергу визначається метою оптимізації використання певної популяції): для розробки квот виловів риб певного виду, ліцензування відстрілу окре-мих видів тварин, лісокористування, прогнозування спалахів чисельності видів, які є переносниками найрізноманітніших захворювань, „шкідниками" лісового і рибного господарства.

§9. ЕКОЛОГІЧНА НІША

Екологічна ніша – термін в екології, що описує взаємовід-носини виду або популяції з екосистемою та їхнє в ній розта-шування. Більш лаконічним визначенням поняття може бути формулювання „спосіб життя організму". Екологічна ніша (як поняття) описує також як організм, популяція або вид відповіда-ють на особливості розподілу ресурсів та/або конкурентів (тобто, скажімо, збільшуючи свою чисельність при надлишку ресурсів та відносно малій кількості хижаків, паразитів та патогенних факторів) та як ці суб'єкти, в свою чергу, впливають на анало-гічні фактори (тобто, обмежують життєві ресурси для інших організмів, виступають в ролі харчового ресурсу для хижаків, і хижаком – для інших видів).

Різні параметри екологічної ніші представляють вплив різно-манітних біотичних та абіотичних факторів. Ці фактори можуть включати в себе життєвий цикл організму, параметри його при-родного середовища, місце в харчовому ланцюзі та в харчовій піраміді, географічне розповсюдження, тощо.

Відповідно до *принципу Гаузе, або принципу витіснення, ніякі два види не можуть займати одну і ту ж екологічну нішу в тому самому середовищі впродовж тривалого часу. Різні види можуть займати однакові ніші, а один і той самий вид може займати різні екологічні ніші в географічно різних місцях розташування*. Так, наприклад, види, що населяють австралійські сухі рів-нини (в основному великі сумчасті), займають однакову еколо-гічну нішу з копитними, що населяють степи Євразії та прерії Північної Америки. Само по собі слово „ніша" для опису даного поняття було введене натуралістом Джозефом Грінеллом (Joseph Grinnell, 1917) в його статті „The niche relationships of the California Thrasher" („Нішеві взаємовідносини у каліфорнійських перес-мішників"). Проте поняття „екологічна ніша" лишалось мало вивченим та маловживаним у науковій літературі до 1927 року, коли британський еколог *Чарльз Сазерленд Елтон* (Charles Sutherland Elton, 1927) дав перше концептуальне визначення даного поняття. Він, зокрема, зазначив:

„Коли еколог каже, що ось іде борсук, то він повинен мати на увазі деяку концепцію розташування цієї тварини в співтовари-стві, до якого вона належить, так само, як коли він каже, що ось іде священник".

У майбутньому концепція екологічної ніші була популяризо-вана зоологом *Евеліном Хатчінсоном* (Evelyn Hutchinson, 1958). Хатчінсон намагався зрозуміти та сформулювати, чому в одному і тому ж середовищі може жити велика кількість організмів різ-ного типу. Повний набір варіацій умов „*теоретично можлива ніша*". В результаті тиску з боку (або взаємодії) інших організмів види звичайно змушені займати вужчу нішу, ніж теоретично можлива, яка і отримала назву „*реалізована ніша*".

Реалізована ніша є такою, до якої даний організм най-більш адаптований. Також екологічна ніша була визначена Хатчінсоном як „гіпероб'єм". Під цим терміном він мав на увазі багатовимірний простір ресурсів (світло, поживні речовини,

придатні місця для життя, і т. ін.) доступні та використані орга-нізмами деякого виду або популяції. Пов'язане з поняттям еко-логічної ніші поняття „*адаптивна зона*" визначається як набір екологічних ніш, котрі можуть бути зайняті групою видів, що використовують однакові ресурси однаковим чином. Треба зауважити, що поняття „ніша", як воно було сформульоване Хатчінсоном (в якості екологічного простору, зайнятого орга-нізмами) є дещо відмінним від поняття „ніша" у формулюванні Грінелла: *екологічна роль, яку може виконувати (або не викону-вати) деякий організм*.

Екологічна ніша є функціональним поняттям. За уявлен-нями спеціалістів, які розробили концепцію екологічної ніші, вона є тим діапазоном умов, за яких живе та відтворює себе популяція. При цьому екологічна ніша сприймається не як об'єм фізичного простору, а як характеристика популяції сто-совно всієї системи абіотичних та біотичних факторів, при яких вона може існувати. Щодо кожного конкретного фак-тора чи умов життя кожен вид має свою амплітуду, при якій він може існувати. Але оскільки факторів існування у тварин та рослин багато, то екологічну нішу можна уявити собі як область в багатомірному просторі факторів, при яких може існувати дана популяція. Кожній популяції притаманна фун-даментальна екологічна ніша, що являє собою комплекс еко-логічних факторів, необхідних для даного виду при відсутності конкурентів. Цей тип ніші відповідає потенційним можливос-тям виду. На відміну від цього, реалізована екологічна ніша охоплює ту амплітуду умов, яка доступна виду в присутності його конкурентів. Реалізована ніша, як правило, в тій чи іншій мірі менша за фундаментальну.

Співвідношення між екологічними нішами різних популяцій можуть бути дуже різноманітними: від повного або часткового збігання (накладання одна на одну) екологічних ніш до їх пов-ного розмежування (рис. 12).



I II III IV Рис. 12. Співвідношення екологічних ніш А і В (за Е. Піанкою):

I – екологічні ніші цілком накладаються (лисиця і вовк полюють на птахів і дрібних звірів);
II – частково збігаються (сови і яструби полюють на гризунів і малих пташок, але сова вночі, а орел удень);
III – дотикаються (слони харчуються високою травою, антилопи – низькою, а буйволи – молодими пагонами); IV – цілком розділені (рослини і хижаки).

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Диференціювання за екологічними нішами є дуже важливим механізмом утворення угруповань рослин і тварин. Воно забезпечує співіснування видів в одному і тому ж біоценозі.

У тварин механізм диференціації за екологічними нішами часто буває досить сильним. Рослини, навпаки, часто мають подібні екологічні ніші, оскільки в принципі у них однакові джерела живлення – сонячна радіація, вода, поживні речовини ґрунту. Але й тут завжди є диференціація: види можуть займати різні яруси, або з метою пом'якшення конкуренції за опилювачів, вони квітнуть в різний час.

САМОСТІЙНІ ЗАВДАННЯ ДО РОЗДІЛУ ІІІ

Питання для роздумів, самоперевірки, повторення

1. Що вивчає демекологія? Поясніть особливості визначення популяції в екології.
2. На які групи поділяються всі показники, що характеризу-ють популяцію?
3. Які показники, що характеризують популяцію, відносять до динамічних?
4. Яка щільність (екологічна чи середня) є незмінною на території розселення певної популяції?
5. За яких умов екологічна народжуваність може досягти параметрів максимальної?
6. Що демонструють типи кривих виживання особин попу-ляцій? Де практично можна використати цю інформацію?
7. Які параметри впливають на динаміку чисельності попу-ляції?
8. Назвіть основні методи визначення чисельності популяції.
9. Що таке „логістична крива" і „асимптота"?
10. Назвіть типи динамічних змін чисельності популяції.
11. Що таке „вагільність" і яке її екологічне значення?
12. Назвіть особливості вікової структури популяції.
13. Дайте визначення первинного, вторинного, третинного і четвертинного співвідношення статей роздільностатевих осо-бин популяції.
14. Які види шлюбних відносин можливі при схрещуванні особин у популяції?
15. Які форми етологічної структури популяції відомі? Назвіть і охарактеризуйте їх.
16. Які особливості просторової структури популяції? Наведіть приклади.

17. Сформулюйте сучасну концепцію поняття „екологічна ніша”.
18. Що таке „фундаментальна ніша” і „реалізована ніша”?
19. Наведіть приклади дії принципу Гаузе.

Тестові завдання: вказати одну правильну відповідь

Питання 1. Що є предметом вивчення демекології?
а. *взаємовідносини особин одного виду з навколишнім середовищем.*
б. *структура, динаміка чисельності та складу популяцій живих організмів, механізми їхньої саморегуляції*
в. *вплив великих промислових підприємств на довкілля*
г. *взаємовідносини особин кількох видів з навколишнім середовищем*

Питання 2. Назвіть від чого залежить чисельність популяцій різних видів тварин і рослин?
а. *Балансу народжуваності і загибелі*
б. *Географічної зональності біогеоценозів*
в. *Їжі*
г. *Сукцесій*

Питання 3. Назвіть, що є основним обмежувальним фактором чисельності тварин?
а. *Зміни біогеоценозу*
б. *Їжа*
в. *Рослинність*
г. *Сукцесії*

Питання 4. Популяція це…
а. *група особин кількох видів, що співіснують в одному біотопі*
б. *особини кількох видів, об’єднані в екосистемі харчовими зв’язками*

в. *сукупність особин одного виду, що відтворюють себе впродовж багатьох поколінь і тривалий час займають певну територію з відносно однорідними умовами існування*
г. *форма взаємовідносин між організмами*
д. *загальна сума усіх вимог виду до умов існування, включа-ючи фізичні умови та функціональну роль в угрупованнях*

РОЗДІЛ IV
ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ СИНЕКОЛОГІЇ

До цього часу ми розглядали ті фактори середовища, з якими зустрічається будь-який організм, організацію життя на рівні популяції, визначили закономірності її росту та регуляцію її чисельності. Але цим не вичерпуються всі необхідні умови життя. Життя на Землі можливе тільки в певних системах. Вивчення закономірностей розвитку, становлення та функціо-нування таких систем вивчає третя складова частина екології – синекологія або біоценологія. Синекологія як окрема частина екології була виділена на Міжнародному ботанічному конгресі
у 1910 році. Термін запропонував швейцарський ботанік Карл Шрьотер[26] (1902).

§10. СТРУКТУРА ТА ВЛАСТИВОСТІ БІОЦЕНОЗІВ

У природному середовищі популяція, так само як і окремі особини, не може існувати ізольовано, а обов'язково взаємодіє
з іншими популяціями. Отже, вона є частиною більш великої системи – біоценозу. Основною причиною утворення угрупу-вань є те, що тривале існування організмів можливе лише в межах угруповань, у яких компоненти та елементи допов-нюють один одного та взаємопристосовані. Слід зазначити, що поняття біоценозу є більш складним, ніж поняття угру-повання, адже останні можуть складатись із представників однієї екологічної групи організмів, наприклад, фітоценоз, зооценоз чи мікробоценоз, що не дає уявлення про механізми забезпечення гомеостазу.

[26] **Шрётер Карл** – *Schröter Carl [Karl]* (1855-1939). Швейцарський ботанік, флорист, профе-сор Цюрихського університету.

Вперше термін *біоценоз* запропонував німецький гідробіолог Карл Мьобіус [27]у 1877 р.

Сучасні уявлення про біоценоз характеризують його як стійку систему, яка складається із популяцій всіх екологічних груп організмів, що утворилась історично в межах певної території. Хоча тривалість життя представників різних екологічних груп організмів є різною, при своїй взаємодії вони утворюють стійку систему, що має відносно сталі параметри в часі.

М. Ф. Реймерс (1994) зазначив: „..Біоценоз у класичному розу-мінні – це системно-функціональна сукупність продуцентів, консументів і редуцентів, тобто екологічно багатокомпонентне утворення...".

Одним із завдань загальної екології є вивчення взаємозв'язків між властивостями і структурою біоценозу незалежно від того, які види організмів входять до нього.

Форми зв'язків між організмами в біоценозах досить різно-манітні. В. М. Беклемішев (1951) вважав *основними ценозоутво-рюючими зв'язками* такі:

1. *Топічні зв'язки* – виникають за рахунок того, що один орга-нізм змінює середовище в бік, сприятливий для інших орга- ніз-мів. Наприклад, сфагнові мохи підкислюють ґрунтовий розчин і створюють сприятливі умови для заселення цих боліт росичкою, журавлиною та іншими рослинами, які характерні для боліт Українського Полісся.

2. *Трофічні зв'язки* – полягають у тому, що особини одного виду використовують інший вид, продукти його життєдіяль-ності або мертві залишки як джерело їжі. Наприклад, тільки на основі трофічних зв'язків лелеки належать до складу водно-болотних ценозів, а лосі населяють в основному осикові ліси.

[27] **Мьобіус Карл Август** (*Mobius K.A.*, 1825-1908) – відомий німецький гідробіолог. Закінчив Берлінський університет. З 1853 – викладач університету в Гамбурзі, з 1869 – професор універ-ситету в Кілі. З 1887 по 1905 -директор музею природознавства в Берліні.

3. *Фабричні зв'язки* – зв'язки, при яких особини одного виду використовують особин іншого виду чи їхні частини тіла для побудови необхідних їм гнізд або схованок. Таким є, наприклад, характер зв'язку лісових птахів з лісовими ценозами, що нада-ють їм дупла або гілки для спорудження гнізд.

4. *Форичні зв'язки* – зв'язки, що забезпечують перенесення осо-бин одного виду особинами іншого виду. Розселення та проро-стання багатьох рослин із соковитими плодами залежить від присутності тварин, які забезпечують перенесення їхнього насіння.

В англомовній літературі як синонім терміну „біоценоз" часто використовують термін „угруповання". У сучасній екології біоценозом (угрупованням) називають *групу організмів різних видів, що співіснують на одній і тій же ділянці території та взаємодіють між собою за допомогою трофічних або просторових зв'язків*.

Серед структур біоценозу звичайно виділяють такі:

а) *видову*, що розкриває видове різноманіття живих орга-нізмів;

b) *трофічну*, що демонструє характер харчових взаємин між організмуми біоценозу;

c) *просторову*, що показує територіальне розміщення рослин, тварин та мікроорганізмів.

10.1. Видова структура

Видовий склад біоценозу може бути досить різноманітним. Залежно від систематичної належності організмів біоценози поділяються на:

– *фітоценози*, утворені рослинами;

– *зооценози*, які є сукупністю всіх тварин екосистеми;

– *мікробоценози*, що сформовані мікроорганізмами, які насе-ляють підземну частину екосистеми.

Сукупність популяцій різних видів можна назвати біоцено-зом, якщо вона має характерний видовий склад. Існують такі характерні групи видів: *домінантні*, які створюють зовнішній вигляд біоценозу і *субдомінантні*, які не виділяються так виразно як перші, але віддзеркалюють своєю присутністю умови місце-вості. Субдомінантні види часто називають біоіндикаторами. Всі види біоценозу пов'язані трофічними, топічними, фабричними та іншими зв'язками з *видом-едифікатором* чи *детермінато-ром*, в ролі якого зазвичай виступає рослина-автотроф.

Кожен біоценоз характеризується *видовим багатством* і *видовим різноманіттям*.

Видове багатство – загальна кількість видів, що входять до нього.

Видове різноманіття, на відміну від видового багатства, враховує як кількість видів, так і відносну їх представленість у біоценозі.

У низці випадків поняття *видового багатства і видового різноманіття* використовуються не зовсім коректно, а інколи розглядаються як синоніми. Тому варто нагадати, що видове багатство угруповання чи біоценозу визначається кількістю видів, які до нього входять (мешкають у ньому).

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Видове ж різноманіття визначається як кількістю видів, що входять до певного біоценозу, так і їх еквітабельністю (рівнопредставленістю). За даної кількості видів видове різноманіття буде максимальним за рівномірної представленості (еквітабельності) кожного з усіх видів. Так, якщо угруповання складається з 10 видів і 1000 особин, то максимальні значення видового різноманіття будуть у випадку, коли кож-ний з 10 видів представлений 100 особинами. І навпаки, мінімальним видове різноманіття буде за умови, коли один вид представлений 991 особиною, а решта видів – однією особиною кожний. Отже, видове різноманіття залежить від кількості видів та їх представленості в угрупованні.

Біоценози можна порівняти між собою за схожістю видів, які входять до їхнього складу. Так, для дослідження декіль-кох фітоценозів, наприклад, степу і луки визначають видовий склад обраних біоценозів, виявляють домінанти. Порівнюючи видовий склад обох фітоценозів, роблять висновки щодо особ-ливостей, якими характеризуються види – домінанти кожного
з фітоценозів, та якими факторами середовища зумовлена їх домінантність. Коефіцієнт флористичної спільності фітоценозів вираховують за *формулою Жаккара (Jaccard P, 1901)*:

$$К = 100 \times C / (A + B - C),$$

де **К** – коефіцієнт флористичної спільності (у %);
А – число видів фітоценозу (А);
В – число видів фітоценозу (В);
С – число видів, спільних для обох фітоценозів.

10.2. Трофічна структура

Всі компоненти біоценозу знаходяться в певному взаємо-зв'язку. Такий взаємозв'язок будується на харчових взаємосто-сунках. Таким чином, всі „ролі" розподіляються в залежності від джерела їжі та її загальної кількості, що отримують організми. За джерелами їжі всі організми поділяють на *автотрофів* і *гетеротрофів*.

Автотрофи – організми, здатні самостійно синтезувати власні органічні речовини. Зелені рослини, які в процесі фото-синтезу з вуглекислого газу та води утворюють складні органічні речовини, називають також *фототрофами*. Організми, що син-тезують органічну речовину із CO_2 і H_2O, але використовують для цього не сонячну, а хімічну енергію, яка виділяється під час окиснення деяких сполук (заліза, сірководню, метану, аміаку) – дістали назву *хемотрофи*.

Гетеротрофи не можуть цього робити і тому живляться органічними речовинами, що виробляються автотрофами. Серед самих гетеротрофів їжа розподіляється нерівномірно. Найбільша кількість її припадає на рослиноїдні тварини, а ці служать їжею для хижаків, хижаки невеликих розмірів стають жертвою більш крупних хижаків. Тварини, що загинули або не потрапили до пазурів хижаків, врешті решт стають „здобиччю" бактерій, гри-бів,черв'яків, комах та інших. Таким чином, всі живі компо-ненти екосистеми утворюють відповідний *харчовий або трофіч-ний ланцюг* (рис. 13).

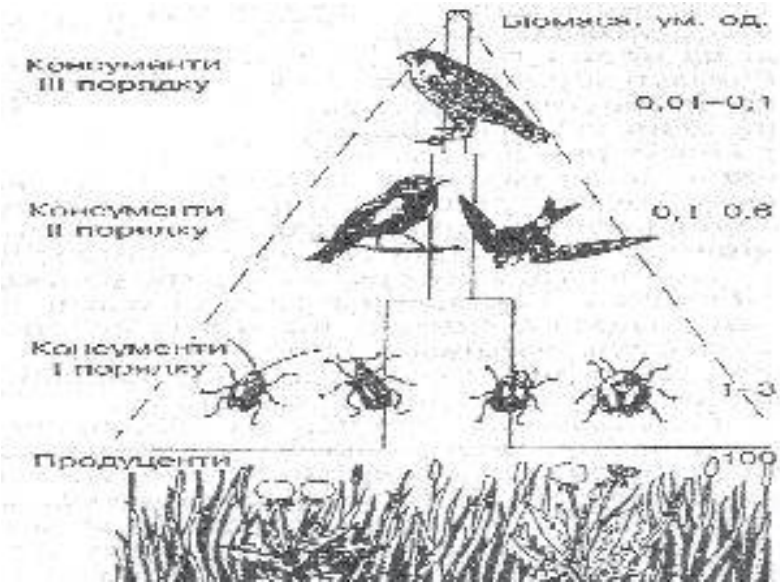


Рис. 13. Приклад трофічного ланцюга наземної екосистеми

Вираз „*ланцюги живлення*" був запропонований Ч. С. Елтоном і означає сукупність живих організмів, кожен з яких є їжею для наступного.

Ланцюг живлення складається з декількох ланок, але, як пра-вило, включає три основні. Першу ланку утворюють *продуценти* автотрофні організми. Друга ланка представлена *консумен-тами* – гетеротрофними організмами, що живляться рослинами чи іншими гетеротрофами. Розрізняють консументи першого порядку – фітофаги; другого порядку – тварини, які харчуються фітофагами (хижі звірі); третього порядку – хижаки, що жив-ляться іншими тваринами і т.д. Третя ланка – це *редуценти* – руйнівники органічної речовини. До них відносяться мікроор-ганізми, гриби і організми, які живляться мертвою органічною речовиною і мінералізують її до простих органічних речовин.

Трофічні (грец. Trophe – їжа) ланцюги[28], що починаються з фотосинтезуючих організмів, називають *ланцюгами виїдання* або *пасовищними трофічними ланцюгами* (трава – миша – сова – яструб – пухоїд). Ланцюги, які беруть початок з відмерлих решток рослин, трупів і екскрементів тварин, називають *лапцюгами розкладання,* або *детритними ланцюгами* (перегній – жук-гно-йовик – ворона – яструб – пухоїд).

В *детритних ланцюгах живлення* продукція автотрофних рослин або консументів прямо в їжу не використовується. Жива речовина спочатку відмирає та надходить до поверхні ґрунту чи на дно водойм. Утворюється мертвий органічний матеріал – *детрит*: рослинний опад, фекалії, трупи тварин, продукти життєдіяльності, що виділяються в навколишнє середовище. Це стає їжею для різних груп організмів: рослиноїдних тварин, грибів, мікроорганізмів.

Живі організми в детритних ланцюгах, на відміну від пасо-вищних, повністю залежать від кількості та якості детриту. На трофічну діяльність усіх організмів детритотрофічного ланцюга найбільше впливають абіотичні фактори: температура, воло-гість, наявність O_2 та N_2. Завершується детритний ланцюг пов-

[28] Наявність трофічних ланцюгів свідчить про специфічну "корисну" роль кожного ор-ганізму в біосфері. Масове знищення "шкідників" може завдавати більшої шкоди, ніж самі "шкідники" (як, наприклад, "війна з горобцями" в Китаї в середині 20 століття).

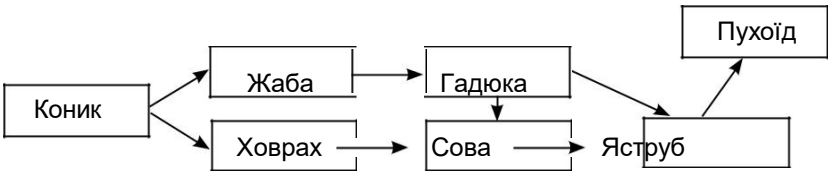
ною мінералізацією органічної речовини з її розкладом на CO_2, H_2O та мінеральні речовини.

ЦІКАВО

Співвідношення пасовищних і детритних ланцюгів у біоце-нозі має важливе значення в його функціонуванні і може бути індикатором його стану. Так, відносно „молодим" біоценозам притаманне переважання пасовищних ланцюгів, у той час як в біоценозах „зрілого" типу домінують детритні ланцюги.

До кожного трофічного ланцюга входить як правило 4-5 видів організмів з однаковим або різним типом живлення. В окремих біоценозах (наприклад, в агроекосистемах) трофічні ланцюги можуть бути вкорочені, а у водних біоценозах вони, як правило, довші, ніж на суші.

Ланцюги живлення (трофічні ланцюги) можуть розгалужу-ватися, якщо один з його учасників може живитися кількома видами їжі, утворюючи *трофічні мережі*. В природі трофічні мережі трапляються частіше, ніж трофічні ланцюги, що забез-печує більшу стійкість біоценозів у разі зміни умов середовища:



Трофічний рівень – це сукупність організмів, які дістають пере-творену на їжу енергію Сонця і енергію хімічних реакцій (від автотрофів) через однакову кількість посередників трофічного ланцюга:

– перший рівень (без посередників) – продуценти;

– другий – первинні консументи (травоїдні організми);

– третій – вторинні консументи (хижаки) і паразити первин-них консументів;

– четвертий – вторинні хижаки і паразити вторинних консу-ментів;

– п'ятий – паразити вторинних хижаків;

– шостий – надпаразити високих порядків.

Редуценти можуть входити в усі трофічні рівні, починаючи з другого, безпосередньо розкладаючи тіла продуцентів. Так, з кожного трофічного рівня пасовищного ланцюга частина речо-вини і енергії надходить до детритних ланцюгів, де і відбува-ється їх подальша трансформація. Ці детритні ланцюги разом з відповідними пасовищними і формують трофічну мережу.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Будова ланцюгів живлення визначається існуванням серед консументів тварин різних груп, що різняться за кількістю і складом кормів, які вони споживають. Це – стенофаги і поліфаги. Стенофаги живляться обмеженою кількістю видів кормів. Так, гусениці капусниці живляться лише рослинами з родини хрестоцвітих.

Крайнім виразом стенофагії є монофагія (людська аскарида, малярійний плазмодій, ряд рослиноїдних безхребетних, які живляться одним видом рослин).

Поліфаги мають різноманітну поживу (рослинну і тваринну). Це олені, гризуни, кішки, тигри, комахоїдні птахи. Крайній вираз поліфагів – еврифагія (всеїдність) – бурий ведмідь, хом'як, борсук, дикий кабан та ін.

Серед поліфагів є певна спеціалізація, що є характерною особ-ливістю тварин, мешканців певного біоценозу, яка ослаблює конкуренцію і дає можливість уживатися великій групі тварин.

У процесі спеціалізації ряд тварин сильно відхилився від близь-ких форм. Виникли групи тварин, які живляться екскрементами –

копрофаги, трупами тварин – некрофаги і т.д. Із спеціалізацією живлення пов'язані і способи добування та отримання їжі. Серед рослиноїдних форм є сисні, гризуни, лизуни тощо.
Хижаки розрізняються за способами полювання: одні тварини вистежують свою жертву, інші – доганяють, переслідують, треті викопують із нір. Птахи беруть здобич на льоту з повітря, дістають із ґрунту, з-під кори дерев, щілин тощо.

10.3. Просторова структура

Як більш чітко виражені структурні підрозділи у фітоценозах виділяють яруси. *Ярус* – це елемент системи вертикального розчленування рослин залежно від їх висоти. Майже в кожному лісі можна виділити, наприклад, яруси дерев, кущів, трав та надґрун-тових мохів. Спостерігається й підземна ярусність, що проявля-ється в розташуванні коренів рослин у різних ґрунтових гори-зонтах. У біоценозах із кожним ярусом пов'язане своє тваринне та мікробне населення. Яруси можуть бути стійкими у часі, як, наприклад, ярус дуба в дубовому лісі, або тимчасовими й існувати лише в певний сезон року або проявлятися лише в окремі роки.

Виділяють також так звані синузії. *Синузія* – це структурна частина фітоценозу, що охоплює ту чи іншу частину рослин угруповання й відрізняється за морфологічною організацією та функціонуванням.

ЦІКАВО

Т. Гамс (1918, 1939), автор поняття „синузія", визначав їх як сукупність видів або особин, що потребують однакових умов існування. Сучасні вчені (П. Річардс, 1961) розглядають синузії як групу рослин близьких життєвих форм, екологічно однорідних, які відіграють однакову роль в угрупованні. Кожний чітко окреслений ярус виступає як окрема синузія.

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

При біоценотичному підході як структурні одиниці біоценозу виділяють *парцели*, що відрізняються між собою рослинним та тваринним населенням. У межах кожної парцели утворюється своєрідний матеріально-енергетичний обмін.

У зооценозах спеціалісти нерідко виділяють деми як неве-ликі групи тварин одного виду, які відносно ізольовані від інших організмів даного виду і мають велику генетичну схожість.

Ці взаємовпливи забезпечують цілісність усієї живої матерії, цілісність кожного біоценозу.

10.4. Умови утворення біоценозу

Цілісність біоценозів зумовлюється дією ряду механізмів, але головними серед них вважаються такі два.

Перший. Добір видів у біоценоз будь-якої екосистеми здійснюється на основі спільності їхніх екологічних вимог щодо сере-

довища. Природно, що на перезволожених ґрунтах будуть оселя-тися вологолюбні рослини та тварини, а на південних відкритих схилах основу біоценозів будуть складати ксерофітні рослини та теплолюбні тварини. Ресурси та умови існування в цьому випадку виступають як механізм добору видів до біоценозу.

Другий. Наявність коадаптацій рослин та тварин до спільного життя. Співіснування видів в одному ценозі є результатом того, що один вид потрібний іншому настільки, що без нього не може існувати. Приклади такої взаємної прив'язаності організмів один до одного численні: фітофаги не можуть існувати без відповідних кормових рослин, а рослини, запилювані комахами, не можуть розмножуватися там, де немає потрібних для їх запилення комах.

Обидва механізми біоценогенезу працюють одночасно та паралельно, що в кінцевому підсумку формує в кожному біоценозі набір видів рослин та тварин не випадковий, а закономірний.

Ще К. Мьобіус підкреслював, що будь-який біоценоз є стійким угрупованням, яке повторюється в часі та просторі. Стосовно цього для кожного біоценозу характерний свій тип біопродукці-йного процесу та певний запас біомаси.

Розрізняють два основні типи біоценозів: *насичений* (при-родний) і *ненасичений* (антропогенний), які відрізняються між собою біорізноманіттям.

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

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

Слід зазначити, що біоценози пустель відносять до насиче-них біоценозів, незважаючи на відносно невелику чисельність окремих видів. За умов пустелі більшого біорізноманіття досягти неможливо.

ЦІКАВО

Тривалість існування біоценозу відповідає тривалості життя екосистеми, частиною якої він є. У природі спостерігаються як тривалі біоценози, так і короткочасні. Біоценоз, напри-клад, дубового лісу може існувати протягом багатьох сто-літь, а біоценоз пшеничного поля – лише один вегетаційний період від висіву пшениці до її збирання та переорювання поля. На тварині, що загинула, біоценози різних груп трупої-дів та детритофагів будуть змінювати одне одного протягом кількох діб.

Таким чином, біоценоз є системою, в межах якої реалізується кругообіг речовини та обмін енергією. Тому біоценозом може бути така система, яка містить усі необхідні елементи для реа-лізації кругообігу речовини. Біоценоз завжди є повночленним, до його складу мають входити продуценти (автотрофи), консу-менти (гетеротрофи) та редуценти (деструктори). Відсутність окремих членів у системі не дає підстави називати її біоценозом.

Біоценоз з його видовим складом є системою стійкою і довго-вічною, хоча його мешканці мають різну тривалість життя.

Простір, у якому функціонує біоценоз, має займати певну площу, відрізняється однорідністю і особливістю умов середо-вища. Межі біоценозу найчастіше визначають з урахуванням характерних життєвих форм та міграції видів.

Отже, біоценоз повинен сформуватись історично, щоб його пред-ставники були взаємопристосовані і доповнювали один одного.

§11. ВЧЕННЯ ПРО ЕКОСИСТЕМИ

11.1. Співвідношення понять „біогеоценоз" та „екосистема"

Термін „екосистема" запропонував у 1935 р. англійський бота-нік Артур Тенслі (*Tansley Artur G., 1871–1955*) у своїй праці „Правильне і неправильне використання ботанічних термі-нів". В це поняття входить не лише сукупність живих організмів, а й комплекс факторів навколишнього природного середовища.

Екосистема – це комплекс організмів і водночас середовище їхнього існування з усіма взаємозв'язками і взаємодією між ними. Сукупність живих компонентів становить *біоценоз*, в межах якого формується середовище життя організмів – *біотоп*.

У 1975 році Р. Дажо запропонував формулу:

Біоценоз + Біотоп → Екосистема

Нагадаємо, що біоценоз – це група організмів різних видів, котрі взаємопов'язані між собою та історично тривалий час мешкають разом на певній території. Біоценоз має синонім – угруповання. Поняття „біоценоз" стало надалі ключовим в сине-кології (екології угруповань). Підвалини біоценології першим заклав Василь Васильович Докучаєв (природознавець, фундатор наукового ґрунтознавства та зональної агрономії, 1846-1903). У 1899 р. він сформулював т.з. „закон зональності", який показує щільний зв'язок клімату, ґрунтів, тваринних та рослинних орга-нізмів, співвідношення між зонами природи взагалі й усім жит-тям, усією діяльністю людини.

Біотоп (грец. βιος – життя і τοπος – місце) – природний одно-рідний життєвий простір, котрий заселений біоценозом. Вміщує в себе ґрунт, кліматичні фактори, висоту над рівнем моря, світло, тиск, вологість, pH середовища, механічні та фізико-хімічні вла-

стивості ґрунту, води чи повітря. Термін „біотоп" запроваджений німецьким ученим Гессе (нім. Hesse) у 1924 р. Використовують два близьких поняття: *біотоп* та *екотоп*. Термін „екотоп" запропонував ґрунтознавець, біогеограф Георгій Миколайович Висоцький (1915).

Екотоп – це певний комплекс екологічних факторів (повітря-ний, водний, температурний, мінерального живлення, темпе-ратурно-радіаційний та ін.) на певній ділянці земної поверхні. Екотоп складається з кліматопа, едафотопа (ґрунтових умов) та/ або гідротопа;

У 1940 р. російський учений В. М. Сукачов увів додаткове поняття „біогеоценоз", а в 1942 р. запропонував систему понять про біогеоценоз.

Біогеоценоз – історично сформований взаємозумовлений комплекс живих і неживих компонентів певної ділянки земної поверхні, пов'язаних між собою обміном речовин і енергії.

Отже, можна вважати, що *біогеоценоз* – це окремий випадок *екосистеми*, яка має більш чітку територіальну прив'язаність.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Окремі сучасні дослідники вкладають у поняття „біогеоценоз" і „екосистема" різний зміст і часто 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. За висловлюванням всесвітньо відомого американського еколога Юджина Одума (Eugene P. Odum, 1986) „біогеоценоз" і „екосистема" є синонімами. Але ці терміни можна вважати синонімами лише в тому випадку, коли вони розглядаються як біоценоз, який займає певну ділянку земної поверхні з подібними атмосферними, літосферними, гідросферними умовами і характеризується 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. Проте однорідність біоценозу також 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 і є сукупністю підсистем; з іншого боку, дуже часто біогеоценози не мають різких меж між собою і тому їх дуже важко розмежувати в природі.

Е.М. Лавренко і М.В. Диліс (1968) запропонували дуже влучне визначення: „*біогеоценоз – екосистема в межах фітоценозу*" (рис. 14). Дійсно, після встановлення меж фітоценозу цей при-родний об'єкт можна вивчати як екосистему. Але, як відомо, просторова структура фітоценозу є дуже неоднорідною і строка-тою, а тому виділити межі з сусіднім фітоценозом непросто. При цьому, деякі фітоценологи вважають рослинний покрив дис-кретним і виділяють його межі, а інші ж схиляються до думки про континуум, або ж неперервність рослинного покриву і дово-дять неможливість встановлення цих меж.

Науку про біогеоценози називають *біогеоценологією*. Вона вивчає біоценотичні процеси, які відбуваються в кожному кон-кретному біогеоценозі (екосистемі), зокрема продуктивність, обмін речовиною і енергією.

Біоценологію від *біогеоценології* відрізняє передусім те, що остання включає як складову частину досліджуваної системи абіотичний комплекс, біоценологія ж вивчає лише сукупність організмів. Важливою характеристикою екосистем є розмаїття видового складу. Однак структура біогеоценозу, тобто склад утворюючих його видів, властивості кожного середовища і особливості взаємодії між ними визначають специфіку речовинно-енергетичного обміну.

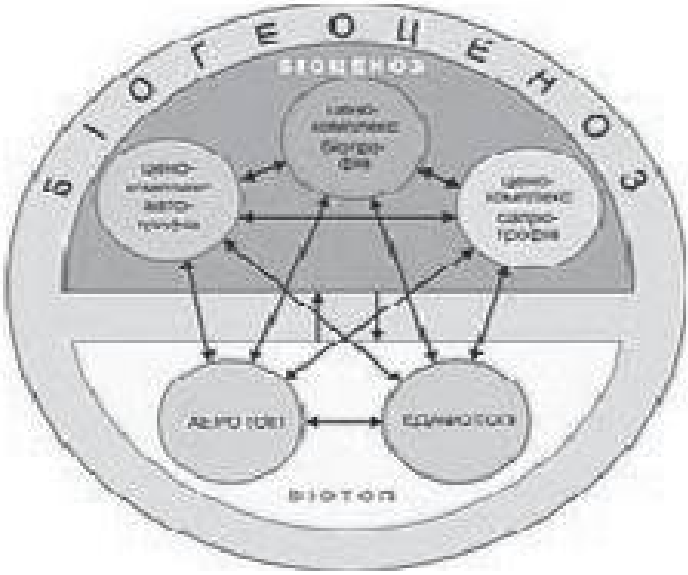


Рис. 14. Спрощена структура біогеоценозу

В.М. Сукачов висунув тезу: обмін речовиною і енергією є такою ж характерною властивістю біогеоценозу, як і склад рос-лин і тварин; специфіка взаємозв'язків і взаємодії між ними має принципове значення, оскільки саме участь усіх взаємо-діючих організмів у речовинно-енергетичному обміні функці-онально об'єднує їх в єдину систему, яка включає і абіотичне середовище. Сукупність біогеоценозів із відносно схожими характеристиками (передусім – рослинністю), які займа-ють значну територію й розвиваються в схожих кліматич-них умовах, називають біомами. Сьогодні на нашій планеті виділяють близько 30 основних біомів (тундра, тайга, степ, пустеля, тропічні ліси тощо). Таким чином, біогеоценоз – це елементарна наземна екосистема, головна форма існування природних екосистем.

11.2. Складові компоненти екосистеми

Складові компоненти екосистеми та взаємозв'язки між ними можна представити таким чином: *фітоценоз* – блоком первин-них продуцентів, *зооценоз* – макроконсументами, *мікробоце-ноз* – мікроконсументами та деструкторами. Об'єднані вони в екосистему на основі взаємовпливу з природним середовищем (рис. 15)[29].

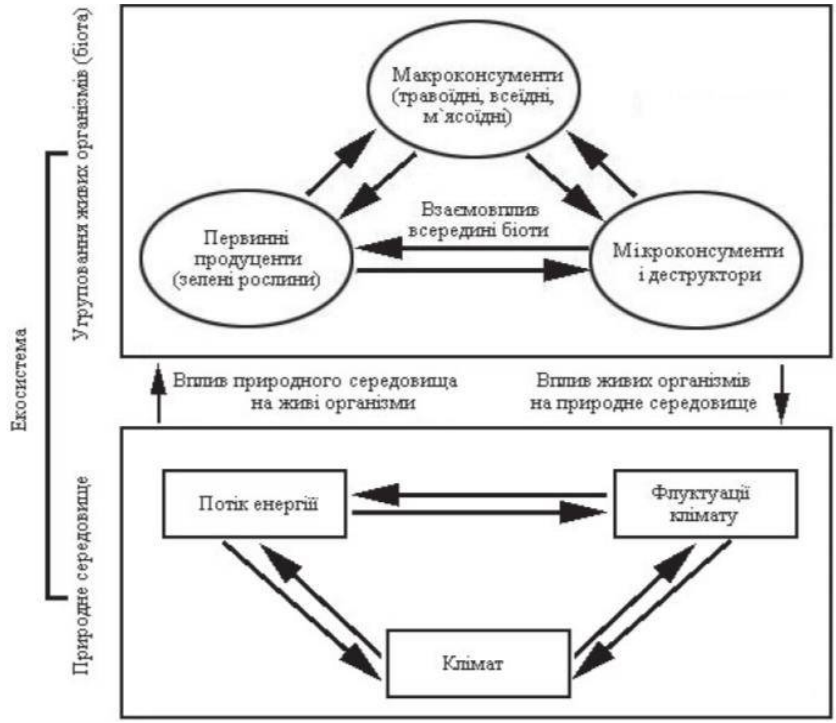


Рис. 15. Складові компоненти екосистеми та взаємодія між ними (Кучерявий В.П., 2001)

[29] Кучерявий В.П. Екологія. – Львів: Світ, 2001. – 386 с.

Ю. Одум дещо деталізує структуру екосистеми, виділяючи в ній такі складові:

I. Неживі компоненти (абіотичні):

– *неорганічні речовини* (оксиди Нітрогену, Карбону, азот, кисень, вода та ін.);

– *органічні сполуки* (білки, вуглеводи, ліпіди, гумінові речо-вини тощо);

– *кліматичний режим* (температура, світло, вологість, ґрунт та інші фізичні фактори).

II. Біомаса (жива речовина):

– *продуценти* – автотрофні організми, здатні створювати самостійно органічні сполуки з простих неорганічних речовин;

– *макроконсументи* або *фаготрофи* (від грецьк. *fagoz*-той, що пожирає) – гетеротрофні організми, головним чином тварини, які поїдають інші організми або частинки органічної речовини;

– *мікроконсументи*, *сапрофіти* (від грецьк. *sapro* – розкладати), або *осмотрофи* (від грецьк. *osmo* – проходити через мембрану) – гетеротрофні організми, переважно бактерії і гриби, які розкладають сполуки мертвої протоплазми, поглинають деякі продукти розкладу і вивільнюють деякі неорганічні речовини, придатні для використання продуцентами, а також органічні речовини, здатні служити джерелом енергії, інгібіторами чи сти-муляторами для інших біотичних компонентів екосистеми.

11.3. Біологічний кругообіг в екосистемі

В кожній екосистемі кругообіг речовин відбувається в резуль-таті взаємодії автотрофів та гетеротрофів.

Вуглець, водень, кисень, азот, сірка і фосфор та біля 30 простих речовин, що необхідні для утворення живої речовини, безпе-рервно перетворюються в органічні речовини або поглинаються у вигляді неорганічних компонентів автотрофами, а автотрофи

використовуються гетеротрофами (спочатку консументами, а потім деструкторами). Таким чином, біогенні елементи безпе-рервно циркулюють: розчиняються в континентальних водах, виносяться в моря або потрапляють в атмосферу, а між цими середовищами відбувається постійний газообмін, тобто відбува-ється *біологічний кругообіг атомів*.

Суть кругообігу в тому, що утворення живої речовини і роз-клад органічної речовини – два боки єдиного процесу. В процесі біологічного кругообігу атоми поглинаються живою речовиною і заряджаються енергією, а потім залишають живу речовину, віддаючи енергію, в оточуюче середовище. За рахунок біоген-ної енергії відбувається більшість хімічних реакцій. Біологічні кругообіги можуть бути різних масштабів і різної тривалості – від швидкого кругообігу в ґрунті, річці, озері до тривалого, який обіймає всю біосферу. Близько 40 хімічних елементів, що входять до складу біомаси, постійно циркулюють між живими та нежи-вими компонентами екосистеми. Наведемо приклади кругообігу найбільш розповсюджених хімічних елементів.

Кругообіг Нітрогену. Нітроген (азот) у вигляді газоподібних сполук (N_2, NH_3, N_2O, NO, NO_2) знаходиться в повітрі, в живих організмах переважно у вигляді білків, нуклеїнових кислот, ферментів; у ґрунті – у вигляді солей амонію, нітратів і нітри-тів; тут завдяки численним мікроорганізмам – азотфіксато-рам, нітрифіксаторам, денітрифікаторам відбуваються найріз-номанітніші біохімічні процеси. В біосфері фіксація нітрогену з повітря відбувається переважно біологічним шляхом і лише незначна кількість (менш як 35 мг/м^3) – у результаті фізико-хімічних процесів в атмосфері (електричні розряди та фотохі-мічні процеси).

Нітроген вступає в кругообіг виключно через кореневу систему у вигляді нітратів чи солей амонію або за допомогою симбіотичного зв’язку через бактерії, гриби та синьо-зелені водо-рості, які здатні фіксувати атмосферний азот.

Органічні сполуки, що містять нітроген, при розщепленні в організмі виділяються у вигляді аміаку чи солей амонію в при-родне середовище. В природі поклади KNO_3 (чилійської селітри) є лише в Чилі, де практично не буває дощів.

Кругообіг Карбону (вуглецю). В атмосфері міститься оксид карбону (IV) або вуглекислий газ (об'ємна частка становить 0,03 %), оксид карбону (II) або чадний газ, як малі компоненти – вуглеводні, зокрема метан, та інші органічні сполуки. Карбон – основний хімічний елемент живої речовини, оскільки входить до складу білків, жирів, вуглеводів та інших речовин. При окис-ленні в процесі метаболізму органічних сполук утворюється оксид карбону (IV), що підтримує в крові сталу кислотність (кар-бонатна буферна система).

Сполуки карбону (у вигляді горючих корисних копалин і карбонатів, а також алотропних форм – алмазу і графіту) знаходяться в літосфері. У воді – карбонати і гідрокарбонати переважно каль-цію імагнію, розчинений CO_2, на дні – карбонатні мули, утворені хімічним шляхом чи внаслідок накопичення мертвих решток організмів, що будують своє тіло з карбонату кальцію.

Сполуки карбону у ґрунті – це переважно органічні речовини – рештки організмів, продукти їх метаболізму та CO_2, що виділя-ється під час дихання організмів і розкладання органічних речо-вин в аеробних умовах. Оксид карбону(IV) рослини поглинають листям і кореневою системою для синтезу органічних сполук.

Людська діяльність значно впливає на кругообіг цього біо-фільного хімічного елемента. Сполуки карбону у вигляді оксидів потрапляють в атмосферу при спалюванні горючих корисних копалин, що їх запасла біосфера; вуглеводні – під час нафтовидо-бутку та нафтопереробки; численні нові органічні сполуки утво-рюються в процесах органічного синтезу.

Кругообіг Фосфору. Особливістю цього кругообігу є те, що він має лише одну газоподібну сполуку фосфін PH_3, що утворюється при гнитті органічних решток. Фосфати не розчинні у воді.

Мінералами є апатит $Ca_5X(P0_4)3$, де X – F_-, Cl_-, OH_- і фосфорит $Ca_3(PO_4)_2$. У ґрунті фосфор входить до складу решток мертвих організмів та їхніх екскрементів. Поширеним фосфоровмісним добривом є гуано-послід морських птахів.

Для підвищення родючості ґрунтів на поля вносять добрива, зокрема, фосфорні. Змивання їх у водойми спричинює *евтрофі-кацію* водойм (підвищення біологічної продуктивності екосис-теми внаслідок нагромадження біогенних елементів, головним чином нітрогену і фосфору). Сполуки фосфору накопичуються на дні водойм і в прибережній зоні морів та океанів у вигляді решток живих організмів і фосфатів. На суходіл потрапляють з рибою та під час видобування корисних копалин.

Кислотні дощі прискорюють міграцію фосфору завдяки роз-чиненню фосфатів.

Кругообіг Сульфуру (лат. *sulfphur* – сірка). Цей хімічний еле-мент має газоподібні сполуки: гідрогеносульфур та оксиди суль-фуру (IV) і (VI).Більшість сульфатів розчинні у воді, тоді як суль-фіди (крім лужних металів і амонію) малорозчинні[30].

Сульфур у складі органічних сполук міститься в живих орга-нізмах, горючих корисних копалинах. У ґрунті діють численні мікроорганізми, що перетворюють сульфіди на сульфати та сірку і навпаки. Під час гниття органічних решток виділяється токсичний гідрогеносульфур (сірководень, H_2S), що отруює водні організми; з іншого боку, H_2S може осаджувати катіони важких металів у вигляді малорозчинних сульфідів, сприяючи самоочищенню водойм.

Великі кількості оксидів сульфуру утворюються при спалю-ванні сміття, добуванні металів із сульфідів, у виробництві та використанні сульфатної кислоти.

У літосфері існує самородна сірка, малорозчинні у воді суль-фіди багатьох металів у вигляді мінералів: свинцевий блиск PbS,

[30] Сульфати – це солі сірчаної кислоти, сульфіди – з'єднання сульфуру з іншими елемента-ми. Більшість сульфідів є природними мінералами і часто використовуються для отримання відповідних металів, а також сірчаної кислоти.

пірит FeS_2, цинкова обманка ZnS, кіновар HgS, реальгар Ag_2S; розчинні сульфати: $Na_2SO_4 \cdot 10H_2O$ – мірабіліт, $CaSO_4 \cdot 2H_2O$ гіпс, $CaSO_4$ – ангідрид.

Значні кількості сульфат-іонів містяться в природних водах, особливо мінералізованих; деякі мінеральні води збагачені гідрогенсульфуром (сірководнем). Сірководневі зони існують і в морях[31] та океанах – це мертві зони, хоча гідрогенсульфур і є дже-релом енергії для хемосинтезуючих організмів.

Таким чином, для всіх без винятку екосистем характерний кругообіг речовин.

§12. БІОПРОДУКЦІЙНИЙ ПРОЦЕС В ЕКОСИСТЕМІ

12.1. Трансформація енергії в екосистемі. Екологічні піраміди

Речовини, які необхідні для побудови живих організмів, безперервно здійснюють кругообіг, надходячи в живі організми і повертаючись у ґрунт після їх смерті. Для цього в екосистеми повинна безперервно постачатися енергія.

Початковим джерелом енергії в екосистемах є сонячне світло. Основним процесом, що веде до утворення нової орга-нічної речовини на основі поглинання сонячного проміння, є фотосинтез. Як зазначалося вище, існує і хемосинтез. Він є також важливим процесом і вартий уваги бодай тому, що у розвитку живої речовини міг з'явитися задовго до появи фото-синтезу, але його сучасні можливості у накопиченні енергії дуже поступаються фотосинтезу. Останній є головною „енер-

[31] Сірководнева зона в Чорному морі починається з глибин після 150 м, де практично від-сутні живі організми.

гетичною станцією" життя на Землі, тому розглянемо його докладніше.

Відомо, що речовиною, яка відіграє головну роль у поглинанні енергії видимих променів Сонця, є хлорофіл. Менш відомий той факт, що є кілька варіантів цієї надважливої молекули, а тому колір частин клітин, що їх містять, не завжди зелений. Навіть зелених хлорофілів є два, які трохи різняться характеристиками поглинання світла (втім, обидва поглинають червоні і блакитні фотони, добре відбиваючи зелені). Центральне місце у досить великих молекулах хлорофілу займає атом магнію. За будовою вони навіть схожі на гемоглобін, проте центральним у остан-нього, як відомо, є атом заліза.

Поглинута енергія фотонів у складному й багатоступінча-стому процесі витрачається на розщеплення молекул води H_2O і вуглекислого газу CO_2 і на подальшу побудову з їхніх фрагментів глюкози $C_6H_{12}O_6$ та інших органічних молекул (глюкозу взято як типовий приклад органічного синтезу в рослинах).

Сумарне рівняння цього процесу записують так:

$$\mathbf{6\ CO_2 + 6\ H_2O + енергія\ світла = C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2}$$

Для утворення одного моля (нагадаємо, що йдеться про таку кількість речовини, яка містить $6{,}23 \cdot 10_{23}$ молекул) глюкози масою 180 г необхідно 264 г вуглекислого газу, 108 г води і 674 ккал енергії фотонів (21 % добової енергетичної потреби середнього землянина чоловічої статі).

Оскільки рослини постійно мають змогу здійснювати фото-синтез на території, яка дещо перевищує половину площі поверхні Землі, то за рік утворена біомаса (у сухій масі) дося-гає не менш як 50 млрд. т (верхня межа оцінок досягає навіть
250 млрд. т). З атмосфери вилучається на 40 % більша маса вуг-лекислого газу, а маса виділеного кисню майже дорівнює син-тезованій рослинами органічній речовині (рис. 16).



Рис. 16. Розподіл потоку енергії Сонця

До поверхні Землі потрапляє лише одна двомільярдна частина загального випромінювання Сонця, але і його потуж-ність перевищує 200 000 млрд. кВт. І лише 0,02-0,04 % всього потоку сонячної енергії накопичують рослини, тобто всі рос-лини суходолу та водорості океанів використовують для фото-синтезу менше 0,1 % всього потоку сонячної енергії, який дося-гає атмосфери Землі.

Теоретично величина коефіцієнта корисної дії (ККД) самого процесу фотосинтезу складає близько 32 %. Але насправді ККД полів високоефективних зернових (кукурудза, рис, пшениця тощо) навіть у період найбільшої фотосинтетичної активності не перевищує 3 %. Зрозуміло, середній за рік ККД зернового поля виявиться значно нижчим. Зниження ККД зумовлюється бага-тьма причинами. Зокрема, до внутрішніх належить необхід-ність негайно витрачати трохи менше чверті вловленої енергії

фотонів на дихання, мало не втричі більше на енергію погли-нання води та інших мінеральних речовин.

Речовина та енергія складають єдине ціле і переходять в еко-системі від одних організмів до інших (рис. 17).

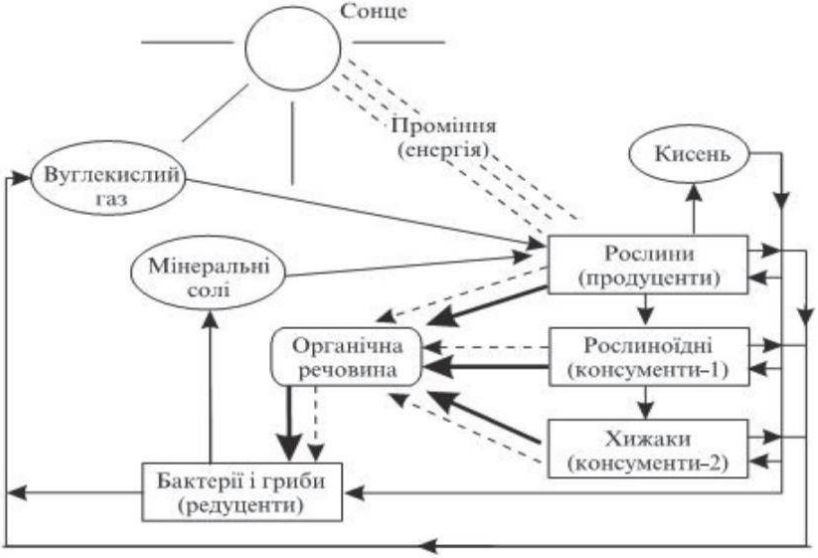


Рис. 17. Основні компоненти екосистеми та обмін енергією, органічними і мінеральними речовинами

Ефективність фотосинтезу, як і маса кінцевого врожаю, лімі-тується також абіотичними факторами, насамперед освітлен-ням, температурою, опадами, родючістю ґрунту. Вся історія рослинництва є намаганням землеробів забезпечити рослини передусім необхідною кількістю води та органічними й міне-ральними добривами, підвищити до максимуму родючість ґрунту. Раціонально керувати світлом і теплом вдається лише

в теплицях. Останнім часом вчені розвинених країн створили досить складну математичну модель керування і програмування врожаю, застосування якої майже сповна реалізує всі можли-вості фотосинтезу наземних рослин. Але є одна суттєва відмін-ність. Речовина може безкінечно довго здійснювати кругообіг, включаючись у процесі фотосинтезу в органічні сполуки та повертаючись у ґрунт після смерті організмів. А більша частина енергії поступово губиться у вигляді тепла (рис. 18).

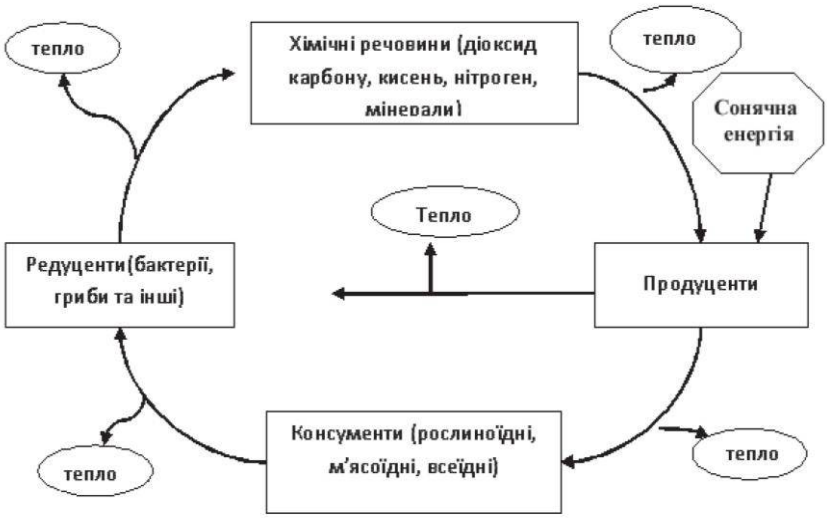


Рис. 18. Блок-схема функціонування екосистем

(основні структурні компоненти екосистеми, пов'язані енергетичними потоками та кругообігом речовин)

Таким чином, екосистема постійно потребує притоку енер-гії ззовні у вигляді органічних сполук, в яких „законсервоване" сонячне світло. Так, підраховано, що сонячна енергія, яка досягла

поверхні Землі протягом року, становить 5·1020 ккал. Це складає 9 млрд. ккал на 1 га. Один гектар лісу в середніх широтах про-дукує по 6 тонн деревини і 4 тонни листя, спалювання яких дає 46 млн. ккал. Відповідно, ефективність первинної продуктив-ності лісу, тобто ефективність використання рослинами соняч-ної енергії для утворення органічної речовини, складає всього лише близько 0,5 %.

У відповідності із ***законом однонапрямленого потоку енергії***, енергія, яку одержує екосистема і яка засвоюється продуцен-тами, розсіюється або разом з їх біомасою незворотньо переда-ється консументам першого, другого, третього і інших порядків,
а потім редуцентам, що супроводжується втратою певної кіль-кості енергії на кожному трофічному рівні як наслідок процесів, які супроводжуються диханням. У зворотній потік потрапляє мала кількість енергії (менше 0,25 %), тому говорити про круго-обіг енергії в екосистемах не доводиться.

Згідно ***закону піраміди енергії Ліндемана*** (*Lindemann R.L., 1942*) з одного трофічного рівня екологічної піраміди на інший переходить у середньому не більше 10 % енергії (7-17 %), а зво-ротний потік енергії (з більш високих рівнів на нижчі рівні) набагато слабший (не більше 0,5-0,25 %). При цьому, кількість консументів трофічного рівня обмежується ***правилом еколо-гічної піраміди***: кількість особин, що утворюють послідовний ланцюг, невпинно зменшується і біомаса при переході з однієї трофічної ланки до другої зменшується приблизно в 10 разів.

Продуктивність екологічних систем і співвідношення в них різних трофічних рівнів зображують, як правило, у вигляді піра-мід. Першу таку піраміду побудував Ч. Ельтон (1927) на прикладі трофічного ланцюгу водної екосистеми.

Відповідно до того, що саме характеризують піраміди, вони поділяються на три типи (рис. 19):

1) *піраміда чисел*, що відображає чисельність окремих орга-нізмів (хлопчик – 1, телята – 5, люцерна 20 млн. рослин);

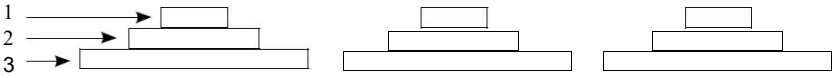


Рис. 19. Екологічні піраміди (за Ю. Одумом):
1 – хижаки , 2 – фітофаги, 3 – продуценти

2) *піраміда біомас* характеризує суху масу чи енергетичну цінність (хлопчик – 48 кг, телята – 1035 кг, люцерна – 8211 кг);

3) *піраміда енергії* показує кількість енергії в їжі кожного трофічного рівня (хлопчик – $8{,}3.10_3$ ккал, телята – $1{,}19.10_6$ ккал, люцерна – $1{,}49.10_6$ ккал).

У деяких водних екосистемах, які відрізняються високою біопродуктивністю продуцентів, піраміда чисел і біомас може бути перевернеою (біомаса продуцентів менша, ніж консумен-тів, а іноді і редуцентів). У протилежність пірамідам чисел і біо-маси, які відображають статику системи, піраміда енергії відоб-ражає динаміку, тобто швидкість проходження маси їжі через харчовий ланцюг. Піраміда енергії дає найповніше уявлення про функціональну організацію угруповання, оскільки кількість
і маса організмів залежать в більшій мірі від швидкості продуку-вання їжі.

Ю. Одум (1986) на підставі аналізу цих пірамід сформулював наступне ***екологічне правило***: дані піраміди чисел призводять до перебільшення ролі малих організмів, а дані піраміди біо-мас – великих організмів. У малих організмів більш інтенсив-ний метаболізм, тому лише потік енергії є найбільш придатним показником для порівняння будь-якого компоненту з іншим і всіх компонентів між собою.

У цілому ж екологічні піраміди відображають зменшення видового різноманіття, кількості біомаси та енергії від більш низьких до більш високих трофічних рівнів, тобто демонстру-ють основну спрямованість трансформації енергії в екосистемах.

12.2. Міграція ксенобіотиків у трофічних ланцюгах[32]

У трофічних ланцюгах усі види речовин послідовно пере-ходять від одного організму до іншого. Органічні сполуки при цьому перетворюються у форму, специфічну для конкретного організму.

Наприклад, при живленні фітофагів можна спостерігати таку схему перетворень білків:

Білки рослин $\xrightarrow{\text{Розкл.}}$ **Амінокислоти** $\xrightarrow{\text{Синтез}}$ **Білки тваринного організму**

Інший шлях проходять окремі хімічні речовини, зокрема так звані *ксенобіотики* – речовини, що в природі спочатку не існу-вали, а були синтезовані, створені людиною. Ці речовини прохо-дять через трофічні ланцюги в незмінному вигляді.

Згідно правила екологічної піраміди, розмір біомаси в еко-логічних пірамідах закономірно знижується при переході на кожен новий трофічний рівень. Але *ксенобіотики*, залишаю-чись у незмінному стані, зберігатимуть свою масу при переході з рівня на рівень трофічної піраміди. Тому *концентрація ксено-біотиків у розрахунку на одиницю біомаси буде зростати*. Цей ефект називається законом концентрування речовин у трофіч-них ланцюгах.

Це може відбуватися зі стійкими пестицидами. Наприклад, за даними Н. Гріна та ін. (США,1990), в трофічному ланцюгу з чоти-рьох ланок спостерігалось зростання концентрації ДДТ[33] при переході від нижчого трофічного рівня на вищий (табл. 6).

Таким чином, всього за чотири ланки трофічного ланцюга концентрація ДДТ зросла в 1875 разів. Аналогічно концентру-вання в трофічних ланцюгах може відбуватися з *радіоактив-ними речовинами* та *важкими металами*.

---

[32] Використано матеріал посібника Злобін Ю.А., Кочубей Н.В. Загальна екологія: Навч. пос. – 2-ге вид., стер. – Суми: ВТД «Університетська книга», 2005. – С. 99.

[33] Інсектицид, який у водній екосистемі застосовувався для знищення комарів

Таблиця 6

Накопичення ДДТ у трофічному ланцюгу водної екосистеми

Назва організмів	Концентрація ДДТ, г/кг біомаси
Водяні рослини	0,04
Риби – фітофаги	10
Риби – зоофаги	50
Птахи	75

Так, концентрація радіоактивного Cs_{137} (за даними Д.Н. Криволуцького та ін., 1989 р.), при переході від однієї трофіч-ної ланки до іншої збільшується в 1,5-8 разів. За даними М. Крауса (1989 р.), у трофічному ланцюгу „рослини – комарі – хірономіди – ластівки" виявилося значне накопичення важких металів у тілі ластівок. У мозковій тканині і печінці накопичувався свинець, у м'язах, шкаралупі яєць та в тканинах ембріонів – хром і нікель, а в пір'ї – мідь і свинець.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Явище концентрування ксенобіотиків приводить до негативних наслідків для всієї практики господарювання людини в природних екосистемах. Забруднення, що вважається незначним при оцінці кількості забруднювача в навколишньому середовищі, стає катастрофічно небезпечним при дії закону концентрування, і перш за все, для самої людини, яка знаходиться на вершині всіх трофічних ланцюгів пасовищного типу.

Багато мінеральних речовин, не руйнуючись, потрапляють у біогеохімічний цикл (гірські породи, атмосфера та ін.), при цьому їх шкідлива дія на організм знижується. Так трофічні ланцюги виконують *бар'єрну функцію*. Саме концентруючі та бар'єрні функції живої речовини і дають можливість екосистемі *самоочищуватися*. Але існує *верхній граничний рівень концентрації*, перевищення якого вже не дає можливості біому очиститися від

даної речовини. Це залежить від типу забруднюючої речовини та швидкості надходження забруднюючої речовини в екосистему. Ефективніше самоочищення відбувається при поступовому надходженні забруднюючої речовини, ніж при разових вики-дах в екосистему відразу великої кількості ксенобіотиків.

Кількісна оцінка здатності біоценозу до самоочищення здійснюється на основі порівняння *швидкості надходження* тієї чи іншої речовини до екосистеми зі швидкістю *асиміля-ції* цієї речовини екосистемою.

12.3. Оцінка ефективності біосистеми

Органічна речовина, синтезована рослиною, може по-різному включатися в різні процеси:

– запасається у вигляді крохмалю чи олії;

– є джерелом енергії для всіх клітинних процесів, забезпечує ріст, цвітіння, розмноження рослин;

– розкладається під час гниття чи горіння до вуглекислого газу, води, мінеральних речовин тощо з виділенням кінетичної енергії (теплової чи світлової)

Оцінкою ефективності біосистеми є розподіл енергії на частину, що перетворюється на іншу органічну речовину, доступну для вищого трофічного рівня у вигляді їжі (**P**), і частину, що окислюється та втрачається у вигляді теплоти і дихання (**R**). Відношення ***R/P*** називають *мірою екологічного обороту Шредінгера*, а відношення *R/B* (де B – сумарна біомаса), *мірою термодинамічної врівноваженості Шредінгера*.

Необхідно розрізняти *первинну продукцію* – органічна маса, створена рослинами за одиницю часу, і *первинну продуктив-ність* – швидкість, з якою автотрофи (продуценти) в процесі фотосинтезу зв'язують енергію, і запасають її у формі органічної речовини.

Швидкість утворення біомаси рослинами на одиницю площі, що характеризує *первинну продуктивність*, подають в одиницях енергії (E/ST, Дж/м$_2$ • добу) чи маси (m/ST, кг/га • рік), де T – час.

У межах первинної продукції розрізняють *валову* та *чисту* продукцію.

Валовою продукцією називають масу органічної речовини, яка утворюється при фотосинтезі або хемосинтезі. Але, при-родньо, якась частина первинної продукції витрачається на дихання. Залишок органічних речовин після цих витрат і скла-дає *чисту продукцію*. Різниця між валовою та чистою продук-цією досить велика, чиста продукція складає 40 – 80 % вало-вої продукції. На світлі в процесі фотосинтезу відбувається утворення потенційної енергії (R/P < 1), в темряві посилюється дихання (R/P > 1).

Вторинна продукція складається з органічних речовин, які утворюються при гетеротрофному типі харчування. Консументи, які споживають первинну продукцію, утворюють свою біомасу. Для позначення біомаси і швидкості її утворення консументами застосовуються терміни: „*вторинна продукція*", тобто продукція гетеротрофних організмів, і „*вторинна продуктивність*", тобто, швидкість утворення продукції гетеротрофами.

Ефективність засвоєння їжі у різних тварин різна:

– у тварин, що живляться листям, – 10-20 %;

– у тварин, які споживають насіння і плоди, – 80 %

– у хижаків – 60-90 %.

Так, для одержання 1кг яловичини необхідно забезпечити від 70 до 90 кілограмів свіжої трави для тварин.

Енергія, отримана твариною з їжею, розподіляється таким чином:

– запасається у вигляді потенційної енергії органічних речо-вин;

– витрачається у формі кінетичної енергії під час виконання робіт органами дихання, руху;

– виділяється з організму у вигляді теплоти та продуктів метаболізму;

– витрачається на ріст і оновлення тканин як будівельний матеріал.

З урахуванням ***спеціалізації типів живлення*** тварини поділяють на три групи:

✓ *стенофаги*, що споживають лише один вид їжі (колорадський жук живиться рослинами роду пасльонових);

✓ *олігофаги*, що використовують 2–3 види їжі (зайці, лисиці); ✓ *поліфаги*, що вживають різноманітну їжу (таргани, ведмеді). Перетравлюваність їжі у тварин різна: у копитних – 40-70 %,

у дрібних гризунів – 90-95 %, у нутрії – до 99 %. З метою підви-щення ефективності засвоєння кормів у тваринному світі поши-рена *копрофагія* (поїдання екскрементів жуками-гнояками) та *автокопрофагія* (поїдання власних м'яких екскрементів, що міс-тять багато білків та біологічно активних речовин, наприклад, кролями).

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Якщо б на нашій планеті існували лише фотосинтезуючі організми, то невдовзі всі мінеральні речовини були перетворені в органічні. Тоді ріст та розвиток рослин припинився б зовсім. Цього не відбувається тому, що існує ціла група організмів, що живляться відмерлими рослинними та тваринними організмами. Вони розкладають органічні речовини до мінеральних, видобуваючи необхідні для своєї життєдіяльності речовини та енергію. Завдяки їхній діяльності знов утворюються форми сполук і хімічних елементів, доступні для живлення рослин.

Існує група організмів, які споживають готові органічні сполуки у вигляді мертвих решток (опале листя, коріння, сухі

гілочки дерев – детрит), або трупів та продуктів життєдіяльності тварин (гриби, бактерії, найпростіші, черви, жуки-гнойовики, раки). Це – детритофаги і редуценти, які живляться органічними рештками як продуцентів, так і консументів. У процесі їх життє-діяльності утворюються низькоенергетичні речовини: CO_2, H_2O, нітрати, фосфати тощо або досить прості органічні речовини – молочна кислота (продукт життєдіяльності молочнокислих бак-терій) та ін.

12.4. Принцип лімітування біопродукції

Біологічна продуктивність будь-якого біогеоценозу – це від-творення біомаси рослин, тварин і мікроорганізмів, які входять до його складу. Відтворення біомаси видових популяцій рослин
і тварин протікає з певною швидкістю, тому біологічна продук-тивність може бути виражена продукцією за сезон, за рік, за декілька років чи інші одиниці часу. Для наземних і донних орга-нізмів вона визначається кількістю біомаси на одиницю площі, а для планктонних і ґрунтових – на одиницю об'єму.

Отже, ***біологічна продуктивність*** *є відтворенням біомаси на 1м² площі (чи в 1м³ об'єму) за одиницю часу і виражається частіше всього в грамах вуглецю чи сухої органічної речовини*.

Біологічну продуктивність не можна змішувати з біомасою. Так, планктонні водорості на одиницю площі синтезують за рік стільки ж органічної речовини, скільки і високопродуктивні ліси, однак, біомаса останніх у сотні тисяч разів більша.

Особливості навколишнього середовища і, в першу чергу, режим абіотичних факторів помітно впливають на процес син-тезу органічної речовини автотрофними та гетеротрофними організмами (табл. 7).

Загальна зумовленість біопродукції екологічними факторами підпорядковується ***закону толерантності***. Відповідно до цього

закону в амплітуді дії того чи іншого фактора є зона оптимуму, в межах якої біопродукція максимальна, та дві зони песимуму, в області яких формування біопродуктивності гальмується або нестачею даного ресурсу, або його надлишком.

У сукупності ресурси та умови, що сприяють можливості отримання біологічної продукції від живих організмів, розумі-ють як родючість природного угіддя.

Розрізняють *природну родючість*, як вихідну потенційну продуктивність угіддя (ділянки суходолу або водойми) та *еконо-мічну родючість*, як реальну кількість біологічної продукції, яку можна отримати від даного угіддя.

Таблиця 7

Чиста первинна продуктивність деяких великих угруповань

Тип угруповання	Продуктивність (г сухого рослинного матеріалу на 1 м^2/рік)
Коралові рифи	2500
Тропічний дощовий ліс	2200
Ліси помірного поясу	1250
Савана	900
Тайга	800
Землі, які обробляються	650
Континентальний шельф	360
Тундра	140
Відкритий океан	125
Гола пустеля	3

Природна родючість є базовою властивістю будь-якої при-родної екосистеми. Отримання продукції за рахунок природної родючості безвитратне. Витрати необхідні тільки для збору біо-маси та її перевезення в потрібне місце.

Економічна родючість – поняття більш складне. Воно вклю-чає в себе співвідношення між біомасою, що отримується,

і витратами матеріалів, енергії та праці на її отримання. Економічна родючість може бути від'ємною величиною, коли вартість сукупних витрат перевищує вартість біопродукції. При цьому „вартість" розуміється у грошовому вираженні, але мож-ливе її вираження у формі енергетичних одиниць.

Біомаса стабільних угруповань, де кругообігом речовин в стані рівноваги, залишається відносно постійною тому, що прак-тично вся первинна продукція витрачається в ланцюгах жив-лення і розкладання. Екосистеми відрізняються за швидкістю створення і витрачання первинної і вторинної продукції. Але всі вони підпорядковуються закону співвідношення кількості первинної і вторинної продукції. Цей закон називається ***пра-вилом піраміди продукції***: на кожному попередньому трофіч-ному рівні кількість біомаси, яка створюється за одиницю часу, більша, ніж на наступному. В більшості наземних екосистем діє також ***правило піраміди біомас***, тобто сумарна маса рослин більша, ніж маса фітофагів і травоїдних, а маса останніх більша, ніж маса всіх хижаків.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Знання законів продуктивності екосистем має велике прак-тичне значення. Воно дає можливість наукового обґрунту-вання кількості продукції, яку людина може використову-вати для власних потреб, не завдаючи шкоди природним системам.

В екосистемах біосфери людина займає вершину еколо-гічної піраміди, тому її чисельність завжди буде обмежена біологічною продуктивністю природних або сільськогосподарських екосистем. Знищуючи окремі ланки трофічної піраміди, людина може викликати дуже несприятливі наслідки (рис. 20). Так стійкість окремої лучної екосистеми може підтримуватись продуктивністю травостою; далі по спадній

розташовуються рослиноїдні коники, комахоїдна жаба, хижі змії; вершину піраміди вінчає орел. Якщо людина уб'є орла, це призведе до збільшення чисельності змій, змії знищать велику частину жаб, кількість коників та інших комах збільшиться, а біомаса травостою зменшиться. Потрібно буде чимало часу, щоб налагодилися нові трофічні зв'язки й екосистема набула структури, що відповідає законам піраміди.

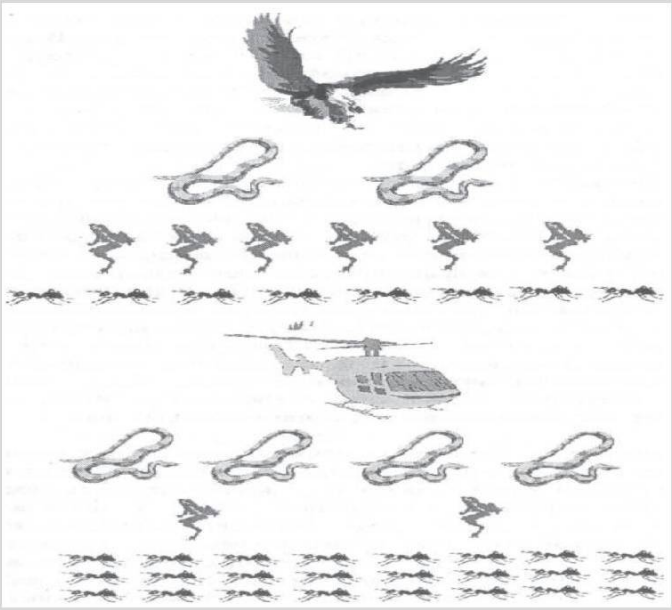


Рис. 20. Екологічна піраміда та її порушення внаслідок діяльності людини

12.5. Генетичні фактори продуктивності

В усіх живих організмів рівень біопродуктивності чітко зумов-лений їхньою видовою належністю і, відповідно, контролюється генотипом.

Генотип визначає й іншу властивість живих організмів, що впливає на планетарне накопичення біомаси – це темпи розмно-ження. У результаті продукція, що створюється тим чи іншим живим організмом, залежить від двох факторів: *інтенсивності біопродукційного процесу та темпів розмноження*.

Обидва ці фактори мають генетичну зумовленість. У тих випад-ках, коли рівень *біопродукційного процесу* досить високий, він визначає запаси біомаси, які створюються даним організмом. У мікроскопічних організмів при їх мікроскопічних розмірах тіла накопичення біомаси цілком визначається темпами розмно-ження. Окремі акти розмноження бактерій та інших мікроорганіз-мів у сприятливих умовах можуть відбуватися кожні 30-60 хвилин. Теоретично це означає, що вже протягом кількох років мікроорга-нізми змогли б сформувати біомасу розміром із Земну кулю. Однак цього не спостерігається, оскільки швидкість розмноження мікро-організмів обмежена великою кількістю зовнішніх факторів і, перш за все, нестачею органічної речовини для живлення.

Тому в сучасній біосфері Землі сумарна біомаса мікроорганіз-мів невелика. Найбільша її частина зосереджена у ґрунті. За під-рахунками спеціалістів, ґрунт вміщує 0,3 кг/м^3 бактерій, 0,3 кг/м^3 грибків, 0,15 кг/м^3 актиноміцетів.

У вищих зелених рослин продукування біомаси коливається в дуже широких межах. Це пов’язано з розмірами їхнього тіла. Особини ряски, наприклад, мають масу всього декілька грамів, а маса найбільшого на нашій планеті дерева секвої гігантської, що росте в Каліфорнії (США), становить приблизно 2 тис. тонн.

Дослідження селекціонерів та тисячолітній досвід ведення сільського господарства показали, що як у рослин, так і у тварин продукція дійсно контролюється генетично, але спеціального „гену врожайності” немає.

Здатність формування біомаси визначається генотипом в цілому. Незалежні набори генів впливають на морфологічні, фізіологічні та біохімічні параметри, що контролюють процес

накопичення біомаси. У світі живих істот діє загальна законо-мірність: чим більший розмір біомаси особини певного виду рослини чи тварини, тим нижчий темп розмноження та менша кількість потомства продукується за один акт репродукції. Природа немовби контролює продукційний процес, не допуска-ючи перевиробництва біомаси одного виду та сприяючи збіль-шенню біомаси різних видів.

ЦІКАВО

Окремі рослини та тварини відрізняються високим рівнем біопродукції. Найчастіше це пов'язано з явищем поліплої-дії – природного чи штучного збільшення числа хромосом у ядрах. Найбільш характерна вона для рослин, але спо-стерігається й у тварин, зокрема вона властива дощовим черв'якам. Особини поліплоїдів відрізняються великими розмірами і мають підвищену стійкість до несприятливих факторів. У сільському господарстві у зв'язку з цим ведеться цілеспрямована робота щодо створення поліплоїдів з макси-мальною продуктивністю.

Останнім часом вчені розвинених країн створили досить складну математичну модель керування і програмування вро-жаю, застосування якої майже сповна реалізує всі можливості фотосинтезу наземних рослин. Насамперед ідеться про засто-сування генної інженерії для конструювання нових рослин чи надання незвичних характеристик існуючим.

Значно більшого можна чекати від завершення розшиф-рування ланцюгів реакцій, які здійснюються під час фотосин-тезу, від створення його штучного аналогу на основі синтезо-ваного хлорофілу або ж за рахунок використання принципово інших молекул. Це дасть змогу перетворити пустелі або частину

поверхні тропічних морів у місця найвищої у світі біопромис-ловості, продукцією якої буде їжа та інші необхідні людям орга-нічні речовини.

§13. СТІЙКІСТЬ ЕКОСИСТЕМ

13.1. Динаміка екосистем

Будь-які структурні особливості екосистем є результатом їхнього динамічного розвитку. Дані геологів свідчать, що еволю-ція екосистем зумовлена ходом вікових змін самої геоморфоло-гічної структури Землі та пов'язаними з ними змінами клімату. Відтворенням еволюції екосистем займається окрема наука палеоекологія. Велику допомогу у відтворенні шляхів еволюції екосистем пайнозоя надає вивчення залишків пилку, які добре збереглися в торфових та мулистих покладах. Метод побудови пилкових діаграм дозволив отримати багато важливих даних про екосистеми минулого.

Основними факторами динамічних змін екосистеми вважають зміну середовища, спадкову мінливість живих організмів, при-родний добір та наявність в екосистемах вільної енергії. Окремим випадком еволюції екосистем є ***сукцесії*** – послідовні зміни еко-систем на одній і тій же території під впливом природних фак-торів або діяльності людини. Наприклад, оголення ґрунту після зсуву, свіжі річкові наноси, заростання ставків і перетворення їх на болото, а потім на суходольну екосистему та ін.

Процес розвитку і зміни екосистем на раніше не заселених ділянках, що починається з їх колонізації (поява лишайника на скелях і подальше руйнування гірської породи) називають ***пер-винною сукцесією***.

Відновлення існуючої на певній території екосистеми, знище-ної вогнем, вирубуванням лісу тощо (листяний ліс може відно-витися лише через 170 років) – це ***вторинна сукцесія***.

Угруповання живих організмів, які першими заселяють такі місця, називаються *піонерними*. У міру розвитку будь-яке піо-нерне угруповання рано чи пізно досягає стійкої рівноваги, коли воно вже не може замінюватися іншим угрупованням. Такі угру-повання називаються ***клімаксними***.

Концепція клімаксу належить американському екологу Фредеріку Клементсу (Frederic E. Clements, 1916), який стверджу-вав, що в будь-якій кліматичній зоні існує лише один істин-ний клімакс – кінцевий стабільний стан рослинного угрупо-вання, 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. А. Тенслі (Tansley Arthur G., 1939) та його однодумці заперечу-вали 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 чи чорновільшняки Закарпаття), склад яких є майже незмінним протягом тривалого часу (остан-ніх двох століть).

Поява клімаксних біоценозів пояснюється передусім зміною пануючих популяцій на основі конкурентної взаємодії, що при-водить до поступового формування стійкіших угруповань, які відповідають існуючим абіотичним умовам середовища, що утворилися за певний історичний період. Такий ланцюг біоце-нозів, які змінюють один одного, називають *сукцесійним рядом*, кожна тимчасова ланка якого являє собою певну стадію форму-вання кінцевого клімаксного угруповання.

Ф. Клементс описує певні етапи в сукцесійному процесі екосистеми до досягнення її клімаксного стану, визначивши такі фази сукцесії:

а) *фаза оголення* – поява незаселеного простору;

б) *фаза міграції* – поява перших піонерних форм життя;

в) *фаза ецезису* – заселення живими організмами простору і пристосування їх до конкретних умов середовища існування;

г) *фаза змагання* – передбачає конкуренцію з витісненням деяких первинних поселенців;

д) *фаза реакції* – зворотній вплив угруповання на біотоп і умови існування;

е) *фаза стабілізації* – остання стадія сукцесії, в результаті якої формується клімаксний біоценоз.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Через тривалість сукцесійних процесів важко проводити спостереження на певній фіксованій території, поскільки один дослідник зможе описати тільки їх окремі фази, між якими він чи хтось інший пізніше віднаходить певні логічні послі-довності. До цього часу опубліковано тільки описи початкових фаз сукцесій та спроби прогнозування їх подальшого ходу.

13.2. Загальні принципи стійкості екосистем

Стійкість екосистем забезпечується рівновагою популяцій, яких в екосистемі може бути сотні чи навіть тисячі. У свою чергу, рівно-вага залежить від співвідношення біотичного потенціалу („тиску життя") і опору середовища, які діють у протилежних напрямах.

Біотичний потенціал – це сукупність чинників, які сприяють збільшенню чисельності популяції:

- ✓ велика швидкість розмноження;

- ✓ поповнення статевозрілого складу за рахунок потомства;
- ✓ достатня кількість їжі;
- ✓ здатність розширювати свій ареал;
- ✓ параметри довкілля в зоні оптимуму виду.

Опір середовища включає чинники, що протидіють збіль-шенню популяції, зокрема:

- ✓ нестача їжі;
- ✓ несприятливі умови життя;
- ✓ розмноження хижаків;
- ✓ поширення хвороботворних бактерій;
- ✓ низька репродуктивна здатність;
- ✓ сприйнятливість до хвороб і паразитів;
- ✓ нездатність адаптуватися до змін зовнішнього середовища;
- ✓ вузька екологічна ніша.

Оскільки кожна популяція прагне збільшити свою чисель-ність, вона використовує для цього два механізми: збільшує *біотичний потенціал* за рахунок міграцій, освоєння нових тери-торій і зменшує *опір середовища*, виробляючи численні при-стосування до несприятливих умов існування: освоєння нових видів їжі, посилення захисних функцій організму. Так, дуб захи-щається від гусені, синтезуючи таніни (гіркі на смак речовини, що викликають порушення функціонування травної системи гусені); сосни на Донеччині ростуть на вапнякових відслонен-нях, віддаючи перевагу в центральній Україні піщаним ґрунтам.

Зменшення опору середовища може зумовити *популяцій-ний вибух* – різке зростання чисельності окремої популяції (такі явища часто відбуваються з інтродукованими видами). З іншого боку, несприятливі умови навколишнього середовища спричи-няють масову загибель певної популяції (розмноження хворо-ботворних організмів; отруєння пестицидами бджіл тощо).

Збільшення чисельності видів в екосистемі зменшує ймовір-ність таких ситуацій, тому різноманітність екосистем забезпе-чує їх стабільність.

Усі природні екосистеми, які сформувалися протягом трива-лого історичного часу, характеризуються досить великою стійкі-стю. Для них існує ряд закономірностей формування і стійкого існування, що визначаються чотирма головними ***екологічними принципами стійкості екосистем***.

Перший принцип був встановлений Августом Тінеманом (1939): *чим більш різноманітні умови біотопу, тим більше число видів у біоценозі*. Прикладом може стати тропічний ліс, де надзвичайно велика кількість екологічних ніш у різних ярусах рослинного покриву та ґрунту, різноманітність видів рослин і рівний без коливань клімат, призводять до того, що у цьому середовищі про-живає найбільше число видів тварин. Тисячі видів комах одно-часно живуть поряд і займають кожний свою екологічну нішу.

Другий принцип також сформульований Августом Тінеманом: *чим більше умови біотопу відхиляються від норми і від власти-вого організму оптимуму, тим бідніший видами і специфічніший біоценоз* (тим більша чисельність окремих видів).

„Відхилення від норми", про які йде мова, характерні для тих біотопів, де умови клімату далекі від сприятливих: солоні озера, гарячі джерела, бідні на кисень глибини озер, а також полярні льо-дяні пустелі і високогір'я. Розповсюджується це і на території, які зруйновані людиною: забруднені водойми та індустріальні ланд-шафти. Вони зберегли незначні залишки вихідної фауни і флори.

Третій принцип сформулював Г. Франц: *чим більш плавно змі-нюються умови середовища у біотопі, чим більш тривалий час він залишається незмінним, чим багатший видами біоценоз, тим більш зрівноважена і стабільна екосистема*. Тому старі клі-максні угруповання найбільш різноманітні і стабільні. Коралові рифи, вологі тропічні ліси, печери, стародавні озера (оз. Байкал),
є наочними прикладами прояву цього екологічного принципу.

Четвертий принцип сформульований Й. Іллієсом: *близь-коспоріднені види, як правило, не зустрічаються одночасно в одному і тому ж місці, тобто не займають однакові екологічні*

ніші всередині біотопу, тому багаті видами роди, звичайно, представлені у біоценозах тільки яким-небудь одним видом. Цей принцип відбиває іншу аналогічну закономірність – кож-ний біотоп „насичений" обмеженою кількістю екологічних ніш, у кожній з яких може існувати тільки один вид з певним типом пристосування.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Основною умовою, яка визначає життєздатність окре-мого виду й екосистеми загалом, – це здатність підтриму-вати рівновагу між видами завдяки кругообігу біогенних хімічних елементів і стійкому потоку енергії[34]. Циклічні явища, що супроводжувалися зміною кліматичних умов на Землі,зумовлювали зміни і в рослинному та тваринному світі[35]. Назавжди зникли величезні травоїдні динозаври, мамонти, шаблезубі тигри, птеродактилі тощо. Вчені назива-ють багато причин їх загибелі, серед яких – падіння вели-кого метеорита, зміна клімату, знищення людиною.

Підсумовуючи даний розділ, необхідно звернути увагу, що цілісність і стійкість екосистем (за Б. Небелом) забезпечується трьома принципами:

I. *Кругообігом хімічних елементів* – одержання ресурсів і поз-бавлення відходів відбувається в рамках кругообігу всіх хімічних елементів.

II. *Використанням сонячної енергії* – екосистеми існують за рахунок сонячної енергії, яка не забруднює середовище,

[34] До найбільш стійких наземних екосистем помірних широт відносять широколистяні ліси, які складаються приблизно із 100 видів рослин і кількох тисяч видів тварин. Така екоси-стема може існувати віками при відносно невеликих коливаннях зовнішніх умов.

[35] За час існування біосфери (близько 1 млрд. років) у процесі біологічної еволюції через природний відбір пройшло у 1000 разів більше число видів (мікробів, грибів, рослин, тварин) ніж існує зараз (на даний час– близько 10_7, число особин – близько 10_{27})

практично вічна і кількість якої відносно стала й надлиш-кова. Російському вченому, основоположнику геліобіології О. Чижевському належать такі слова: „Люди і всі тварі земні є „дітьми Сонця" – „творіннями" складного світового процесу, що має свою історію, в якому наше Сонце займає не випадкове, а закономірне місце разом з іншими генераторами космічних сил. Велич полярних сяйв, цвітіння троянди, творча робота, думка – все це прояв променистої енергії Сонця".

III. *Передачею енергії ланцюгами живлення* – чим більша біо-маса популяції, тим нижчим має бути трофічний рівень, який вона займає.

САМОСТІЙНІ ЗАВДАННЯ ДО РОЗДІЛУ IV

Питання для роздумів, самоперевірки, повторення

1. Що вивчає синекологія? Назвіть напрями її розвитку.
2. Які типи живлення ви знаєте?
3. Поясніть схему процесів фотосинтезу та хемосинтезу.
4. Порівняйте особливості живлення рослинних, тваринних та мікроорганізмів.
5. Поясніть екологічне значення явища поліфагії.
6. Що таке біоценоз? Назвіть його основні структури.
7. Як називають однорідні угруповання рослин, які склада-ються з певних видів (сосновий ліс, ковиловий степ та ін.)?
8. Які види відносять до домінантних, субдомінантних та едифікаторів?
9. Назвіть основні компоненти трофічної структури біоценозу.
10. Що таке синузії, консорції, деми? Наведіть приклади.
11. Назвіть поняття про єдине ціле організмів та середовища, яке дав англійський вчений-еколог А. Тенслі у 1935 році.
12. Назвіть систему, яка має визначені межі території з однорідними фізичними умовами і населена взаємозв'язаними популяціями різних видів.
13. Поясніть, яке поняття ширше: біогеоценоз чи екосистема.
14. Як називають ділянку середовища, яку займає біоценоз?
15. Як поділяють ланцюги живлення? Вкажіть на особливості детритних ланцюгів живлення.
16. Назвіть основні компоненти екосистем.
17. Що таке біологічний кругообіг? Наведіть приклади кругоо-бігу основних хімічних елементів.
18. Як графічно відображається закон піраміди енергії Ліндемана?

19. Які існують типи екологічних пірамід? Вкажіть їх особливості.
20. Зазначте різницю в поняттях „продукція” і „продуктивність”.
21. Що таке первинна і вторинна продуктивність?
22. Назвіть біомасу, створену за певний час гетеротрофними організмами.
23. Вкажіть на екологічне значення чистої продукції екосистеми.
24. Як можна оцінити здатність екосистеми до самоочищення?
25. Розкрити зміст поняття „екологічний резерв екосистеми”.
26. Які процеси зумовлюють відновлення рослинності після певних порушень? Дайте визначення.
27. Які негативні наслідки закону концентрування речовин у трофічних ланцюгах для природних екосистем? Приклади.
28. У чому проявляється позитивна дія явища концентрування ксенобіотиків в екосистемах? Наведіть приклади.
29. Як біотичний потенціал і опір середовища впливають на рівновагу екосистеми?
30. З’ясуйте зміст основних екологічних принципів стійкості екосистем.

Тестові завдання: вказати одну правильну відповідь

Питання 1. Після пожежі велика ділянка, де росли ялини, заселяється трав’янистими рослинами. Далі на ній ростуть берези, осики, згодом – ялина і тільки через 100 років відновлюється ялиновий ліс. Як називають цей процес?
а. *Баланс народжуваності і загибелі*
б. *Зміни біогеоценозу*
в. *Географічна зональність біогеоценозів*
г. *Біоценотичні кризи*
д. *Сукцесії*

Питання 2. Що є провідним компонентом біоценозу?
а. *Рослинність*
б. *Їжа*
в. *Баланс народжуваності і загибелі*
г. *Сукцесії*

Питання 3. Як називають однорідні угруповання рослин, які складаються з певних видів (сосновий ліс, ковиловий степ та ін.)?
а. *Фітоценози*
б. *Едифікатори*
в. *Консорції*
г. *Деми*

Питання 4. Яких живих організмів називають гетеротрофами?
а. *Організми, які не здатні самостійно синтезувати орга-нічну речовину, а отримають готові речовини під час жив-лення.*
б. *Зелені водорості*
в. *Організми, які здатні утворювати органічні речовини з не органічних*
г. *Всі квіткові рослини*
д. *Всі живі організми, які в екосистемах виступають в якості продуцентів.*

Питання 5. Як називають види, без яких тривале існування біо-ценозу неможливе?
а. *Субдомінанти*
б. *Едифікатори*
в. *Домінанти*
г. *Консорції*

Питання 6. Назвіть сумарну масу особин різних видів у перера-хунку на одиницю площі чи об'єму
а. Вт*оринна продуктивність*
б. *Первинна продуктивність*
в. *Продукція біоценозу*
г. *Біомаса біоценозу*
д. *Видова різноманітність*

Питання 7. Які організми відносять до автотрофів?
а. *Паразитичні організми*
б. *Організми, які не здатні самостійно синтезувати орга-нічну речовину з неорганічної*
в. *Віруси та всі без виключення мікроорганізми*
г. *Хижаки, які екосистемах виступають в якості консумен-тів II порядок*
д. *Організми, які здатні утворювати органічні речовини з неорганічних, використовуючи при цьому сонячну енергію або енергію хімічних реакцій*

Питання 8. Назвіть сукупність популяцій різних видів, які вхо-дять до даного біоценозу
а. *Первинна продуктивність*
б. *Продуктивність біоценозу*
в. *Біомаса біоценозу*
г. *Видова різноманітність*

Питання 9. Назвіть масу органічної речовини, яка створюється за одиницю часу автотрофними організмами
а. *Первинна продуктивність*
б. *Продуктивність біоценозу*
в. *Біомаса біоценозу*
г. *Первинна продукція*
д. *Вторинна продукція*

Питання 10. Назвіть біомасу, створену за певний час гетеротрофними організмами
а. В*торинна продуктивність*
б. *Первинна продуктивність*
в. *Продуктивність біоценозу*
г. *Біомаса біоценозу*
д. *Вторинна продукція*

Питання 11. Назвіть трофічний рівень сірої ворони, яка живиться зерном
а. *Консументи I порядку.*
б. *Консументи III порядку.*
в. *Консументи II порядку.*
г. *Продуценти*

Питання 12. Які з екологічних пірамід ніколи не бувають інвертованими (перевернутими)?
а. *піраміда чисельності*
б. *піраміда біомаси*
в. *піраміда енергії*
г. *іраміди чисельності, біомаси, енергії*

РОЗДІЛ V
ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ БІОСФЕРОЛОГІЇ

§14. СТАНОВЛЕННЯ БІОСФЕРИ ТА ЇЇ ХАРАКТЕРИСТИКА

Термін **біосфера** (грец. *біос* – життя, *сфера* – оболонка) – оболонка Землі, в якій існує життя, вперше ввів у науковий вжи-ток австрійський геолог Едвард Зюсс у 1875 році. Цілісне вчення про біосферу було створено видатним вітчизняним вченим В.І. Вернадським, хоча на його думку, вперше до цієї ідеї в своїх працях наблизився французький біолог Ж.- Б. Ламарк.

Біосфера не утворює окремої оболонки Землі, а є частиною геологічних оболонок земної кулі, заселених живими організ-мами, займаючи верхню частину літосфери, всю гідросферу та нижній шар атмосфери (рис. 21).

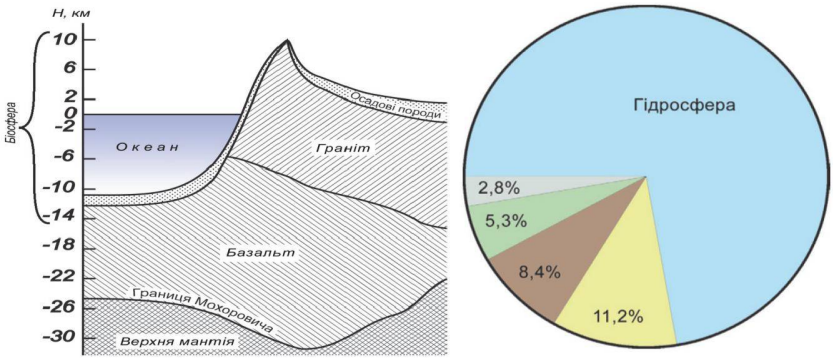


Рис. 21. Структура біосфери (за Білявським, 2004)

Таким чином, до складу біосфери входять частини геосфер, в яких умови придатні для існування живих організмів:

✓ нижня частина атмосфери – від поверхні Землі до озонової оболонки, тобто до висоти близько 25-30 км. Атмосфера склада-ється із суміші газів (азот – 78 %, кисень – 21 %, аргон – 0,93 %, діоксид карбону – 0,03 %, інші гази – менше 0,005 % за об'ємом) та колоїдних домішок (пил, краплі води, кристали тощо);

✓ *вся гідросфера* – водна оболонка, яка покриває 2/3 поверхні планети (до найбільшої глибини – Маріанської впадини в Тихому океані – 11 030 м). Об'єм гідросфери складає близько $137 \cdot 10_7$ км$_3$, а її хімічний склад наближається в серед-ньому до складу морської води. Із загальної маси води близько 98 % знаходиться в океанах і морях, 2 % її загальної кількості складають прісні води;

✓ *верхня частина літосфери* – верхня "тверда" оболонка Землі, що включає земну кору та верхню частину мантії Землі, до глибини приблизно 5 км (де вода перебуває в рідкому стані). Товща ж літосфери складає 50-200 км, в тому числі земної кори – до 75 км на континентах і 10 км нижче дна океану.

14.1. Еволюція біосфери

Говорячи про еволюцію[36] живих організмів мають на увазі послідовні зміни в часі їхнього стану, які приводять до виник-нення якихось нових властивостей. В основі біологічної еволю-ції лежать унікальні властивості самовідтворення живих орга-нізмів, що дає практично безмежні можливості перетворення живих систем у послідовності поколінь.

Біологічна еволюція – це незворотній і цілеспрямований історичний розвиток живої природи, при якому змінюється гене-тичний склад популяцій, формуються адаптаційні властивості, утворюються і вимирають види, трансформуються біогеоценози

[36] Термін „еволюція" (лат. evolutio – розгортання) в біологічних науках вперше використав швейцарський натураліст Ш. Бонне у 1762 році.

і біосфера в цілому[37]. Результатом біологічної еволюції завжди є відповідність живої системи умовам її існування. Досягнення такої відповідності завжди пов'язане з переважаючим поширен-ням одних і загибеллю інших біологічних систем. Таким чином, *еволюційне вчення* вивчає загальні закономірності і рушійні сили історичного розвитку життя. Основу сучасного еволюцій-ного вчення складає теорія Чарльза Дарвіна про провідну роль природного добору як головного і єдиного спрямованого еволю-ційного фактора (тому досить часто еволюційне вчення в літе-ратурі називають дарвінізмом). Основу сучасної теорії еволюції складають два великих розділи *мікро-* і *макроеволюції*.

Еволюційні ідеї виникали ще за тисячі років до нашої ери, але лише у кінці 18 століття вони сформували еволюційне вчення. Вперше цілісну еволюційну концепцію розвитку природи ство-рив Ж.Б.Ламарк (1809, праця „Філософія зоології"), а розкриття Чарльзом Дарвіним механізму природного добору призвело до формулювання у 1842-1859 рр. стрункої теорії еволюції (найви-датніша праця „Походження видів шляхом природного добору, або збереження порід у боротьбі за життя". Вивчивши величезну кількість фактів з палеонтології, біогеографії, а також з практики рослинництва і тваринництва, Чарльз Дарвін дійшов висновку про існуючі в природі тенденції до розмноження кожного виду у геометричній прогресії. Це правило не має виключень ні в рос-линному, ні в тваринному світі. Потенційно кожен вид здатний продукувати і продукує значно більше особин, ніж виживає їх до дорослого стану – молодих особин завжди більше ніж старих.

Геніальність Ч. Дарвіна полягала у тому, що співставляючи факти боротьби за існування і загальної мінливості ознак і властивостей він дійшов висновку про невідворотність у при-роді вибіркового знищення одних особин і розмноження інших. У процесі боротьби за існування незначні, на перший погляд,

[37] Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высшая школа, 2006. – 310 с.

відмінності дають певні переваги одним особинам і призводять до загибелі інших. В кінці кінців живими залишаються лише ті особини, які мають володіти певними, в конкретних умовах сприятливими властивостями, які відрізняють їх від інших осо-бин цього виду. Невідворотним результатом відбору стає виник-нення певних пристосувань і на їх основі – таксономічного і еко-логічного різноманіття.

Треба пам'ятати, що всі факти і приклади еволюційних змін, наведені Ч. Дарвіним, відносились до виникнення лише внутрішньовидових відмінностей, а не появи нових видів, не кажучи вже про нові таксони більш високого рівня. Тільки на початку XX століття теорія видоутворення набула певного завершення у зв'язку з розвитком порівняльної геноміки, коли Рональд Фішер сформулював і довів фундаментальну теорему природного добору.

Теорема Фішера[38] *інтенсивність прирдного добору і, відпо-відно, швидкість еволюції, пропорційна величині генетичної дис-персії з пристосованості популяції, яка у свою чергу, пропорційна ефективному розміру популяції.*

Для розуміння закономірностей еволюції органічного світу на Землі дуже важливо визначити загальні особливості живих організмів і виділити основні рівні організації життя. Як це не дивно, але й досі немає загальновизнаного визначення понять життя і живий.

До фундаментальних властивостей організації життя на Землі відносять *дискретність і цілісність*. Живі об'єкти в при-роді відносно уособлені один від одного – особини, популяції, види. Будь-яка особина багатоклітинного організму складається з клітин, а клітина і одноклітинні організми – з певних органел. Органели складаються з дискретних, як правило високомоле-

[38] Генетична теорія природного добору (Fisher, 1930) – цитується за Е. Кунин. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции. 1kunin_e_v_logika_sluchaya_o_prirode_i_proiskhozhdenii_biolog.pdf

кулярних, органічних речовин, які у свою чергу складаються з дискретних атомів і елементарних частинок (також дискрет-них). У той же час складна організація неможлива без взаємодії
її частин і структур, тобто без цілісності. При цьому, цілісність біологічних об'єктів якісно відрізняється від цілісності неживого насамперед тим, що цілісність живого підтримується в процесі розвитку. Живі системи – це відкриті системи, які постійно обмінюються речовиною і енергією із зовнішнім середовищем. Для них характерна від'ємна ентропія (збільшення впорядковано-сті), в живому виявляється здатність до самоорганізації матерії.

Серед живих систем немає двох однакових особин, популяцій і видів. Такий унікальний прояв дискретності і цілісності живого базується на дивовижному явищі *коваріантної редуплікації*.

Коваріантна редуплікація або самовідтворення зі змінами, здійснюється на основі матричного принципу синтезу макро-молекул – це єдина специфічна для життя властивість. У його основі лежить здатність до самовідтворення основних управля-ючих систем (ДНК, хромосом і генів).

Базові управляючі системи, молекули ДНК примітивних дискретних живих частинок (вірусів, бактерій) та статеві клітини багатоклітинних організмів, мають відносно високу стабіль-ність. Це забезпечує можливість ідентичного самовідтворення (явище спадковості) – еволюційний процес неможливий без спадкової передачі властивостей в ряді поколінь. Таким чином, коваріантна редуплікація визначає можливість спадкової пере-дачі дискретних відхилень від початкового стану, тобто мутацій.

Еволюція як умова існування життя. Відповідно до вчення В.І. Вернадського про біосферу, на земній поверхні немає хіміч-ної сили „більш могутньої за своїми кінцевими наслідками, ніж живі організми, взяті в цілому". В результаті діяльності живих організмів змінювались параметри всієї Землі, кожна попередня зміна виявлялась умовою для наступної і створювала все більш сприятливі умови для захоплення життям всієї планети і підпо-

рядкуванню процесів кругообігу речовин на Землі біологічним законам. Одним з найбільш значних глобальних результатів діяльності живих організмів є утворення ґрунтового покриву Землі (згідно вчення В.В. Докучаєва).

Основою геохімічної енергії життя є надлишкова чисельність потомства, яка є також механізмом, який невідворотно веде до природного відбору.

Прогресія розмноження має два важливі наслідки:

– зростає імовірність появи нових спадкових відхилень;

– створюється „тиск життя" і, як наслідок, виникає боротьба за існування – фундамент природного відбору.

Системність і організованість життя. При еволюційному підході виявляється тісний зв'язок і взаємообумовленість всіх рівнів організації живих організмів. Ще Ч. Дарвін чітко визна-чив вид як систему, а природний відбір – як фактор, який впо-рядковує організацію життя. Формування знань про біологічні системи здійснило потужний вплив на розвиток загальної тео-рії систем і кібернетики, яка у свою чергу, сприяла поглибленню уявлень про системну організацію життя.

Ч. Дарвіну належить також думка про те, що еволюція біос-фери тісно пов'язана з еволюцією Землі, яку можна спрощено представити у вигляді п'яти послідовних еволюційних змін:

1) еволюція елементарних частинок;

2) еволюція хімічних елементів;

3) еволюція мінералів;

4) біологічна еволюція (від появи життя);

5) соціальна еволюція (поява і діяльність людини).

Еволюція елементарних частинок, з точки зору теорії Великого вибуху, починається 15-10 млрд. років тому – приско-реним розширенням (упродовж 10-44 с) надгустої і надгарячої точки Всесвіту розміром 10-33 см (це і є „чорна діра", маса якої може сягати маси мільйонів мас Сонця). Результатом вибуху було утворення елементарних частинок, яких відомо майже

300 (кварків, фотонів, нейтрино, лептонів, позитронів, протонів, нейтронів та ін.). за цією теорією весь Всесвіт утворився єдиним актом і поширюється до тепер. Про таке поширення свідчить зміщення спектральних ліній віддалених галактик у червону частину спектру („червоне зміщення" у реліктовому випромінюванні) – галактики віддаляються від Землі.

Еволюція хімічних елементів. Після певного зниження температури Всесвіту починається з'єднання протонів з нейтронами і утворенням ядер важких ізотопів водню і гелію (H, He). Термоядерні реакції утворення хімічних елементів з елементарних частин (протонів) відбуваються за надвисоких температур і тиску, які забезпечують зіткнення одноіменно (позитивно) заряджених частинок, що відштовхуються. Такі реакції постійно відбуваються на Сонці і забезпечує енергією біосферу для термодинамічної підтримки гомеостазу життя. Сонце утворилося близько 5 млрд років тому; народження Землі знаходиться у межах 4,6 млрд років. Дослідження хімічного складу Сонця методами спектрального аналізу встановило, що майже 75 % маси займає H, близько 24 % He, решта 1-2 % припадає на інші елементи.

Еволюція мінералів – утворення і перетворення оксидів, солей та найрізноманітніших речовин (у тому числі органічних) ще неживої планети, що є предметом вивчення геохімії та геології. Гаряча планета могла синтезувати кисень задовго до появи фотосинтезу за схемою:

$$2\,H_2 + 2\,CO_2 = 2\,CH_2O + O_2\uparrow.$$

Біологічна еволюція і первісні екосистеми. Якщо притримуватися гіпотези, що життя з'явилося у вигляді первісної екосистеми з анаеробних гетеротрофів та хемосинтетиків у сприятливих для цього умовах на Землі. Процеси в біосфері породжуються
й підтримуються як космічними факторами (сонячним світлом, променями від інших астрофізичних джерел), так і земними (гравітацією, енергією обертання Землі та її супутника Місяця,

магнітним полем планети, тепловим випромінюванням надр тощо). Еволюційні зміни відбуваються внаслідок довготривалої перебудови структурно-функціональної організації біосфери під впливом різних чинників, зокрема, кліматичних та ґрунтово-гідрологічних умов, землетрусів, міграції материків, напряму філогенезу фіто-, зоо-, міко- та мікроценозів і накопичення в екосистемах запасів вільної енергії. В останні декілька століть
в процессах еволюції біосфери доцільно враховувати й антропогенний фактор.

Етапи виникнення життя. Існує чотири головних гіпотези появи життя на Землі: перша – *креаціонізм* (життя було ство-рена Творцем); друга – гіпотеза *абіогенезу* або мимовільного зародження (самозародження; життя виникало неодноразово з неживої речовини); третя – гіпотеза *стаціонарного стану* (життя існувало завжди) і четверта гіпотеза – *панспермії* (життя зане-сене на Землю з інших планет). Остання гіпотеза не може роз-глядатись як самостійна, оскільки передбачає наявність життя за межами нашої планети.

Гіпотези абіогенезу знову розвинулись у XX столітті – їхня особливість полягає в тому, що, унеможливлюючи самоза-родження життя в наш час, учені вважають можливим його виникнення з хімічних сполук у минулому. Вперше цю думку висловив Ж.-Б. Ламарк 1820 року; згодом її підтримали Е. Геккель та К.А. Тимірязєв. Вони вважали, що в первісному океані внаслі-док певних хімічних процесів виникли спочатку органічні речо-вини, а потім – доклітинні форми життя, які поступово перетво-рилися в клітинні організми.

Основні положення гіпотези Опаріна-Холдейна. У 20-х роках XX ст. російський біолог і біохімік 0.І. Опарін та англійський біолог і генетик – Д. Холдейн сформулювали біохімічну гіпо-тезу походження життя. Згідно з цією гіпотезою біологічній еволюції передувала хімічна, що тривала кілька сотень міль-йонів років аж до появи життя. Первинна атмосфера Землі

складалась із вуглекислого газу, метану, аміаку, оксидів суль-фуру, сірководню та водяної пари. Озонового екрану в атмос-фері ще не було і на поверхню Землі потрапляв потік кос-мічного та ультрафіолетового сонячного випромінювань. Унаслідок підвищеної вулканічної активності у води Світового океану й атмосферу з надр Землі надходили різноманітні хімічні сполуки. Такі умови вчені неодноразово відтворювали
в лабораторіях. У водному розчині солей, близьких за скла-дом до морської води, в умовах опромінення та пропускання через них електричних розрядів (аналогія блискавки), утворю-вались деякі органічні сполуки – нуклеотиди, амінокислоти, пептидні ланцюги, моносахариди тощо. Вони утворювали скупчення, відокремлені від води поверхнею розділу – коацер-ватні краплі, здатні існувати досить тривалий час. Але нічого, що нагадувало б живих істот, за 70 років подібних експеримен-тів одержати не вдалось.

Гіпотеза стаціонарного стану. Ознаки діяльності живих організмів вчені виявили в породах, вік яких становить близько 3,5 млрд. років. Науково-природничий принцип *акту-алізму* стверджує, що походження життя пов'язане з послі-довним та можливим перебігом певних хімічних реакцій на поверхні планети. Специфічні фізичні і хімічні властивості води (в'язкість, високий дипольний момент, висока теплоєм-ність тощо) та Карбону (здатність до відновлення та до утво-рення лінійних з'єднань) обумовили те, що вони стали основою зародження життя. Згідно з теорією хімічної еволюції живого при наявності вільної енергії на Землі з молекул Гідрогену, Нітрогену і Карбону могли виникати спочатку прості молекули аміаку, метану і подібні ним, які в подальшому в первинному океані могли вступати в нові зв'язки між собою та з іншими речовинами. Особливо успішно повинні були б протікати процеси росту молекул при наявності групи – N = C = N – , яка має значні можливості до росту як за рахунок приєднання до

атома Карбону атому Оксигену[39], так і реагуванням з азотистою основою.

В атмосфері кисень міг накопичуватись при розкладанні води і водяної пари під дією ультрафіолетових променів Сонця. Для перетворення відновної атмосфери первинної Землі в окисну треба було не менше 1 млрд. років.

З накопиченням в атмосфері Землі кисню відновні з'єднання почали окислюватись. Ці речовини, вступаючи в реакції з аміаком та ціаністим воднем дали початок амінокислотам і з'єднанням типу аденіну. По ходу подібних реакцій води первинного океану насичувались різноманітними речовинами, утворюючи первин-ний бульйон (теорія Холдейна-Опаріна). При цьому важливо знати, що можливість синтезу амінокислот та інших високомолекуляр-них з'єднань з неорганічних елементів і з'єднань вже доведена експериментально[40]. Ймовірно, що шляхом реакцій полімериза-ції з відносно простих молекул могли утворитись і більш складні молекули: білки, ліпіди, нуклеїнові кислоти і їх похідні. Як елемен-тарний об'єкт добіологічної еволюції виділяють фракцію макромо-лекул полінуклеотидів або поліпептидів, які мали властивість стій-кості за рахунок процесів синтезу, каталізу тощо.

Утворення мембранної структури вважається найскладнішим етапом хімічної еволюції життя, оскільки жива істота, навіть сама примітивна одноклітинна, не могла сформуватись до виник-нення мембранної структури і ферментів. Окрім того, біологічні мембрани, утворені агрегатами білків і ліпідів, мають здатність відокремлювати речовину від середовища і надавати сукупності молекул необхідну міцність. Комплекс послідовних змін і усклад-нення структури молекул привели до виникнення циклічного обміну речовин, що є характерною ознакою живого (рис. 22).

[39] Є гіпотези, що Оксиген (кисень) міг утворитись при розкладанні силікатної матриці піс-ля ударів твердих космічних тіл по поверхні Землі (при цьому поверхня могла нагріватись до Т = 30000 °К)

[40] Хоча отримати живу клітину з подібного бульйону поки що нікому не вдалось (прим. автор.).

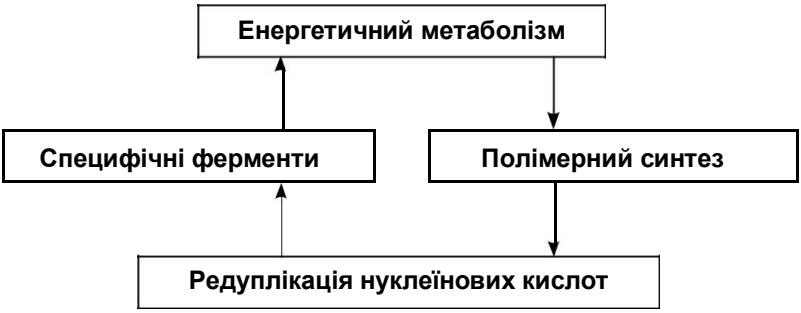


Рис. 22. Схема циклічного обміну речовин *(Яблоков, 1989)*

Між літосферою, гідросферою і атмосферою постійно відбувається речовинний і енергетичний взаємообмін, проявом якого є, зокрема, землетруси і виверження вулканів.

Біосфера є відкритою термодинамічною системою. Енергію вона отримує від Сонця і з надр Землі. Отримана ззовні енергія трансформується і розсіюється, підпорядковуючись двом фундаментальним *законам термодинаміки*.

Перший закон термодинаміки – це закон збереження енергії (енергія не може ні з'явитися, ні зникнути, вона лише трансформується з однієї форми в іншу).

Другий закон термодинаміки визначає напрям якісних змін енергії в процесі її трансформації з однієї форми в іншу – закон описує співвідношення корисної та марної роботи під час тран-сформацій форм енергії (рис. 23).

За другим законом термодинаміки, будь-яка робота супроводжується трансформацією високоякісної енергії в енергію ниж-чої та найнижчої якості – теплоту – і призводить до зростання ентропії (тобто збільшення в системі кількості енергії найниж-чої якості, непридатної до корисної роботи, тобто розсіювання енергії). Максимальна ентропія характерна для деградованих екосистем, або таких, що перебувають на стадії вимирання.

Вважають, що еволюція біосфери відбувалась у напрямі зменшення ентропії. Чим довшими є ланцюги живлення, тим вони енергетично досконаліші.

ДОДАТКОВА ІНФОРМАЦІЯ

Явище еволюційного прогресу – поява і розвиток дедалі складніших і досконаліших форм молекулярних та біологіч-них структур має певну матеріальну природу і підкоряється загальним фізичним законам, зокрема термодинамічним. На основі кругообігу неорганічних речовин під впливом сонячної енергії виник біотичний кругообіг – цикл синтезу і розпаду органічних речовин. Еволюція біосфери тісно пов'язана з еволюцією Землі й умовно поділяється на кілька фаз: перша – формування ранньої земної кори, атмосфери і гідросфери, виникнення великого геологічного кругообігу речовини.

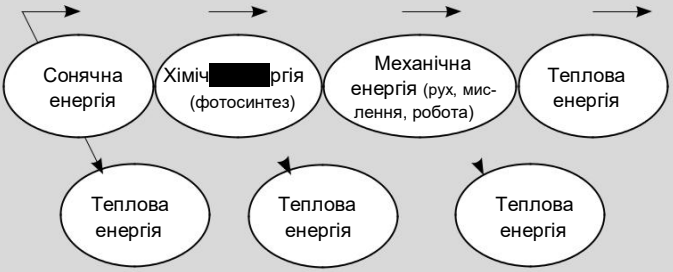


Рис. 23. Трансформація енергії з однієї форми в іншу за другим законом термодинаміки

Великий геологічний кругообіг – циркуляція атмосферних мас, води і розчинених у ній мінералів, переміщення продуктів гірських порід на поверхню планети і знову в її надра (близько 4,6 млрд. років тому); друга – хімічна еволюція (4,6-3,8 млрд. років тому) – розвиток процесів синтезу і накопичення простих органічних сполук, необхідних для існування життя (амінокислот, простих пептидів, азотистих

основ, простих вуглеводів); третя (3,8-1,2 млрд. років тому) – розвиток давньої біосфери, еволюція прокаріотичного світу, виникнення біологічного кругообігу речовин, формування кисневої атмосфери; четверта – виникнення еукаріотів, заселення суші, розвиток сучасного біорозмаїття світу (1,2 млрд. років тому – теперішній час). Перші живі організми були *анаеробами* (існували в безкисневому середовищі), потім з'явилися організми *автотрофи*, здатні синтезувати органічні речовини з неорганічних сполук (вуглекислого газу, води, нітрогенвмісних і фосфоровмісних сполук) за допомогою сонячної енергії (*фотосинтез*) або окисних реакцій (*хемосинтез*). Першими фотосинтезуючими організмами були бактерії (*ціанобактерії*), які дали початок розвитку процесів у трофічному ланцюгу „продуценти – консументи – редуценти" – ланцюгу живлення, який через неживу речовину – мінеральні сполуки – замкнувся в коло. З потоку речовин у цьому колі утворився *біологічний кругообіг речовин*.

Геологічний і біологічний кругообіги речовин разом склали *біогеохімічний кругообіг*, з'єднавши в ньому величезну потужність геологічного і надзвичайну швидкість та активність біологічного. Біогеохімічний кругообіг формувався впродовж майже 1,5-2,0 млрд. років, потім стабілізувався і суттєво не змінювався останні 2 млрд. років.

Фотосинтезуючі продуценти практично сформували на Землі кисневу атмосферу. Через живі організми за відносно короткий час проходить практично вся речовина біосфери[41].

14.2. Жива речовина

Сукупність усіх живих організмів на планеті В.І. Вернадський назвав „живою речовиною". Планету населяє приблизно 500 тис. видів рослин і 1,5 млн. видів тварин. Жива речовина – невід'ємна

[41] Самі організми внаслідок інтенсивного обміну речовин за час існування біосфери тисячі разів пропустили крізь себе (свої клітини, тканини, органи, кров) всю земну атмосферу, весь об'єм світового океану, більшу частину ґрунтів, величезну кількість мінеральних і органічних речовин та енергії. Ці процеси і зумовили формування сучасного навколишнього природного середовища.

складова біосфери, що об'єднує всі її компоненти в єдине ціле, є її функцією і одночасно „однією з наймогутніших геохімічних сил на нашій планеті" (В. Вернадський).

Якщо зрівняти поверхню Землі і рівномірно розподілити на ній існуючі рослини, тварини і мікроорганізми, то вони утво-рять шар завтовшки всього 2 см.

Жива речовина розміщена на планеті дуже нерівномірно, що пов'язано з різними умовами її існування (у тропічних лісах – більше 500 т/га, на гірських луках – 125-150, а в пустелях – 2,5 т/га). Біомаса є кількісною оцінкою живої речовини. Розподіл біомаси живої речовини наведено в табл. 7.

Біомаса – це виражена в одиницях маси чи енергії кількість живої речовини тих чи інших організмів (популяцій, видів, окре-мих живих організмів, угруповань у цілому), яка припадає на одиницю площі чи об'єму. Світ живої природи надзвичайно різ-номанітний і його будову, зв'язки, функціонування розглядають на різних рівнях і з різних точок зору.

Таблиця 7

Жива речовина Землі

Компоненти живої речовини	Жива біомаса, кг	Суха біомаса, кг
Фітомаса наземна	$6,5 \cdot 10^{13}$	$2,6 \cdot 10^{15}$
Фітопланктон	$0,9 \cdot 10^{12}$	$0,18 \cdot 10^{12}$
Зоомаса суші	$6,0 \cdot 10^{12}$	$2,0 \cdot 10^{12}$
Зоопланктон	$21,2 \cdot 10^{12}$	$4,2 \cdot 10^{12}$
Зообентос	$6,6 \cdot 10^{12}$	$2,4 \cdot 10^{12}$
Уся жива речовина суші	$6,5 \cdot 10^{15}$	$2,6 \cdot 10^{15}$
Уся жива речовина океану	$29,9 \cdot 10^{12}$	$7,05 \cdot 10^{12}$

Основна маса живої речовини зосереджена на межі літосфери і атмосфери та у верхній частині гідросфери. В біосфері виділя-ються зони „згущення життя" і „розрідження життя".

Швидкість оновлення живої речовини біосфери залежить від:

– виду організму;

– чисельності потомства;
– кліматичних умов;
– опору середовища тощо.

З наближенням від полюсів до екватора спостерігається:

✓ *збільшення кількості видів*. Так, у вологих тропіках (гілеях) зосереджено понад 8000 видів рослин – половина всіх існуючих на планеті, 67 % всіх видів тварин, тоді як у тундрі менш ніж 500 видів рослин, а у хвойних і листяних лісах – до 2000 видів рослин;

✓ *збільшення біомаси*. Первинна продукція екосистем тун-дри складає в середньому 140 г сухої органічної речовини на 1 $м_2$ на рік, степових екосистем помірної зони – 5-30 т/га, з яких на зоомасу припадає 10–50 кг/га;

✓ *збільшення висоти дерев*. У тундрі це низькі, покручені, часто повзучі форми рослин – береза, верба; у тропіках висота досягає зростання потужності ґрунту.

Океан бідніший на життя – біомаса Світового океану в 1000 разів менша від біомаси суші. Загальна первинна продук-тивність фітопланктону Світового океану становить 50 млрд. т на рік, тобто близько третини всієї первинної продукції біос-фери. Найбільша щільність життя в океані, як і на суходолі, – в екваторіальній зоні, особливо в коралових рифах.

Таким чином, найважливішими рисами біосфери є існування в її межах живої речовини і постійний матеріально-енергетич-ний обмін з космосом. Наявність життя – це головне, чим відріз-няється Земля від інших планет сонячної системи.

В. І. Вернадський зазначав, що на земній поверхні немає хімічної сили, могутнішої за своїм кінцевим результатом, ніж загалом взяті живі організми. Він відмічав чотири функції живої речовини: газові, концентраційні, окисно-відновні і біогеохі-мічні. В наш час розрізняють шість її основних функцій (табл. 8).

Газову функцію здійснюють зелені рослини, які в процесі фотосинтезу виділяють в атмосферу кисень, рослини і тварини,

Таблиця 8

Функції живої речовини

Функція	Зміст
Енергетична	Здійснення зв'язку біосферно-планетарних явищ з космічним випромінюванням, головним чином з космічною радіацією. В основі цієї функції лежить фотосинтетична діяльність зелених рослин.
Газова	Забезпечення міграції газів та їх перетворення і динаміку в біосфері.
Концентраційна	Пов'язана з накопиченням живими організмами біогенних елементів з навколишнього середовища; їх концентрація в живих організмах на три порядки більша, ніж у навколишньому середовищі.
Окисно-відновна	Полягає у хімічному перетворенні речовин, які містять атоми із змінним ступенем окиснення (сполуки заліза, марганцю тощо).
Деструктивна	Пов'язана з властивістю деяких організмів перетворювати (мінералізувати) мертву органічну речовину в неорганічні сполуки.
Інформаційна	Проявляється у можливості накопичення, збереження і передачі молекулярної (в т.ч. генетичної) і сигнальної (нервової та інтелектуальної) інформації, необхідної для існування різних видів.

які під час дихання виділяють вуглекислий газ, а також багато видів бактерій, які відновлюють азот із сполук, сірководень та ін.

Концентраційна функція пов'язана з нагромадженням у живій речовині хімічних елементів (вуглецю, водню, азоту, кисню, кальцію, калію, силіцію, фосфору, магнію, сірки, хлору, натрію, алюмінію, заліза). Окремі види є специфічними концентрато-рами деяких елементів: багато морських водоростей – йоду, жов-тець – літію, ряска – радію, діатомові водорості і злаки – силіцію, молюски і ракоподібні – міді, хребетні – заліза, бактерії – мангану.

Окисно-відновна функція виявляється в окисненні речовин за участю організмів у ґрунтах і гідросфері, що супроводжується

утворенням солей, оксидів тощо, та відновленні деяких речовин (сірководень, сульфат заліза та ін.). З діяльністю бактерій пов'я-зане формування вапняків, бокситів, залізних, манганових і мід-них руд тощо.

Біогеохімічна функція реалізується в процесі обміну речовин у живих організмах (живлення, дихання, виділення) і руйну-вання, деструкції відмерлих організмів та продуктів їхньої жит-тєдіяльності. Ці процеси зумовлюють кругообіг речовин у при-роді, біогенну міграцію атомів.

У процесі фотосинтезу рослини засвоюють вуглець, який над-ходить до листків із повітря у вигляді вуглекислого газу, й утво-рюють вуглеводи. При цьому відбувається перетворення соняч-ної енергії на хімічну. В цьому полягає космічна роль зелених рослин. У процесі дихання рослин частина вуглеводів окисню-ється і вуглекислий газ виділяється у повітря. Більша частина вуглеводів нагромаджується у рослинах, де утворюються також білки і жири.

14.3. Біогеохімічні кругообіги речовини в біосфері

Для постійного існування біосфери, для запобігання припи-нення розвитку життя на Землі у природі повинні постійно від-буватись безперервні процеси перетворення її живої речовини.

Біологічний кругообіг, як було розглянуто вже раніше (§11) – це багаторазова участь хімічних елементів у процесах, які проті-кають у біосфері. Причина кругообігу – обмеженість елементів, з яких будується тіло організмів.

У біосфері відбувається постійний кругообіг активних елемен-тів, які переходять від організму до організму, у неживу природу і знову до організму. Елементи, які вивільняються мікроорганіз-мами при гнитті, надходять у ґрунт і атмосферу, знову включа-ються в кругообіг речовин біосфери, поглинаючись живими орга-

нізмами. Весь цей процес і буде біогенною міграцією атомів. Для біогенної міграції характерним є накопичення хімічних елементів у живих організмах, а також їх вивільнення у результаті розкладу мертвих організмів. Біогенна міграція викликається трьома процесами: обміном речовин в організмах; ростом; розмноженням.

Визначення біогенної міграції хімічних елементів, яка викли-кана силами життя, дав В.І. Вернадський (Закон біогенної міграції атомів). Біогенна міграція є частиною загальної міграції хімічних елементів біосфери. Головною геохімічною особливістю живої речовини є те, що вона пропускаючи через себе атоми хімічних елементів земної кори, гідросфери та атмосфери, здійснює у процесі життєдіяльності їх закономірну диференціацію. Завершуючи свій життєвий цикл, організми повертають природі все, що взяли в неї протягом життя.

В.І.Вернадський підрахував, що за час існування на Землі біосфери було створено $3,5 \cdot 10^{19}$ т біомаси, що майже в 2 рази перевищує масу всієї земної кори, яка становить $2,1 \cdot 10^{19}$ т. Робота, що виконується живою речовиною, за Вернадським, може бути оцінена за формулою:

$$E = PV_2 / 2,$$

де **P** – маса організмів,

V – швидкість розтікання біомаси (розмноження організмів).

ЦІКАВО

Жива речовина значно прискорила й змінила кругообіги різних речовин – води, кисню, азоту, вуглекислого газу тощо. Сучасний склад атмосфери створений завдяки діяльності живої речо-вини. Обмін повітря між всіма широтами й півкулями Землі відбувається в середньому за 2 роки. Активно переміщується течіями океанічна вода. Вся прісна вода стікає в океан за 14 діб, у льодовиках вода оновлюється за 15 000 років.

Жива речовина активно регулює геохімічну міграцію атомів. Завдяки йому зберігається стабільність біосфери і здійснюється еволюція як живих організмів, так і всієї біосфери в цілому. Цей особливий вид стану рівноваги, що постійно змінюється, В.І. Вернадський називав динамічною рівновагою (гомеостаз). Для геосфер, не охоплених життям, характерна стійка динамічна рівновага. В біосфері динамічна рівновага не стійка. Це означає, що біосфера розвивається в процесі діяльності, самовдосконалюється, все більш повно, активно і в більшому масштабі накопичує, трансформує енергію, ускладнює свою організацію, збагачується інформацією.

Великий (геологічний) кругообіг. Вивержені глибинні породи мантійного походження (базальти) тектонічними про-цесами виводяться з надр Землі в біосферу. Під впливом соняч-ної енергії й живої речовини вони вивітрюються, переносяться, відкладаються, перетворюючись у різноманітні осадові породи, де запасається сонячна енергія (з вивержених мінералів утворю-ються глини, а вулканічні гази – CO, NH_3 – переходять у вугілля та нафту).

Потім за рахунок тектонічних рухів осадові породи потрапля-ють у зони високих тисків та температур (а також радіоактив-ного розпаду й гравітаційної диференціації) і перетворюються
в гранітні породи з більш високим рівнем енергії, ніж в осадо-вих порід. Кристалізовані вивержені породи знову за рахунок висхідних тектонічних рухів потрапляють у біосферу. Таким чином, цикл завершується, але вже на новому рівні, бо з вихід-них базальтів утворилися вивержені породи гранітного складу.

В порівнянні з тривалістю існування біосфери людина існує надзвичайно короткий час. Проте, за цей короткий промі-жок часу кругообіг речовин у біосфері змінився радикально. В.І. Вернадський підрахував, що в античні часи люди використо-вували лише 18 хімічних елементів, у XVIII ст. – 29, у XIX ст. – 62,

а тепер використовуються 89 елементів, що є в земній корі, крім того одержані такі, яких у природі зовсім немає (плутоній, техне-цій тощо).

14.4. Антропогенний вплив на біосферу

Взаємодіючи з природою, людина завжди прагнула поліпшити свій добробут, зробити життя більш комфортним і матеріально забезпеченим. Це обумовило збільшення виробництва необхідної продукції промисловості та сільського господарства і призвело до необмеженого використання різноманітних природних ресур-сів. Виробництво продукції, як відомо, пов'язане з утворенням відходів, які, потрапляючи у навколишнє природне середовище, забруднюють його. Крім того, в процесі життєдіяльності людина цілеспрямовано перетворює природу, створюючи на місці при-родних систем техногенні об'єкти та території – міста та промис-лові комплекси, дороги та лінії електропередач, водосховища та кар'єри. Процес незворотного перетворення людиною частин біосфери на техногенні об'єкти та території дістав назву техноге-незу, а частина біосфери, штучно перетворена в результаті життє-діяльності людини і заповнена її продуктами, називається технос-ферою (техногенно змінена оболонка біосфери).

Розвиток промислового виробництва, заснованого на вико-ристанні ресурсного і технологічного потенціалу, неминуче поро-джує дисгармонію у системі „природа – суспільство". Свідченням цього є техногенна деградація природних ресурсів, ландшафтів та ін. Наприклад, в Україні відносно чисті території не переви-щують 7 % від загальної площі, а на 68 % екологічна ситуація є несприятливою для здоров'я людини. У багатьох країнах терито-рії екологічних катастроф досягають 1 % загальних їх площ.

Грандіозні науково-технічні досягнення останніх десятиріч супроводжуються виникненням не менш значних глобальних

екологічних проблем: зникненням сотень біологічних видів, надмірним забрудненням природних вод, винищенням лісів, дегра-дацією орних земель, появою озонових „дірок" і, врешті-решт, поглибленням соціально-економічної кризи, яка призводить до голоду сотні мільйонів людей.

Забруднення – це внесення в навколишнє середовище або виникнення в ньому нових, зазвичай не характерних хімічних і біологічних речовин, агентів або внесення в надлишковій кіль-кості будь-яких уже відомих речовин, які чинять шкідливий вплив на природні екосистеми й людину і яких природне середо-вище не здатне позбутися самоочищенням. Речовини або явища, які спричиняють це забруднення, називаються *забрудниками (полютантами)*.

Розрізняють *природне* забруднення, яке виникає внаслідок потужних природних процесів (виверження вулканів, лісові пожежі, вивітрювання тощо) і *антропогенне*, яке є результатом діяльності людини й інколи за масштабами впливу переважає природне. Різні типи забруднення можна розділити на три основні групи: фізичне, хімічне та біологічне.

Фізичне забруднення пов'язане зі змінами фізичних, температурно-енергетичних, хвильових і радіаційних параметрів зовнішнього середовища. Зокрема, тепловий вплив виявляється в погіршенні режиму земної поверхні та умов життя людей. Джерелами теплового забруднення в межах міських територій є: підземні газопроводи промислових підприємств (140-160 °С), теплотраси (50-150 °С), збірні колектори і комунікації (35-45 °С) тощо. До фізичного забруднення можна віднести вплив шуму й електромагнітне випромінювання, джерелами якого є високо-вольтні лінії електропередач, електропідстанції, антени радіо- і телекомунікаційних станцій, а останнім часом також деякі побу-тові електроприлади. Встановлено, що при тривалому впливі електромагнітних полів навіть у здорових людей спостеріга-ється перевтома, головний біль, почуття апатії та ін.

Хімічне забруднення – збільшення кількості хімічних компо-нентів певного середовища, а також: проникнення (введення)
в нього хімічних речовин, не притаманних йому або в концен-траціях, котрі перевищують норму. Найнебезпечнішим для природних екосистем і людини є саме хімічне забруднення, яке отруює навколишнє середовище різними токсикантами (аеро-золі, хімічні речовини, важкі метали, пестициди, пластмаси, детергенти та ін.). За підрахунками спеціалістів, у наш час у при-родному середовищі міститься 7-8,6 млн. хімічних речовин, при-чому їхня кількість щорічно поповнюється ще на 250 тис. нових сполук. Багато хімічних речовин мають канцерогенні та мута-генні властивості, серед яких особливо небезпечними є 200 (спи-сок складений експертами ЮНЕСКО): бензол, азбест, бензапірен, пестициди, важкі метали (особливо ртуть, свинець, кадмій), хар-чові додатки і різноманітні фарбники.

Біологічне забруднення – випадкове або пов'язане з діяльністю людини проникнення в екосистеми не притаманних їм рослин, тварин і мікроорганізмів (бактеріологічне); часто справляє нега-тивний вплив при масовому розмноженні нових видів.

Особливо забруднюють середовище підприємства, які ви-робляють антибіотики, ферменти, вакцини, сироватки, кормовий білок, біоконцентрати та ін., тобто підприємства промислового біосинтезу, в викидах якого наявні живі клітини мікроорганізмів. До біологічного забруднення можна віднести надмірну експансію живих організмів. Так, у містах наявність звалищ, несвоєчасне прибирання побутових відходів призвели до значного збільшення синантропних тварин: щурів, комах, голубів, ворон та ін.

Забруднювачі бувають також *первинні* (безпосередньо з дже-рела забруднення) і *вторинні* (внаслідок розкладу первинних або хімічних реакцій). Ще виділяють забруднювачі стійкі (ті, що не розкладаються), які акумулюються в трофічних ланцюгах.

Проникнення різних забруднювачів у природне середовище може мати небажані наслідки: завдання шкоди рослинності і

тваринному світу (зниження продуктивності лісів і культурних рослин, вимирання тварин); порушення стійкості природних біогеоценозів; втручання в біогеохімічні цикли тощо.

Багато забруднювачів (пестициди, поліхлордифеніли, пласт-маси) украй повільно розкладаються в природних умовах, а токсичні сполуки (ртуть, свинець) взагалі не знешкоджуються.

Якщо до середини XX ст. домінували натуральні продукти (бавовна, шовк, вовна, каучук, мило, їжа практично без добавок), то в наш час у промислово розвинутих країнах вони замінені синтетичними, які важко розкладаються і забруднюють навко-лишнє середовище. Це насамперед синтетичне волокно, миючі засоби (детергенти, відбілювачі), їжа з добавками, мінеральні добрива, синтетичний каучук та ін.

Як вже було відмічено раніше, центральне місце в біосфері посідають біогеохімічні цикли: вуглецю, води, азоту та фосфору. Ці цикли найбільшою мірою зазнали трансформації при форму-ванні техносфери та аґросфери, і вивчення їх стало важливим завданням екології.

Так біогеохімічний цикл вуглецю базується на атмосферному депо, яке утримує його в кількості, приблизно рівній 700 млрд. тонн у формі оксиду Карбону (II). Цей цикл ініціюється фотосин-тезом і диханням. Обидва процеси йдуть так інтенсивно, що у рослин і тварин на долю карбону припадає до 40 – 50 % загальної маси. Залишки відмерлих рослин і тварин сприяють утворенню гумусу. Аналогічно утворюється й торф. У цих двох формах вмі-щується до 99 % карбону нашої планети. Швидкість кругообігу цього елемента обчислюється в середньому від 300 до 1000 років.

Утворення техносфери суттєво змінило цей цикл. Зараз антро-погенне надходження вуглекислого газу в атмосферу перевищує природне на 6 – 10 %. Це пов'язано, головним чином, з вирубу-ванням лісів та заміною їх менш продуктивними аґроценозами.

Певний внесок робить і промисловість та всі виробництва, які пов'язані зі спалюванням палива. Найбільший вплив на стан

атмосфери чинять теплоенергетика, металургійна промисло-вість, підприємства хімічної та будівельної індустрії, автотран-спорт та ін. (табл. 9). У повітря надходять пил, важкі метали, вуглеводні, оксиди карбону, сульфурнітрогену та інші речо-вини, зокрема в усіх термічних процесах, що стосується органіч-них сполук, також утворюється надзвичайно небезпечний для живих організмів і здоров'я людини бенз(а)пірен. Найбільший вплив на хімічний склад атмосферного повітря справляє спалю-вання кам'яного вугілля; останнім часом частка його як джерела енергії зменшилася за рахунок використання нафти й природ-ного газу. Однак, оскільки їх запаси значно менші, ніж кам'яного вугілля, у світі знову з'являється тенденція збільшення використ-тання вугілля як паливного ресурсу, що негативно вплине на стан довкілля за існуючих технологій.

Таблиця 9

Внесок різних галузей промисловості в забруднення

Галузь промисловості	Внесок у забруднення, %	Галузь промисловості	Внесок у забруднення, %
Теплова енерге-тика	25,7	Кольорова мета-лургія	11,1
Чорна металургія	23,4	Гірничодобувна	7,1
Нафтовидобувна і нафтохімічна	13,7	Підприємства будівництва	3,4
Транспорт	11,6	Машинобуду-вання	2,8
Інші галузі			1,2

Серед усіх видів *транспорту* (автомобільний, залізничний, водний і повітряний) автомобільний займає абсолютне перше місце по кількості і різноманітності забруднюючих речовин, а також по незворотнім змінам ландшафтів і іншим негативним впливам на довкілля. В містах з розвинутою промисловістю

внесок автотранспорту у забруднення довкілля становить до 80 % всіх забруднень.

Проблеми, пов'язані з гідросферою, зумовлені браком прісної води для потреб людства, її забрудненням, порушенням природних кругообігів та зменшенням продуктивності водних екосистем.

Насамперед, вода – найголовніша мінеральна сировина, якої людство витрачає в 1000 разів більше, ніж вугілля чи нафти. Крім того, використовуючи чисту воду для власних потреб, людина повертає в природу меншу її кількість і значно гіршої якості, найчастіше у вигляді стічних вод. Оскільки вода здійснює взаємозв'язки в екосистемах, то порушення будь-якого ланцюга впливає як на кількість так і на якість води. Зокрема, в разі надходження значних кількостей біогенних елементів, особливо азоту і фосфоромістких сполук, у відкритих водоймах влітку (при температурі води вище 20°С) створюються сприятливі умови для швидкого розмноження синьо-зелених водоростей („цвітіння" води) і погіршення стану водойми.

Нестача питної води в певних регіонах пов'язана з нерівно-мірним розміщенням поверхневого стоку. Крім того, 96 % пріс-них вод знаходиться в льодових щитах Антарктиди, Гренландії, айсбергах, льодовиках, у зоні вічної мерзлоти.

За даними Всесвітньої організації охорони здоров'я (ВООЗ), багато захворювань пов'язані зі споживанням води низької якості (кожен шостий житель Землі використовує для питних потреб воду, яка не відповідає санітарним вимогам).

Екологічні проблеми України, пов'язані з забрудненням води, такі:

- ✓ нестача води в певних місцевостях;
- ✓ незадовільна якість води для питних потреб;
- ✓ забруднення вод Чорного і Азовського морів та зменшення їх біорізноманіття;
- ✓ забруднення річок та водосховищ ксенобіотиками;
- ✓ підтоплення територій поблизу водосховищ;

- ✓ „цвітіння” стоячих вод водосховищ та зникнення малих річок;

- ✓ зсуви і селі в гірських районах тощо.

Надзвичайно складною проблемою України є також забруд-нення підземних вод сільськогосподарськими поверхневими та стоками зі звалищ побутових і промислових відходів, внаслідок втрат нафти і нафтопродуктів під час добування, транспорту-вання чи переробки, при будівництві метро, бурінні свердловин тощо. Всі ці забруднювачі (пестициди, нітрати, важкі метали, вуг-леводні) можуть потрапляти і потрапляють з питними водами і
в організм людини, спричиняючи отруєння чи захворювання.

Антропогенне природокористування вносить у природні біо-геохімічні цикли чимало перешкод. Це, по суті, привело до появи нового антропогенного типу кругообігу хімічних елементів.

Таким чином, жива речовина біосфери (вся сукупність орга-нізмів нашої планети) забезпечує постійний кругообіг речовин та потік енергії, здійснює значну біогеохімічну роботу з перетво-рення оболонок Землі.

За період історичного розвитку Землі сформувалися такі обо-лонки: літосфера, гідросфера та атмосфера. Частина цих оболонок, яка населена живими організмами і називається біосферою, пред-ставляє собою сукупність усіх біогеоценозів Землі, єдину екосистему вищого порядку про що буде йти мова в наступному параграфі.

§15. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНИХ ПРИРОДНИХ ЕКОСИСТЕМ

Біосфера, як глобальна екосистема, складається з *наземних* і *водних* екосистем. Кожний тип екосистем характеризується пев-ними угрупованнями рослин і тварин, що адаптуються до умов навколишнього середовища.

Гетерогенність. Всі екосистеми світу, завдяки впливу на них різноманітних екологічних умов, відрізняються значною неоднорідністю. Незважаючи на існуючі класифікації, що включа-ють від 10 до 32 типів, вирізняють:

- Наземні екосистеми (полярні пустелі, тундра, тайга, змі-шані та листяні ліси помірної зони, степи та лісостепи помірної зони, тропічні степи і савани, пустелі, чапараль і жорстколис-тяні ліси, тропічні і екваторіальні дощові ліси, тропічне рідко-лісся „скреб").

- Прісноводні екосистеми: стоячі водойми (озера, стави, водосховища) або лентичні („*lenis*" лат. – спокійний) та текучі (джерела, потоки, ріки) – („*lotus*" лат. – омиваючий).
- Заболочені ділянки з рівнем води, що коливається за сезо-нами чи роками – марші і болота.
- Морські екосистеми (океанічні області, континентальний шельф, область апвеллінгу, лимани).

Класифікація екосистем. В екології екосистеми класифікують у відповідності до схожості їх структури. У залежності від роз-міру, розрізняють:

а) Мікроекосистеми (озеро, калюжа, город). б) Мезоекосистеми (луки, став, ліс, болото).

в) Макроекосистеми (тайга, тундра, степ тощо), які ще називають *біомами*.

За джерелами енергії екосистеми поділяють на 4 групи:

- Природні, які функціонують завдяки Сонцю.
- Природні, які окрім Сонця використовують інші природні джерела енергії.
- Природні, які функціонують завдяки Сонцю та діяльності людини.
- Індустріально-міські, які функціонують завдяки штучним джерелам енергії.

На основі кількості утворюваної первинної продукції Р.Х. Уітте-кер (1975) поділяє природні екосистеми на наступні 4 класи:

- *Екосистеми найвищої біологічної продуктивності* – понад 2 кг/м$_2$ в рік. До них відносяться зарості очерету в дельтах Дунаю, Волги, Дону тощо. За продуктивністю вони близькі до екосистем тропічних лісів і коралових рифів.
- *Екосистеми високої біологічної продуктивності* – 1-2 кг/м$_2$ в рік. Це липово-дубові ліси, прибережні чагарники очерету на озері, посіви кукурудзи і багатолітніх трав при зрошуванні.
- *Екосистеми помірної біологічної продуктивності* – 0,25-1 кг/м$_2$ в рік. Таку продуктивність мають багато рослин: соснові і березові ліси, сінокісні луки і степи, асоціації водорос-тей у Японському морі.
- *Екосистеми низької біологічної продуктивності* – менше 0,25 кг/м$_2$ в рік. Це арктичні пустелі островів Північного Льодовитого океану, тундри, напівпустелі.

Середня продуктивність екосистем Землі не перевищує 0,3 кг/м$_2$ за рік, тобто за площею переважають низькопродук-тивні екосистеми пустель і океанів.

При характеристиці основних природних екосистем світу їх прийнято поділяти на екосистеми суходолу та водні екосистеми. В залежності від типу рослинності (екосистеми суходолу) та властивостей води (водні екосистеми) екосистеми світу поділяють на кілька типів. *Різноманіття екосистем на нашій планеті є важливим фактором загальної стійкості біосфери!*

Між біомами або їх різко відмінними частинами (тундра – тайга, ліс – луки, м'який – твердий ґрунти морських біоцено-зів тощо) виділяють перехідні території, які називаються „*еко-тонами*". Вони можуть мати значну лінійну протяжність, але завжди будуть вужчими від сусідніх угруповань. Наприклад, ширина лісостепу, який є переходом між лісовою та степовою зонами, в Україні по Дніпру становить ~310 км, а по меридіану (30º сх. д) ~320 км. Ширина лісотундри у Північній Америці та Євразії коливається від 30 до 300 км. Екотонам властивий висо-кий рівень біологічної різноманітності, особливо коли вони

займають значні площі і є достатньо стабільними упродовж тривалих проміжків часу, що пояснюють явищем, так званого, *екотонного або краєвого ефекту* – підвищенням видової наси-ченості внаслідок перекривання екологічних амплітуд видів різ-них екологічних і систематичних груп. Прояв краєвого ефекту властивий і узліссю. Найвиразніше екотонний ефект виявля-ється між екологічно контрастними оселищами – що більш від-мінні умови оселищ фітоценозів, то відмінніші композиції видів екотону. Але збільшення щільності населення організмів в еко-тоні – явище не універсальне. У водних екосистемах було вияв-лено цікаву закономірність, яку називають „Ефектом Ремане" (1934) або „Законом мінімуму видів". Це парадокс солонуватих вод, згідно якого: *мінімальна кількість морських і прісноводних видів тварин спостерігається у солонуватій (близької до прісної води) зоні за солоності на рівні 5-8 ‰*).

15.1. Характеристика природних екосистем суходолу

Загальна площа поверхні Землі складає -510 млн. км$_2$, з них до 71 % або 360 млн. км – це Світовий океан, і тільки біля 150 млн. км – суходіл. Сонячна енергія по поверхні Землі розподіляється нерів-номірно. її розподіл визначає географічне положення, висота над рівнем моря тощо. Поверхня суходолу припадає переважно на пустелі, гори, ліси, савани і рідколісся, льодовики. Характеристику основних біомів вивчають *синекологія* та *біогеографія*.

Тундра. Тундрові або субарктичні екосистеми розташовані циркумполярно в Америці та Евразії – від узбережжя Північного Льодовитого океану до Полярного кола (66º30' пів. широти).

В день зимового сонцестояння (21-22 грудня) сонце не з'явля-ється взагалі, а 21-22 червня – не заходить. Характерні: полярна ніч (від 23 діб на 68º до 176 – на полюсі) і полярний день (від 40 діб на 68º до 189 – на полюсі).

Характерні наступні особливості екологічних умов: а) низька теплозабезпеченість (сонячна радіація становить 70-80 ккал/см$_2$ на рік) і великі втрати тепла на альбедо; б) високий широтний градієнт температури найтеплішого місяця – при переміщені з півдня на північ на 25-50 км температура повітря скорочується на 1º, що в 20 разів більше, ніж у нас; в) мало опадів (300-400 мм/ рік); г) багато ультрафіолету – мало бактерій, повільно процеси розкладання органіки; д) сильне охолоджування Північного Льодовитого океану – літні ізотерми співпадають з обрисами узбережжя. Внаслідок суворого клімату, спостерігається низька активність геохімічних і ґрунтоутворювальних процесів – мало Ca, K, Na, але багато Fe і Al. Ґрунти кислі, що посилюється на півдні. Дуже повільно утворюється торф, шари якого мають незначну потужність: 10-40 см в арктичній тундрі, 20-80 – в типо-вій і 1-5 м – в реліктових торфових пагорбах.

Розрізняють: північну (арктичну), типову та південну тун-дри, які відрізняються теплозабезпеченням. У північних тунд- рах середня температура найтеплішого місяця – 3-6ºС, в типо-вих – 7-10, в південних – 10-12 ºС. Взимку, по мірі віддалення від океану, температура зменшується: в Салехарді – мінус 23,7ºС , в Ігарці – 28,6; в Хатанзі – 33,8 ºС. Абсолютний мінімум на заході становить мінус 54 ºС, на сході – 64 ºС, а абсолютний максимум, відповідно, плюс 31ºС та 34ºС. Наслідком низької температури є мале випаровування та значна кількість боліт, що підсилено віч-ною мерзлотою (потужність 3-4 м). Остання перешкоджає філь-трації, обмежує живлення водойм, гальмує біохімічні процеси. Кількість днів зі снігом в приатлантичних тундрах становить біля 200, в континентальних – понад 260. На ділянках без снігу формуються морозобійні тріщини глибиною 3-5 м.

Із продуцентів характерні низькорослі чагарники – полярна берізка, верби (арктична, полярна, шерстиста, повзуча, срі-бляста, філіколиста, деревцевидна та ін.) і чагарнички (голубика, брусниця, чорниця, багно, морошка, вороніка), деякі види злаків,

осок, пушиці, багато мохів, лишайників. Вздовж морозовідбій-них тріщин – мохи і гідрофітні трави, на пагорбах – чагарники. Зустрічаються однорідні осокові та пушицьо-гіпнові болота. Запаси фітомаси в арктичних тундрах – 50 ц/га, в південних – 200-300 (підземна маса переважає).

На півдні чагарникова тундра схожа на лісотундру – з'явля-ється вереск, який біля моря утворює купини, та багато неви-соких дерев . В залежності від мезорельєфу, формуються різні фітоценози: на кам'янистих добре дренованих ділянках – кам'яно-ломка, тундровий мятлик, накипні лишайники, дріада (куріп'яча трава); в вологих низинах – пушиця, мохи (~1 тис. видів) та 100-300 видів цвіткових рослин. На заході Євразії (Скандинавський та Кольський п-ови) переважають ягельні тундри з різних видів кладонії, на сході – з алекторії та центрарії.

Серед консументів та редуцентів досить чисельними є гриби (домінують навіть у порівнянні з бактеріями). Суворі умови, нестача кормів і схованок сприяють розвитку спецефічних адап-тації у тварин (міграції, сплячка). За біомасою у тундрі перва-жають безхребетні (личинки комарів, довгоножок, товкунців та справжніх комарів, вільноживучі нематоди – 0,5-5 млн. екз./ $м_2$, є 1 вид дощових червів – ейзенія Норденшельда). Основними користувачами фітомаси є північний олень (карибу), лемінги (норвезький, обський, сибірський копитний); в Америці – кільчас-тий лемінг, лемінгова миша. В роки піків, які бувають через 2-3

і 11 років, маса лемінгів сягає 30-40 кг/га. Оскільки кожен з них з'їдає 40-50 кг фітомаси за рік, ці гризуни мають дуже важливе біоценотичне значення. Північний олень, який мешкає в тун-драх Данії (Гренландія), Ісландії, Норвегії, Швеції, Росії, Канади та США, є найбільш чисельним видом копитних на Землі. Його поголів'я у 80-роки XX ст. нараховувало близько 5 млн. особин. Локально мешкають: довгохвостий ховрах та камчатський бай-бак, вівцебик та інші. У тундрі влітку мешшкає багато птахів (пуночка, гуси, кулики, сова полярна, зимняк, сапсан). Хоча в

пікові роки їх маса складає 160-300 кг/га, у тундрах досить часто спостерігається їх загибель у голодні роки.

Сучасне господарське використання тундри пов'язане з видобутком корисних копалин, серед яких домінують вуглеводні, а також їх траспортуванням за допомогою нафто- та газогонів. Їх будівництво та експлуація відбуваються у надсуворих еколо-гічних умовах, наслідком чого є часті аварії, які руйнують тун-дрові БГЦ. Суттєвий негативний вплив на тундрові екосистеми спричиняє російський полігон на о-вах Нова Земля, де було здійснено понад 100 ядерних вибухи.

Тайга. Тайгові ландшафти (тюрк. "тайга" – хвойний ліс) в Євразії розташовані суцільною смугою між 50-70º пів. широти і сягають біля 2 тис. км за широтою. В Північній Америці південна межа сягає 47º пів. широти, а ширина – 1,5 тис. км. Займає майже 10 % суші. Єдність тайгових екосистем визначається рівнем теплозабезпеченості: а) соняна радіація становить 70-100 ккал/ $см_2$ на рік; б) річний баланс – 25-30 ккал/$см_2$ в північній підзоні і 30-40 – в південій; в) температура повітря найтеплішого місяця
в південній підзоні становить 17-19 ºС, а в північній – 12-14 ºС; г) мала тривалість безморозного періоду – від 120-150 діб на пів-дні до 70-80 на півночі.

Взимку температура повітря дуже відрізняєься за довготою –
в скандинавських приатлантичних районах у січні вона стано-вить мінус 3-4ºС, а в східносибірських – до мінус 50ºС. За рахунок посилення суворості зими зростає континентальність клімату: середня річна амплітуда температура повітря в приатлантич-ній тайзі дорівнює 18º, в східносибірській – 25-35º, в в західноси-бірській – 45-65º, а у далекосхідній – 34-45 ºС. В рівнинній тайзі Північної Америки клімат дещо м'який. Хоча температура повітря найтеплішого місяця на півдні становить 16-18º, а на пів-ночі – 12-14ºС, тривалість безморозного періоду тут більша: на пів-дні – понад 100, а на півночі – до 60 діб. У зв'язку з близкістю океа-нів, на тихоокеанічному узбережжі зимова температура повітря

не буває нижчою мінус 10º (місцями 0º), а на атлантичному – мінус 4-5 ºС. Пересічна кількість опадів становить 600-700 мм/рік і дуже залежить від циклонів. Тому різко змінюється за довго-тою – зокрема, у тайзі Східного Сибіру – 400, а у внутрішніх котло-винах – менш, ніж 200 мм. Сніг лежить понад 200, хоча на півден-ному заході – 120-150 діб. У типовій тайзі випаровується 50-70 % опадів, що обумовлює активний стік, а у низинах – заболочу-вання. В Північній Америці найбільш зволоженими є надвітрені західні схили Кордильєр (2000-4000 мм) та атлантичний сектор (1200-1600 мм опадів). По всій території Східного Сибіру та на пів-ночі Північної Америки поширена вічна мерзлота, яка в інших тайгових локалітетах відсутня.

Тайга утворює циркумбореальну зону в Америці та Евразії. Відповідно виділяють: північну, середню і південну підзони, а також європейську приатлантичну, східноєвропейську, захід-носибірську, східносибірську та далекосхідну тайгу. В євро-пейсько-сибірському секторі корінні біоценози представлені темно-хвойними та темно-хвойно-дрібнолистими лісами. На заході домінує європейська ялина, на сході – сибірська ялина з домішком смереки та сибірської сосни. Скрізь трапляється 1-2 види берези, осика, на пісках і скелях – сосна звичайна. На значних просторах Сибіру домінують сибірська та даурська модрини, які пристосовані до континетального клімату з суво-рою зимою та мерзлотою. Модринові ліси добре освітлені, тому вони мають гарний підлісок із кущових верб, рододендрону, кедрового стланника тощо, а у чагарниково-трав'яному ярусі поширені: багно, брусниця, голубика, толокнянка. На Далекому Сході до них приєднуються аянська ялина і корейська сосна, яку разом з сибірською неправильно називають кедром. Долинами річок, окрім типової тайги, поширені ольси, ліси із духм'яної тополі, різних видів верби та ін.

В Америці головними деревними породами є біла ялина і модрина-тамарак, на пісках – сосни банксова, червона та біла,

ялина чорна тощо. На вирубках та згарищах поширені тополя бальзамічна, осика та береза біла, а у південній тайзі – вели-кий домішок цукрового клена, американських в'яза, липи та чорного ясеня.

У тайзі зафіксована проста і чітка просторова структура, яка складається з древостану, підліску, чагарниково-трав'яного та мохово- лишайникового ярусів. Зазвичай, кількість видів під шатром лісу значно перевищує таке в деревостані. Але часто, завдяки алелопатії, у темно-хвойній тайзі підлісок взагалі відсут-ній. Лише в південній тайзі з'являється жимолость, шипшина, горобина, в Європі – клен гостролистий, дуб звичайний, ліщина, в'яз, а в північній тайзі – завжди береза. В чагарниково-трав'я-ному ярусі, який досить виразний, характерні: кислиця, плаун, голубика, багно, чорниця тощо.

В мохово-лишайниковому ярусі типовими є зелені мохи (рис. 24: А), а на болотах – сфагнум. У світовій флорі налічується 57 видів сфагнуму, у канадській тайзі – 17, а у європейській (Великобританія) – лише 6. У повітряно-сухому стані сфагнові мохи здатні поглинути води приблизно в 20 разів більше власної маси, що в 4 рази перевершує можливості гігроскопічної вати (звідси і назва моху, „сфагнос" по-грецьки – губка). Сфагнум дуже стійкий до розкладання, висушений довго зберігається, але він продукує різні кислоти, що унеможливлює життя багатьох інших рослин. Після прпинення життя формуються сфагнові подушки, які у північній тайзі створюють своєрідний мікрорельєф.

У тайзі часто бувають пожежі, які дають початок пірогенним сукцесіям (рис. 24: Б). Досить показовою є сосна банксова, насіння якої зберігає схожість 15-18 років. Ця рослина дуже залежить від лісових пожеж, які сприяють розплавленню рослинних смол та розкриттю шишок.

В хвойних лісах з потужним моховим шаром – часто заболо-чуваність. Болотні ґрунти зазвичай формуються в умовах трива-лого або постійного надмірного зволоження в лісовій зоні помір-

них поясів. Після осушення на болотних ґрунтах вирощують сільгоспкультури та добувають торф. Він має погану аерацію і високу вологість – понад 90 % (мало азоту, кисле середовище: pH до 2,6). Болотні ґрунти, які поділяють на торфові та торфово-гле-єві, поширені в Російській Федерації, Білорусії, Україні, Канаді, США, Бразилії, Аргентині, Індонезії та в інших країнах.



Рис. 24. Тайга в Україні:

А – *бір-зеленомошник в національному парку „Старогутський”;*

Б – *пожежа у Народицькому районі Житомирської області*

Крони хвойних дерев затримують140-1800 мм опадів/рік, біля 200-250 мм з них транспірується, останні опади фільтруються і поповнюють запаси ґрунтових вод. Запаси фітомаси дуже коливаються, зокрема: для плакорних східноєвропейських ялинових лісів на півночі вони становлять 1-2 тис., в середній – 2-7, в пів-денній – 2,7-3,5 тис. ц/га. Близькі величини зафіксовані в тем-нохвойній тайзі Сибіру. В південній тайзі суха фітомаса дорівнює ~50 т/га (90 % – деревина, 10 – фотосинтезуючі органb). Первинна продукція становить біля 10 т/га сухої речовини або 0,6 % річного потоку сонячної енергії. Одночасна кількість зоомаси майже в 3 рази менша за фітомасу: в європейській тайзі – 100-150 на півночі і 160-300 кг/га – на півдні. Причому до 90 % її становлять сапро-фаги із підстилки, деревного опаду і верхнього шару ґрунту.

Для тайги характерна велика різноманітність хлорофітофа-гів – сибірський шовкопряд, усачі, златки, короїди тощо. Багато хребетних – зеленоїдів (птахи – тетерук, глушець, рябчик, дикуша) сім'яноїдів (білка звичайна, бурундук, лісові полівки, оленячі миші, шишкарі тощо). У американській тайзі немає справжніх мишей – замість них багато хом'якоподібних гризу-нів. Дуже розвинуті консументи вищих порядків – мурахи, бурі жаби, землерийки, синиці, дятли тощо. Характерні крупні ссавці (ведмідь, рись, росомаха, соболь, пекан, куниці та інші). У канад-ській тайзі мешкають сірі білки, які створюють величезні запаси шишок банксової сосни та чорної ялини, які складують у вигляді великих куп або ховають в нори. При сильних холодах, коли температура повітря опускається нижче мінус 25 ºС, вони хова-ються і харчуються створеними припасами.

У тайзі знаходяться найвизначніші національні парки світу: в США – Йеллоустонський (1872), Йосемітський (1890), у Канаді – Принс-Альберт (1927), в Україні – Карпатський (1980), на терито-рії яких успішно охороняються тайгові екосистеми.

Лісові екосистеми. Серед лісових екосистем найпоширені-шими і найбільш цінними є лісові типи, які займають до 30 % площі суходолу. На долю лісових екосистем припадає до 80 % фітомаси Землі або 1960 млрд. тонн.

Ліс відносять до поновлюваних природних ресурсів, в якому накопичено тисячі видів дерев, кущів та ліан. В процесі фотосин-тезу, лісові екосистеми утворюють до 100 млрд. тонн органічних речовин. В той же час, ліс є елементом географічного ландшафту, що складається із сукупності деревних, кущових, трав'яних рос-лин, тварин і мікроорганізмів, біологічно взаємопов'язаних і які впливають як один на одного, так і на навколишнє середовище.

Екологічну цінність лісів важко переоцінити. По-перше, ліс є регулятором водного режиму територій. По-друге, ліси є основним регенератором кисню (ліси продукують ~ 6 % кисню атмосфери). Крім того, лісові екосистеми нейтралізують

і переробляють значну кількість забруднюючих речовин, зокрема пил із повітря, оксиди Сульфуру і Нітрогену тощо.

Лісові екосистеми класифікують як за типом рослинності, так і за географічними зонами. Для кожного типу лісу харак-терна своя біопродуктивність, замкненість крони дерев, видо-вий набір тощо.

Під *типом* лісу розуміють ділянки лісу або їх сукупність, що характеризуються загальними лісорослинними умовами, одна-ковим складом деревних порід, кількістю ярусів, аналогічною формою.

Виділяють кілька типів рослинності лісів:

– *північна позатропічна рослинність*, до якої відносять кущі кедру, берези, шпилькові породи, широколистяні рослини (дуби, клени тощо), чагарники. Вони формують шпилькові, змішані й широколисті ліси, рідколісся, субтропічні ліси, пустелі і напівпу-стелі субальпійських чагарників тощо;

– *тропічна рослинність*, до якої належать рослини, що формують вічнозелені тропічні ліси, листопадні тропічні ліси, тропічне рідколісся і савани. Це окремі види сукулентів, паль-мові рослини, окремі представники магнолій і пальмових рос-лин тощо;

– *південна позатропічна рослинність*, до якої належать рос-лини, що формують евкаліптові ліси, вологі підтропічні ліси, мангрові зарості, рідколісся та широколистяні ліси.

В той же час, найбільш часто ліси поділяють за зональними ознаками і виділяють шість типів лісу: шпилькові, мішані, вологі, екваторіальні, тропічні (Індія, Південна Америка тощо) і ліси посушливих областей (Середземномор'я тощо). Найбільшого значення мають перші чотири типи лісів.

Шпилькові ліси холодної зони розташовані в північній пів-кулі і в зоні тайги. Найбільш характерними представниками рослинного світу є ялина європейська і сибірська, сосна зви-чайна, модрина, кедр, ялиця. Шпилькові ліси займають терито-

рію ~13,4 млн. км^2 або 10 % площі суходолу. Вони, в першу чергу тайга, відіграють важливу роль у продукуванні кисню і за цим показником займають друге місце після екваторіальних лісів. Для цих територій характерна кількість опадів, що відповідає 300-1600 мм на рік. Висока замкненість крони виключає ярус-ність, хоча трофічні ланцюги є розвинутими і стійкими.

За рахунок особливості рослинних угруповань цих лісів, вони надзвичайно вразливі до зовнішніх впливів, особливо забруд-нення.

Мішані ліси помірної зони знаходяться в середній широті пів-нічної півкулі і представлені шпильково-широколистяними, широколистяними лісами і лісостепами. Найбільш характерними представниками рослинного світу є дуб, бук, горіх, береза, каштан, липа, клен, сосна, ялиця, туя, тощо. Ці ліси найбільш інтенсивно експлуатуються людиною. Для цих територій помітно зростає кіль-кість опадів (900-1500 мм на рік) і, незважаючи на високу замкне-ність крони, спостерігається ярусність. Тваринний світ мішаних лісів є багатий з великою кількістю трофічних ланцюгів. Це від-носно стійкі до зовнішнього впливу екологічні системи.

Вологі ліси теплого помірного клімату зустрічають в обох пів-кулях в межах субтропічного поясу. Рослинність цих лісів пред-ставлена сосною, буком, ясеном, горіхом, тюльпановим деревом, евкаліптом. Ці ліси є відносно малочисельними.

Екваторіальні дощові ліси ростуть в межах екватора і тро-пічних районів Землі з інтенсивними опадами (1800-2000 мм на рік). В цих районах спостерігається висока температура (~26-28°С) і висока відносна вологість повітря (понад 90 %). Ці умови сприяють ґрунтоутворенню. Рослинний світ представ-лений червоним деревом, кедром, бальсою, ебеновим деревом, лімбом, тощо. Хоча площа цих лісів складає тільки 10 млн. км”,
в них зосереджено до 40 % фітомаси планети. В цих лісах збері-гається до 50 % Світового генофонду рослин і до 75 % Світового генофонду тварин.

Для цих екосистем характерна складна просторова структура, що відображено в багатоярусності. Для цих лісів характерною є, також, висока щільність біомаси на одиницю площі. Ці ліси відіграють надзвичайно важливу роль в продукуванні кисню, але останнім часом інтенсивно експлуатуються для меблевого виробництва. Ці екосистеми є відносно стійкими до зовнішніх впливів.

Тропічні дощові ліси (гілея, сельва) розташовані вздовж екватору на незначній висоті у Центральній та Південній Америці (басейнах Оріноко та Амазонки); у Центральній і Західній Африці (басейни Конго, Нігера, Замбезі), а також на Мадагаскарі;
у Індо- Малайзії (о-ви Суматра, Борнео, Філіппіни, Нова Гвінея, Шрі-Ланка). Їх характерними ознаками є стабільність абіотич-них факторів: а) середньорічна температура становить +25+26°; б) річна сума опадів завжди перевищує 2000, але у горах може сягати 5-7 тис. мм, а їх кількість значно перевищує випарування.

Важливим для розвитку продуцентів є:

• Переважання глинистих і суглинистих ґрунтів, збіднених елементами мінерального харчування (вміст органіки – лише 2-5 %). Домінування ферралітів через велику кількість оксиду заліза, а також високий вміст окислів алюмінію, як наслідок виносу лугів та кремнезему.

• У насиченій дубильними і гуміновими речовинами воді тропічних річок та озер мало мікроорганізмів, а також відсутні карбонати кальцію та магнію. Внаслідок цього, вона – м'яка, майже знесолена і має жовтий або бурштиновий колір.

Крайня бідність ґрунтів у поєднанні з інтенсивним промив-ним режимом видаються несумісними з максимальним різнома-ніттям продуцентів і консументів та ошатністю органічного світу. Цей парадокс обумовленний особливостями кругообіг речовин:

а) значна кількість біогенів зосереджена в живих організмах, а не в ґрунті; б) після їхнього відмирання відбувається швидке розкладання органіки і елементи мінерального живлення мит-

тєво засвоюються рослинами оминаючи ґрунт; в) пряме повер-нення в кругообіг біогенних елементів здійснюється внаслідок мутуалістичних зв'язків між мікроорганізмами та рослинами.

Механізми цього такі:

- тонкі сисні корені пронизують підстилку и швидко вилу-чають елементи живлення із опалого листя та дощової води, а також паралізують активність денітрифікуючих бактерій;
- мікоризи грибів, що пов'язані з кореневими системами, є пастками живлення, які здійснюють повторне виловлювання органічних решток і утримують їх у екосистемі;
- вічнозелене листя з товстою восковою кутикулою сповіль-нює втрати води і елементів живлення деревами а також пере-шкоджає поїданню їх тваринами і паразитами;
- водорості і лишайники фіксують азот і вилучають еле-менти живлення із дощової води віддаючи їх листям;
- товста кора перешкоджає дифузії елементів живлення із флоеми назовні та їх втрату зі стволовим соком.

Екосистеми тропічних лісів характеризуються найбіль-шим видовим різноманіттям (рис. 25). Хоча вони займають менше 10 % поверхні планети, в них зосереджено близько 90 % всіх видів, серед яких понад 3 тис. видів складають дерева.

В південноамериканських лісах зростає ~40 тис, рослин, на о-ві Калімантан (Борнео) ~11 тис., на п-ові Малакка ~17,5 тис. У типовому дощовому лісі добре вирізняється 3 яруси: верхній (50-90 м), середній (20-40 м) та нижній (3-10 м висотою). У багатьох дерев розгалудження гілок з'являється лише на висоті 25-30 м, а гілки спрямовані вгору, що викликано конкуренцією рослин за світло. Якщо гілок немає, то формується велике листя, що спосте-рігається у різних видів пальм (рис. 25, А).

Досить численним деревом у тропічних лісах Західної Африки є вернонія, стволи якої сягають у висоту до 7-9 м. Її листя, бруньки, квіти та гнилувата деревина є улюбленими продук-тами харчування гірської горили. На скелястих галявинах лісу

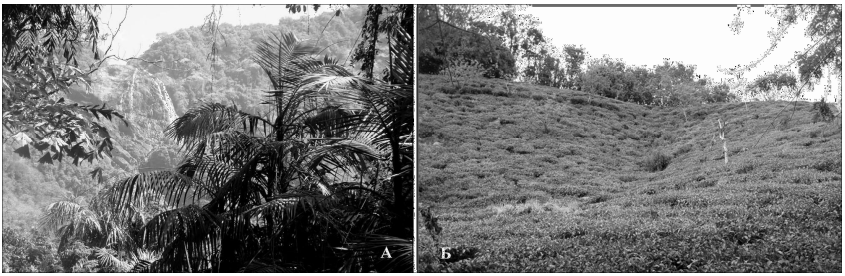


Рис. 25. Тропічний дощовий ліс (*А – Індія, Гоа*); чайна плантація на місці лісу (Б – Сейшельські о-ви)

та камінні поширені велетенські лобелії, на схилах гірського масиву Вірунга –пігеум, дерево висотою до 18 м. Скрізь дуже поширений бамбук, який утворює зарості з висотою окремих рослин біля 30 м, а під шатром лісу – щільний підлісок.

Характерними рисами продуцентів є:

• Дошкоподібні і ходульні корені у високих дерев – через погану аерацію вони проникають у глибину лише на 0,5-1,0 м. Характерно, що у одних і тих видів, в залежності від вологості, таких коренів може і не бути.

• Кауліфлорія – утворення на стовбурах і товстих гілках кві-ток та плодів у більш як 1000 видів (рис. 26, А).

• Слабка транспірація, тому вивільнення від надмірної вологи здійснюється за допомогою гуттації (*gutta*: крапля – італ.).

• В нижньому ярусі спостерігається низька інтенсивність фотосинтезу, яка компенсується низькою інтенсивністю дихання.

• Майже відсутні характерні для помірних широт такі жит-тєві форми, як чагарники – їх замінюють карликові дерева.

• Багато рослин (ліани, молочаї, кактуси, орхідеї, бромелії та інші) є епіфітами, що використовують стовбури та гілки дерев у якості підпори. При цьому вони перетискають їх судини, чим спряють всиханню господарів.

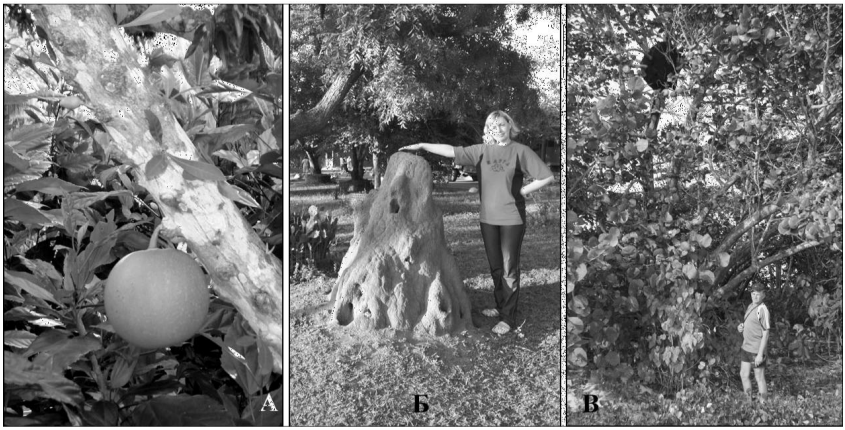


Рис. 26. Екваторіальні ліси: *А – кауліфлорія, Б – наземний термітник (Шрі-Ланка), В –деревний термітник (Куба)*

Біологічний кругообіг в екваторіальному лісі найбільш потужний. Щорічно споживається ~ 2 т/га хімічних елементів, серед яких головними мігрантами є: Si, N, Ca, потім – K, Mg, Sl, Fe. Запаси біомаси в азійських тропічних лісах становлять 400-600, продуктивність – 30-50. а щорічний опад сягає 15-28 т/га. Маса підстилки дорівнює 1,5-5,0 т/га, повне розкладання якої відбува-ється усього за 4 місяці. Головна роль уцьому процесі належить грибам і комахам-фітофагам, серед яких найбільше значення мають терміти (рис. 25, Б, В). У африканських тропічних лісах фітомаса сягає 100-600, її продуктивність – 17-32, а опад, який повністю розкладається за 9-11 місяців, – 10-25 т/рік. У Амазонії, яка вивчена замало, запаси фітомаси сягають 1000 (~70 наземна частина), а опад – до 27,5 т/га.

Уздовж гирла тропічних річок добре розвинені мангрові заро-сті. Особливо велику площу вони мають у Східній Індії у естуарії, утвореного дельтами річок Ганг, Брахмапутра і Меґхна, де ство-рено національний парк Сундарабан.

Серед консументів досить чисельними є дрібні форми, біль-шість з яких мешкає у верхньому ярусі рослинності. Зоомаса у пів-денно – американському лісі невелика ~200-210 кг/га (165 кг – ґрун-това фауна). Скрізь трапляється велике різноманіття комах: в зоні Панамського каналу на 15 км$_2$ ~20 тис. видів (у нас – кілька сотень).
У червоних ґрунтах у 2 рази більше мікроорганізмів, аніж у чорно-земах і у 50 разів, аніж у тундрах. Дуже розповсюджені *прототрофи* (бактерії, гриби), які відіграють значну роль у замикані кругообігу речовин. Деякі зелені рослини можуть бути також сапрофітами – орхідеї. Характерні наземні пиявки. Досить поширеними є *хло-рофітофаги* (гусінь метеликів, жуки, прямокрилі, мурахи (сотні видів розміром до 1 см, для більшості яких основою харчування є терміти). Серед мурах цікаві листорізи, які на силосі вирощують гриби, якими живляться. Багато кліщів, коллембул (ногохвісток), личинок, а також *сапротрофів*, що руйнують лісовий опад (ківсяки, мокриці, таргани, дощові черв'яки). Особливо важливі терміти, у кишковому тракті яких виявлено понад 200 видів джгутикових, що переробляють клітковину (мутуалізм). Найбільше різноманіття термітів (570 видів) зафіксоване у Африці; трапляються гумусоїдні і грибоїдні види (є термітники на деревах).

В тропіках багато жаб (веслоногі), квакш, ігуан, хамелеонів (Мадагаскар Індія, Африка) та деревних змій. Перше місце серед хребетних належить ссавцям, які харчуються плодами, квітами, комахами тощо). У Центральній та Південній Америці звичай-ними є лінивці (ряд Неповнозубі); чіпкохвості мавпи (ревун, коата, капуцин, уакарі) та ігрунки. В Західній Африці поширені мартишки (блакитна та золотава, колобус, гусар, макака, павіан) та гібони. Рідкісними стали людиноподібні мавпи Африки (шим-панзе, горила) та Азії (орангутан), лемури Мадагаскару, а також сумчасті кускуси Нової Гвінеї, які харчуються різними росли-нами. Скрізь поширені білки (африканські, смугасті, сонячні – Африка; сулавеські, малайські, чорновухі – Азія, карликові, пігмеї – Південна Америка). У лісах Старого світу мешкають пло-

доїдні (крилани), а в Новому – листконосі кажани. Скрізь досить численними є різномангітні гризуни.

Серед консументів досить різноманітними є копитні: в Африці – лісовий слон, бабіруса, китичновуха та велика лісова свині, аноа (карликовий буйвол), кафрський буйвол окапі, дукери, бушбок, карликовий бегемот; в Азії – індійський слон, чепрачний тапір, індійський та лісовий буйволи, гаур, гаял, коупрей, в Південній Америці – звичайний тапір, пекарі та інші. Консументи вищих порядків представлені такими хижаками: в азійських лісах – тигр, азійський лев, червоний вовк, малайський ведмідь; у південно-американських – ягуар, ягуарунді; в африканських – леопард.

Тропічні ліси мають виключно багату орнітофауну. Над кро-нами дерев ширяють гірські канюки, білошиї во́рони, на галяви-нах – одноцвітні мухоловки, дронго, бюльбюлі, нектарниці. Серед заростей бамбука звичайними є плодоїдні голуби та горлиці.

У Південній Америці досить поширені колібрі, гарпія т інші.

В тропіках зростає багато цінних дерев: браза, палісандрові, рожеві, пурпурові, ебенові, зеброві, пальми тощо, попит на які обумовив знищення багатьох корінних лісів. За таких умов структура екосистеми дощового лісу, яка обумовлює її функціо-нування, втрачаються. Тому наша стратегія землекористування, яка основана на монокультурі, зовсім не придатна для тропіків. При сільгоспвикористанні землі в тропіках врожаї падають до 0 за кілька років, тому для посівів потрібно розчищати та випалю-вати нові ділянки. Звідси – домінування гевеї, кави, какао, манго, папайї, чаю (рис. 19, Б), прянних рослин і відсутність пшениці, кукурудзи, огірків, картоплі тощо. За помірного клімату після вирубки лісу основні елементи живлення залишаються у ґрунті і за допомогою неорганічних добрив, оранки, врожай однолітніх культур можна відновити протягом 1-3 років. У тропіках вирубка лісу забирає у землі здатність утримувати елементи живлення та підтримувати їхню циркуляцію через високу температури та вилуговування дощами.

ЦІКАВО

У тропічному лісі 58 % загального азоту закладенно в біо-масі, 44 % піднято над ґрунтами. В сосновому європейському лісі ці показники відповідно складають 6 і 3 %. В тропіках приблизно 70 % органічного вуглецю знаходиться в дере-вині і лише ~20 % – у ґрунті, тоді як в європейському хвой-ному лісі у ґрунті ~50 %, а в деревині ~ 40 %.

В Індії були розкорчовані значні масиви лісу, на території яких безперевно вирощували сільгоспкультури, а неорганічні добрива (гній від зебу та буйволів) використовували „на паливо". За стислий термін родючі землі були деградовані. Натомість на Філіппінах, завдяки древнім технологіям, рисові поля обробляються на тому ж самому місці більш ніж 1 тисячу років (рекорд землеробства).

Незважаючи на те, що ліси Амазонки виробляють ~ 50 % O_2 Землі і поглинають ~ 25 % CO_2, зараз скрізь спостеріга-ється руйнування екосистеми вологого лісу. У XX ст. його площа зменшилася у 2 рази. В Бразилії будується 4 шосей-них шляхи і освоєно 200 км смуги вздовж річок. Це також спостерігається у Африці. Активізовалась ерозія, сповзання ґрунту. Антропогенна сукцесія скорочує видове різноманіття.

Широколистяні ліси. Це листопадні ліси помірної зони, які утворені листопадними деревами (бук, дуб, ясен, клен, липа, черешня, тополя та ін.) з широкими листовими пластинками. Поширені на сході Північної Америки, у Європі, Північному Китаї та Японії. Загалом вони трапляються у вологих та помірно вологих районах з незначною континентальністю клімата, рів-номірними опадами упродовж року і відносно високими темпе-ратурами. У Південній півкулі до аналогічних лісів можно відне-сти ліси із південного бука (*Nothofagus*). По мірі зростання запасів тепла та наближення до екватору змінюється продуктивність і структура екосистем. На заході високою залишається вологість внаслідок західного переносу і циклічності полярних фронтів;

на сході панують літні мусони, які 2 рази на рік змінюють напря-мок на протилежний. Тому в таких місцях значно зростає біоген-ний колообіг речовин та формується максимальна для помірної зони біомаса, що спричиняє появу великих широколистяних лісів, які охоплюють значні території на різних континентах.

У Східній Європі, внаслідок складності рельєфу, зона широ-колистяних лісів виглядає, як окремі острови, що чергуються зі степовими ділянками та часто об'єднуються з ними і утворю-ють лісостеп. У Західній Європі вона має вигляд суцільної смуги до 1,3 тис. км (13º) в ширину по широті. Виділяють Західно- і Центральноєвропейські екосистеми широколистяних лісів. Крайніми елементами є кримські та кавказькі гірські ліси, що мають бар'єрно-дощове походження.

Сумарна радіація у межах зони широколистяних лісів становить 80-100 ккал./см$_2$-рік , а радіаційний баланс – 40-50 ккал./см$_2$-рік. Сума активних температур становить 1800-2800 ºС, температура липня – плюс 15-22º, січня – від 0 до мінус 5º. Сніг лежить 50-60 днів. Але є виключення в приатлан-тичних районах: на Британських островах смуга широколистя-них лісів становить 150-200 км. Вздовж узбережжя Північного та Балтійського морів температура зимових місяців сягає +4-7. Сніг лежить 10-40 днів, але стійкого покриву немає. В зоні широ-колистяних лісів випадає 600-1500 мм опадів, які рівномірно розподіляються упродовж року. Випаровуваність становить 400-500 мм на заході та ~800 – на сході. Це спричиняє різний вплив на формування рідкого стоку річок. Загалом у багатьох місцях випаровування вологи перевищує річковий стік. Живлення річок переважно дощове – максимум весною, на заході – зимою.

У гірських річок є другий літній максимум.

У зв'язку з розвитком щільної рослинності, 10 % опадів затри-мується в кронах дерев, при цьому 50-60 % вологи використо-вується лісовими культурами, що дуже зменшує випарову-вання. Так, буковий ліс транспірує 350-400 мм опадів, т. є. майже

повністю використовує опади, що випадають упродовж вегета-тивного періода. В зоні широколистяних лісів, внаслідок висо-кої вологості, багато хімічних елементів вимивається вглиб, що призводить до накопичення на всіх горизонтах глинистих мінералів та гідрооксидів заліза. За таких умов формуються бурі лісові ґрунти, які містять 5-10 % гумусу та мають іржаво-корич-неве забарвлення. Вони зазвичай відзначаються гарною струк-турованістю та мають слабкокислу і навіть нейтральну реакцію (РН = 6,0-6,5). Бурі лісові ґрунти поширені у Західній, Центральній
і Східній Європі, на Кавказі, Далекому Сході РФ, а також у Китаї, Кореї та США. Вони придатні для вирощування табаку, вино-граду, сої, зернових та овочевих культур. У зазначеній зоні також поширені типові сірі, темно-сірі ґрунти, дуже рідко – чорноземи. Скрізь вони піддаються денудації або водній ерозії, яка найбільш потужна у горах.

За біомасою продуцентів, яка складає 300-400 т/га, листяні ліси поступаються лише тропічним та екваторіальним співто-вариствам. При цьому частка зелених асиміляційних частин становить 1 % біомаси, стовбурів та гілок – 74 %, коріння – 25 %. У функціонуванні лісових екосистем у помірній зоні спостеріга-ється період скорочення формування продукції, що пов'язано з сезонними особливостями погоди. Але, якщо тривалість актив-ної вегетації в тайзі зростає до 4-5 місяців, то у широколистяних лісах – до 6-7. Видовий склад продуцентів у Європі бідніший, ніж у Північній Америці чи в Східній Азії. Причиною є молодість ландшафтів, які сформувалися після четвертинного зледеніння. Тут домінують букові, дубові, рідше – грабові та липові ліси. Серед дубів типові: звичайний, пухнастий та скельний; у Південній Європі – пробковий. Окрім інших дерев часто трапляються: ясен, в'яз, берест, клени (польовий, татарський, гостролистий та ін.). У підзоні хвойно-широколистяних лісів значну частину деревос-танів складають: сосна, ялина, модрина та інші хвойні породи. В Північній Америці та Азії є десятки видів кленів і сотні – дубів.

Зокрема в США найбільш поширеними є: кленово-букові, дубо-во-гікореві, дубові, а в минулому (до знищення каштана грибом *Endothia parasitica*) – дубово-каштанові ліси. Серед інших дерев-них порід тут часто трапляються: тюльпанове дерево, лікві-дамбар, липа та інші. В приатлантичних американських лісах (Апалачі) поширені: червоний, білий, північний дуби, чорний горіх, гікорі.

У *широколистяних лісах* 1-2-й яруси складають дерева; 3-й ярус – підлісок, утворений чагарниками; 4-й и 5-й яруси ста-новить трав'яно-чагарниковий покрив. Під шатром найвищих дерев розташований ряд дерев меншої величини – татарський клен, черемха, дикі яблуня та груша, глід тощо. У Східній Європі нижче розвинений багатий підлісок із ліщини, черемхи, берес-клетів (європейський та бородавчастий), жимолості, калини, глодів, крушини та інших чагарників, які місцями утворюють щільні зарості. В дубових насадженнях зазвичай на ґрунті від-сутній моховий покрив, що є наслідком впливу алелопатії та великої кількості опалого листя. Мохи тут розвиваються лише на стовбурах дерев, що вже впали. Трав'яна рослинність широ-колистяного лісу також суттєво відрізняється від хвойного.

В європейських лісах значно менше вічнозелених рослин, а в трав'яному покрові панують мезофітні евтрофні або мезотрофні види – переліска, яглиця, зеленчук, копитняк, медунка, маренка, осока волосиста та ін. *Широколистим лісам* також властиві вес-няні ефемероїди-геофіти: ряст, анемона, зубниця, підсніжник, проліска, зірочки та ін., які встигають швидко пройти цикл роз-витку весною – ще до повної вегетації листяних дерев: від появи листя до стиглості насіння.

Таким чином, фітоценоз широколистяного лісу має склад-нішу будову, ніж тайги, оскільки в ньому чітко вирізняються 3 яруси: високі дерева (дуб, липа, клен), ярус трохи нижчих дерев (яблуня, груша) і ярус чагарників (підліску), тоді, як у хвойному лісі нерідко – лише один: із ялини або сосни.

Тваринний світ широколистяних лісів подібний до тайги, але має свої відмінності. Маса гетеротрофів (зоомаса) менша в сотні разів, ніж фітомаса, але тварини (сойка, білки, бобри, олені, миші, кабан, хом'яки) створюють значний вплив на лісові еко-системи. Ґрунти багаті на комах, тому багато кротів.

Середня продуктивність європейського широколистяного лісу складає 12-14 т/га (в 3-4 рази менша, ніж екваторіального). При цьому не менше 50 % чистої первинної продукції припадає на опад. Натомість дійсний приріст більший ніж в тайзі і стано-вить 4-5 т/га. Через високий вміст сполук кальцію спостерігається досить активний біогенний колообіг елементів. Місцями у верх-ньому горизонті ґрунту з'являються великі запаси гумусу – до 6 %.

Зона широколистяних лісів є найбільш урбанізованою на Землі. Тут мешкає понад 250 млн. людей, із яких – 3/4 складає міське населення. Це спричиняє значне забруднення довкілля та інтен-сивну трансформацію корінних біоценозів. В результаті тривалого антропогенного впливу природна рослинність скрізь погано збе-реглась – з'явилось багато вторинних ялинових та соснових лісів.

В кінці XVIII – на початку XIX ст. у Середній Європі особливого поширення набула „ялиноманія", яка означала заміну букових і інших листяних лісів на шпилькові (рис. 26).

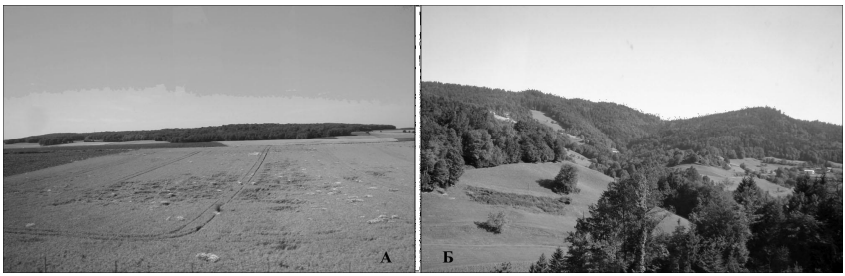


Рис. 26. Залишки широколистяного лісу у Європі:
А – Франція (околиці Сомме); Б – Словенія (околиці Любляни)

Причиною такого явища стало суттєве зростання попиту на лісоматеріали, обумовлене інтенсифікацією будівництва.
В приатлантичному секторі на місці вирубаних лісів сформу-вались зарості вереску та болота, а у Карпатах на місці букових пралісів були створені смерекові та ялицеві насадження.

Зараз 2/3 лісової зони зайнято агросистемами, в яких вирощу-ють кормові трави, картоплю, інші коренеплоди та зернові (30 % площі). В південній частині та в міжгірських западинах вирощу-ють більш теплолюбні культури – табак, кукурудзу, виноград. Скрізь багато луків та пасовищ, площі яких стали різко збільшу-вати за рішенням Австрійського уряду ще з XIX ст.

Для зменшення антропогенного впливу на широколистяні ліси, було створено: в Україні Хотинський, Дермано-Острозький, Деснянсько-Старогутський, в Угорщині – Кишкуншаг, у Польщі – Славська Гора, у ФРН – Грьодіцер Скала, Рабенауер Грун, у РФ – Хоперський, Воронезький та інші національні парки та заповідники.

Отже, роль лісу як компоненту природного середовища, місця існування живих організмів і природного ресурсу є надзвичайно великою і різноманітною.

Екосистеми трав'яних ландшафтів. На долю цих екосистем припадає, також, значна площа суходолу. Вони відіграють важ-ливу роль для навколишнього середовища і представлені, пере-важно, степами (прерії, пампа) і лісостепами (савани).

Степ – це планетарне географічне утворення, на площу якого припадає ~6 % площі суходолу. Степи формуються в помірному та субтропічному поясі з посушливим кліматом (250-450 мм на рік опадів) і непостійним режимом опадів. Для степів харак-терним є ксерофітний тип рослинності з характерними екологіч-ними особливостями.

Ґрунти степів являють собою, переважно, чорноземи та ґрунти каштанового типу. Степи – це безлісові співтовариства багаторічних ксерофітних трав, які представлені, головним

чином, злаковими. Лісові угрупування зустрічаються лише в долинах річок. Біомаса степів є відносно малою 100-370 ц/га.

Поширеними рослинами степів є вузьколисті ксерофітні дсрновидні злаки (ковиль, тощо), екологічними особливостями яких є розгалужена коренева система, яка занурюється на значну глибину в ґрунт (до 1,5 м). Тваринний світ досить багатий, але характерна фрагментація, тобто тварини прив'язані до певних ділянок. Переважна кількість степових тварин – фітотрофи.

Трофічні ланцюги степів складні, з великою кількістю ланок, але вони виникли внаслідок видоспеціалізації. Це зумовлює вразливість цих екосистем до зовнішніх впливів.

Степи зазнають значного антропогенного впливу (до 90 % сте-пів розорані), що призводить до їх деградації. В цих зонах осо-бливого значення мають меліоративні роботи (ідея належить В.В. Докучаєву) для зменшення несприятливих впливів природ-них (пилові бурі, суховії) та антропогенних факторів.

Савани являють собою тропічний біом (лісостеп) з переваж-ною більшістю трав'яних рослин за участю дерев і кущів. Для саван характерна сезонна ритмічність розвитку, що зумовлено сезонністю опадів. Найбільшою поширення савани набули в Африці та Південній Америці.

Для різних типів саван кількість опадів коливається від 500 до 1500 мм/рік, тому розрізняють вологі, сухі та колючі савани. Деревні рослини саван мають характерні екологічні особли-вості, які проявляються в їх пристосуванні до сезонного коли-вання вологості. Для зменшення транспірації під час посушли-вого періоду, дерева скидають листя або вони перетворюються в шпильки. Крім того, крони дерев можуть мати парасольковидну форму (акації, тощо).

Трав'яні рослини саван, особливо злакові, які вкривають до 80 % поверхні саван, не змінюють величину транспірації
в посушливий період, а вигорають. В той же час, кореневі сис-теми і бруньки поновлення трав добре захищені від висихання

і, в період дощів, проходить відновлення трав'яного покриву. Характерним для саван є і такий вид рослин як сукуленти (как-туси, молочаї тощо), які здатні запасати вологу в листках, стеблах та стовбурах рослин і тим самим витримувати значну посуху. Біомаса в саванах коливається в межах 500-1500 ц/га.

Тваринний світ саван дуже багатий і різноманітний, напри-клад, африканські савани за чисельністю і різноманітністю копитних займають перше місце серед всіх екосистем суходолу.

В саванах характерна значна кількість як травоїдних тварин, так і хижаків. На відміну від степів і лісостепів помірної зони, в саванах важливу роль редуцентів відіграють терміти (чисель-ність до 2000 особин на га), таргани і жуки.

Пустелі – це наземні біоми, які характеризуються вкрай несприятливими кліматичними умовами (кількість опадів менше 200 мм/рік) і бідністю рослинного світу. Ці аридні зони займають до 36 % площі суходолу і основним обмежувальним фактором пустель є сухість клімату.

Зона напівпустель і пустель добре представлена головним чином у Північній півкулі, де вона тягнеться між 15 і 50° пн. ш. у вигляді смуги різної ширини. Зона займає понад чверть усієї поверхні суші Землі. Пустелі і напівпустелі, які є екотонами між степами та справжніми пустелями, поступово змінюються різ-ними рослинними співтовариствами.

До найвизначіших з них у Північній півкулі відносяться: північно- і центральноамериканські, середньо- і центрально-азійські, північноафрикансько-аравійські, ірансько-пакистан-сько-індійські, а також високогірні пустелі Тібету. У Південній півкулі це: аргентино-чилійсько-перуанські прибережні пустелі Південної Америки, приатлантичні пустелі Африки, а також напівпустелі Центральної і Південної Австралії.

За температурним режимом пустелі поділяють на:

- жаркі в тропічних і субтропічних широтах;
- внутрішньоконтинентальні в середніх широтах;

• прохолодні прибережні (на західних берегах континентів у тропічних широтах – Наміб, Атакама, приатлантичні райони Сахари, Карру тощо).

За характером ґрунтів та ландшафтів виділяють чотири основні морфологічні типи пустель: піщані (рис. 27, А), кам'яни-сті, глинисті та солончакові. Адаптація рослин до умов пустелі (висока температура з перепадом вдень і вночі, нестача вологи, тощо) проявляться у здатності сукулентів їх кореневої системи проникати на значну глибину в ґрунт (до 10 м) у пошуках вологи. Це такі рослини як верблюжа колючка, саксаул тощо. Як зазна-чалось раніше, для таких рослин характерним є особливий вид фотосинтезу (САМ-метаболізм), що дозволяє їм ефективно вико-ристовувати вологу.

Тваринний світ пустель дуже бідний і всі тварини по-різному адаптовані до дефіциту води, який, у залежності від розташу-вання пустель та їх еколого-географічних характеристик, може виникати у різні пори року:

а) комахи і рептилії мають щільний покрив і виділяють сухі екскректи, утворюючи сечову кислоту та гуанін. За дуже низь-кої вологості повітря багато пустельних тварин переходить до нічної активності, а деякі жуки (чорнотілки) здатні утворювати метаболічну воду;

б) слабо адаптовані до браку води ссавці (тушканчики, кенгу-рові пацюки, лучні собачки, ховрахи) виділяють висококонцен-тровану сечу, а деякі з них (жовтий ховрах) вдаються до літньої сплячки. Досить відомою є стійкість верблюдів до гідратації і впливу високої температури, що пов'язано зі здатністю утворю-вати з накопиченого жиру метаболічну воду. Крупні пустельні ссавці (антилопи вилоріг, орикс, аддакс) під час екстремальних ситуацій вдаються до міграцій і ніколи не утворюють великих стад (рис. 27, Б);

в) деякі пустельні птахи (жайворонки, кам'янки, дрофи, стра-уси, джек) мають здатність пити солонувату воду, а деякі (рябки,

саджа) – щоденно літати за нею на велику відстань (30-60 км і більше).

На Землі понад 600 млн. людей мешкає на територіях з дефіцитом вологи. Тому завжди життя людей в пустелях було пов'язане з можливістю ведення с/г в оазах. Це добре видно на прикладі Сахари. У древні віки тут вирощували дикий рис, просо, сорго, пшеницю. Дуже поширеними були: цибуля, арахіс і різні боби. Завжди особливо цінувались пальми, як джерело деревини для будівництва, харчування, енергії.

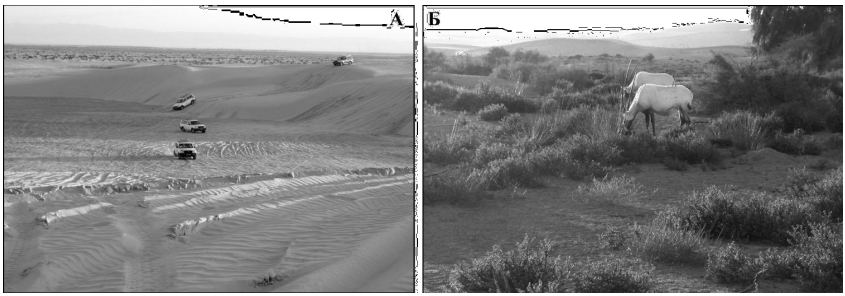


Рис. 27. Пустельні екосистеми:
А – *бархани Сахари (Туніс), Б – аравійські орикси в оазі пустелі Руб-ель-Халі (Дубай)*

У 19 ст. тут вже вирощували: табак, ячмінь, часник, корі-андр, горох, моркву, томати, редиску, баклажани, буряк, перець, огірки, капусту, баштанні культури, конюшину, люцерну, бавовну, індиго тощо. Окрім фінікової пальми, із деревних порід в пустельних районах поширені інжир, лимон, апельсин, вино-град, айва, персик, мигдаль, яблука та абрикос. До цього часу асортимент культур суттєво не змінився, але взимку вирощують європейсько-азіатські, а влітку – африканські (ююба, лобія, кавун-колоцинт та ін.). В пустелях, за умов зрошення, вода перестає бути лімітуючим чинником, але зростає дорожнеча будівництва

меліоративних систем. Оскільки багато води витрачається на розсолення ґрунтів, це призводить до значного зростання собівартості продукції. По мірі старіння зрошувальних систем, збільшуються витрати на їх утримування та на боротьбу з негатив-ними наслідками. Виникають проблеми відтворення старих та будівництва нових меліоративних систем, що породжує „спіраль інфляції". Хоча зростання інтенсивності використання підзем-них і наземних джерел води призвело до краху древніх цивілі-зацій (Месопотамія, Єгипет, Урарту), зараз, завдяки розвіданих запасів нафти і газу, ситуація змінилась на краще.

ЦІКАВО

У 1968-1977 рр. на південній околиці Сахари, в Судансько-Сахельській частині Африки мала місце страшна посуха, за якої: а) не відбувалось вегетації ефемерів; б) не цвіли багато-річні рослини і мали мало листя; г) мігрувало багато диких тварин.

Внаслідок цього від голоду та хвороб тут загинуло біля 250 тис. людей, а 2 млн. кочівників втратили худобу.

В 1968 році межа Сахари просунулась на південь на 575 км, а за 1972-1978 рр. – ще на 550 км, що обуло розцінено як інтенсифікація опустелювання. Після зростання вологості – все відновилося, але посування Сахари на південь може початися знову. Спочатку його провокує посуха, а потім підтримують інші механізми, серед яких: вирубка чагарників, під якими виживають за спеки інші види, деградація пасовищ під впливом свійських тварин, чисельність яких збільшують у вологі роки, що підриває відтворювальні здатності екосистеми тощо. Для Сахари характерний кліматичний „Ефект Чарні": при знищенні рослинності внаслідок перевипасу або вирубання дерев „на дрова", зростає „альбедо" регіону. В результаті температура над поверхнею знижується, тиск зростає, що скорочує вірогідність опадів. Є й інші причини: течія р. Нігер стала дуже нерівномірною через зменшення площі лісів у басейні водозбирання.

15.2. Загальна характеристика водних екосистем

За Ю. Одумом, водні екосистеми поділяють за особливостями водного середовища на дві великі групи: прісноводні та морські. Екосистеми кожної групи мають свої особливості.

Прісноводні екосистеми. Такі екосистеми займають порів-няно малу частину земної поверхні, але їх значення для людини і довкілля надзвичайно велике. Прісноводні екосистеми поділя-ють на три групи: проточні водойми (річки, канали, потічки), стоячі водойми (озера, ставки, водосховища) та болота (клімак-сові співтовариства).

Річки є основним джерелом прісної води і вони зазнають най-більшого антропогенного впливу. Характерною особливістю тро-фічних ланцюгів річок є їх короткість (1-4 ланки) і невелика кіль-кість продуцентів. В таких екосистемах рослинний і тваринний світи залежать від кількості поживних речовин, розчиненого у воді кисню і швидкості течії. Для річок характерний значний виніс речовин з екосистем і незначна замкненість кругообігу речовин.

В річках виділяють *перекати* – ділянки з швидкою течією, причому дно річки немає намулу або уламкового матеріалу, та плеси – глибоководні ділянки з повільною течією, як правило, з м'яким субстратом (намулом, піском).

На перекатах живуть організми, які або закріплюються на суб-страт, або є добрими плавцями. На перекатах практично відсутні редуценти, що живуть переважно в намулі або біоплівці і тому такі ділянки надзвичайно вразливі до забруднення, незважаючи на виніс речовини. Це характерно для малих гірських річок. На плесах виникають сприятливі умови для життя рийних і плава-ючих тварин, а також водних рослин з розвинутою кореневою системою. На великих плесах створюються сприятливі умови для розвитку планктону і для таких ділянок характерно замулю-вання дна.

Озера – це також важливі прісноводні джерела, але в порівнянні з річками, для них характерним є більш різноманітніше життя. В озерах представлені всі види живих організмів: продуценти – консументи – редуценти. Для озер кругообіг речовин є практично замкненим, але вони є також вразливими до забруднення.

В прісноводних озерах виділяють три основні частини, які можуть бути розглянуті як окремі екосистеми:

– прибережна частина – *літораль*;
– глибоководна частина – *профундаль*;
– основна товща води – *пелагіаль*.

Рослинний і тваринний світ озер визначається наявністю у воді поживних речовин, а трофічні ланцюги є також відносно короткими. Для озер характерним є те, що основна частина організмів розташовується в верхніх освітлених шарах води, а мінеральні речовини знаходяться в придонних шарах. Верхні і нижні прошарки води розділені так званим термоклином, який перешкоджає вертикальному водообміну і викликає дефіцит мінеральних речовин в приповерхневих шарах води.

Літораль є найбільш заселеною живими організмами і прибе-режні зони озер є основними трофічними областями. Організми літоралі представлені багатьма видами – від планктону до бентосу. На цих ділянках є достатня кількість і світла, і мінеральних речо-вин. На цих ділянках широко представлені окремими рослинними угрупуваннями, комахи та значною кількістю видів риби, в тому числі і хижих видів. Пелагіаль заселена різноманітними видами рослин, тварин та комах з характерними пристосувальними меха-нізмами, що дозволяє їм втримуватись біля поверхні води.

Болота лише умовно можна віднести до водних екосистем. Болотні екосистеми є азональними і вони формуються в зонах сильного переводження ґрунту. При цьому, детритний трофіч-ний ланцюг вкорочується та не завершується утворення гумусу. Рештки рослин (рослинний опад) накопичується в напіврозкла-деному стані та утворює торф.

Болотні екосистеми представлені, переважно, рослинами та мікроорганізмуми, а тваринні організми практично відсутні, за виключенням птахів. При високій вологості болотних ґрунтів, рослини практично не отримують з них вологи, що зумовлено низькою температурою торфової маси та насиченістю води гуміно-вими кислотами. Біомаса болiт коливається в межах 90-1770 ц/га.

В їх межах у вигляді торфу накопичуються значні запаси Карбону.

Морські екосистеми класифікують, за Ю. Одумом, в залежності від умов водного середовища. Екосистеми Світового океану займають значну площу поверхні Землі (~360 млн. км або 71 %)) і містять значні об'єми води (1,37 млрд. км або 94 % гідросфери). Життєві кордони, які б перешкоджали розселенню організмів в Світовому океані відсутні.

У водах Світового океану розчинено до 48х10 тонн солей, що створює сприятливі умови для створення та життя різних форм живих організмів. Це понад 160000 видів тваринних організмів та ~10000 видів рослин. Серед представників тваринного світу домінують молюски – до 80000 видів, ракоподібні – до 20000 видів, риби – до 16000 видів, простіші – до 15000 видів, тощо. Серед рослин океану домінують водорості, зокрема діатомові – до 5000 видів, чер-воні – до 2500 видів, синьо-зелені – до 2000 видів, тощо. Абіотичні фактори водного середовища (світловий режим, температура, солоність, густина води тощо) дозволяють поділити водну товщу океану на кілька зон, які відрізняються умовами існування живих організмів. Це, насамперед, верхня освітлена (евфотична) зона до глибини 200 м, та нижня темна (афотична) зона на глибині понад 200 м. Для всіх зон характерні свої особливості, а представники морської флори і фауни мають власні адаптаційні механізми до умов середовища. Найбільше біорізноманіття характерне для евфотичних зон, особливо в межах теплих районів.

Розселення організмів у морських екосистемах має певні закономірності. Так, шельф (глибиною до 200 м) займає лише 7-8 % площі цих водойм, проте тут живуть до 80 % усіх морських орга-

нізмів. Материковий схил (глибина 200-2000 м) займає 8,1 % абі-саль – 82,2 %, глибоководні жолоби – 2,1 %. В межах цих ділянок густота життя є значно меншою, а організми мають власні меха-нізми адаптації. Морським екосистемам притаманна висока продуктивність і вони відіграють важливу роль для стабілізації умов на Землі зокрема є регулятором клімату, хімічного складу атмосфери, тощо.

Живі організми, що населяють океан, поділяють на три основні екологічні групи: планктон, нектон і бентос.

Планктон – це сукупність пасивно плаваючих і переносних морськими течіями в шарі води рослин (фітопланктон), тва-рин (зоопланктон) та бактерій (бактеріопланктон), які прак-тично нездатні самостійно пересуватись на значні відстані. Ці групи організмів є першою ланкою трофічних ланцюгів океану, зокрема фітопланктон – основний первинний продукт органіч-ної речовини в морських водоймах, за рахунок якого існують гетеротрофні організми. Саме з фітопланктоном пов'язані такі явища, як „цвітіння вод" та „червоні приливи".

Нектон – це група активно плаваючих морських організмів, що можуть пересуватись на значні відстані (різноманітні риби, китоподібні, тюлені, морські змії та черепахи, кальмари, восьми-ноги, тощо). Чисельність окремих видів організмів є значною і вони мають промислове значення.

Бентос – це організми, які населяють морське дно. При цьому вони можуть бути прикріпленими, сидячими (корали, губки, водорості, тощо), риючими (кільчасті черви, молюски, тощо), повзаючими (ракоподібні, голкошкірі, тощо) або вільно плаваю-чими біля дна (черевоногі молюски, скати, тощо).

Виділяють і інші співтовариства морських організмів, проте за рахунок планктону, нектону та бентосу здійснюється круго-обіг життя в Світовому океані. Сонячна енергія, яка поглина-ється рослинами, передається від них тваринам і мікроорганіз-мам у вигляді потенційної енергії за основними трофічними

ланцюгами. Гетеротрофні організми обмінюються з росли-нами вуглекислим газом і мінеральними поживними речови-нами.

ЦІКАВО

Розглядаючи афотичну зону Світового океану, можна виявити ряд закономірностей. Наприклад, розглянемо екосистему глибоководних рифтових зон. Ця унікальна екосистема від-крита лише в 1977 році в рифтовій зоні підводного хребта Тихого океану, на північний схід від Галапагоських остро-вів, на глибині 2600 м. На цій глибині є суцільна темрява, що унеможливлює фотосинтез, наявне сірководневе забруд-нення і значні викиди отруйних металів через гідротер-мальні джерела. Живі організми представлені гігантськими трубчастими червами (погонофорами), двохстулковими молюсками великих розмірів, креветками, крабами і дея-кими видами риб. Висока густина життя вражає (10-15 кг/м^3 біомаси), а роль зелених рослин відіграють сірчисті бактерії, в яких реалізується хемосинтез. Такі екосистеми були знай-дені і в інших ділянках Світового океану.

До 75 % організмів глибоководних рифтових зон живуть у симбіозі з хемоавтотрофними бактеріями, що дозволяє їм виживати. Сірчисті бактерії складають першу ланку харчового ланцюга даної екосистеми, далі йдуть погонофори, всередині яких живуть бактерії, що здатні переробляти сульфід – гідрогени і таких чином забезпечувати погонофорів поживними речовинами. Двохстулкові молюски також живуть у симбіозі з сірко-бактеріями, що поселяються в молюсках, вилучають із води діоксид Карбону і кисень, які необхідні для окислення сульфід – гідрогену. При цьому утворюються поживні речовини. Живі організми глибоководних зон мають ряд морфологічних відмін-ностей, зокрема, у них атрофований зір, у риб відсутній повітряний міхур, розвинуто свічення органів, тощо. В океані відомо більше 800 видів організмів, які світяться – близько 200 видів молюсків, 300 видів риб, 150 видів ракоподібних тощо.

15.3. Біологічні ресурси планети, шляхи їх збереження

Ресурси – це матеріали, потоки речовини, енергії та інфор-мації, які утворюють вхідні ланки природних та господарських циклів. Вони є їх необхідними компонентами, а відтак носіями функції корисності. Ресурси мають кількісну характеристику, яку можна визначити (маса, обсяг, щільність, концентрація, інтенсивність, потужність, вартість). При змінах у часі ресурси підпорядковуються фундаментальним законам збереження речовини та енергії.

З екологічної точки зору ресурси класифікують на:

✓ *ресурси біосфери*, які є відновлюваними і, як правило, вичерпними ресурсами речовини, енергії, інформації і знахо-дяться під контролем живих організмів;

✓ *ресурси техносфери*, до яких входить частина відновлюва-них ресурсів біосфери, що знаходяться під контролем людини (використання цих ресурсів призводить до вилучення їх з біо-тичного кругообігу) та вичерпні невідновлювані ресурси, що видобуваються в основному з надр і які знаходяться поза контро-лем біоти біосфери.

Біологічними ресурсами називають сукупність живих орга-нізмів планети, що забезпечують існування біосфери. Діяльність живих організмів забезпечує найважливіші процеси, що проті-кають у природі (фотосинтез, дихання, біогеохімічні кругообіги тощо) і з якими тісно пов'язане формування всіх інших природ-них ресурсів: сировинних, кліматичних, водних, земельних, рек-реаційних. Біологічні ресурси можна розглядати як сукупність живих організмів усіх чотирьох царств природи: рослин, тва-рин, грибів та мікроорганізмів. Експлуатація біоресурсів планети включає такі основні види діяльності людини як сільське госпо-дарство, лісівництво, збирання продукції лісів, промисел звірів, птахів, риби і морепродуктів. Така діяльність часто призводить до порушення та знищення природних біоценозів, зменшує біо-

логічне різноманіття. Згідно з оцінкою Лісового департаменту ФАО ООН на початок XX ст. ліси світу займали близько 40 млн. км^2 (на період виникнення землеробства – 62 млн. км^2) поверхні суші. Процес вирубування лісів продовжується і надалі. Особливо інтенсивно зменшується площа тропічних лісів. На жаль, зараз в Україні щорічно вирубується більше лісів, ніж висаджується.

Територія України, розташована на перехресті багатьох природних зон і шляхів міграції представників рослинного і тваринного світу. Займаючи менше 6 % площі Європи, в Україні зосереджено приблизно 35 % європейських видів живих організмів. На порів-няно невеликій території утворились чотири природні зони: широколистянолісова, лісостепова, степова і присередземноморська.

Значна частина території України розташована в басейні Дніпра і сформована різноманітними ландшафтами Багатство ландшафтного і біологічного різноманіття в Україні збільшу-ється у такій послідовності: луки, болота, плавні, степи та ліси. Зважаючи на значну загальну площу земель сільськогоспо-дарського призначення (близько 70 %), значна частина біорізно-маніття залишається асоційованою із антропогенно- зміненими екосистемами. У деякій мірі ситуація змінюється на краще прак-тично через постійне збільшення заповідників та буферних зон – за останні 20 років сумарна площа природно-заповідного фонду збільшилась майже на 20 % (з 3 % до 4,6 % від площі загальної території України). В Україні проживають представники більш ніж 70 тис. таксонів. До української *Червоної книги* (Додаток Б) занесено 511 видів рослин і 382 види тварин. На території України поширено понад 3500 асоціацій рослинних угруповань. За даними *Зеленої книги України* (Додаток В), до складу рідкісних

і таких, яким загрожує небезпека зникнення, віднесено 126 рослинних угруповань[42].

[42] Національна доповідь про гармонізацію життєдіяльності суспільства у навколишньому природному середовищі // Спеціальне видання до 5-ї Всеєвропейської конференції міністрів навколишнього середовища "Довкілля для Європи". – Київ, 2003.

У порівнянні із деякими країнами-сусідами основне таксоно-мічне ядро біорізноманіття України має ряд переваг, що накладає певну відповідальність у питанні забезпечення збереження біо-різноманіття у панєвропейському контексті. Так у розвинених країнах Західної Європи, де залишилися лише вторинні ліси, від-бувається деградація та ураження лісів через техногенне забруд-нення повітря і ґрунтів, хоча загальна площа не змінюється (ура-жені ліси займають близько 1,2 млн. км$_2$, або 38 % урбанізованої території).

Сумарне споживання деревини у світі в наші дні складає приблизно 3 млрд. м$_3$/р. Це рівнозначно видаленню 4,5 млрд. т сухої речовини рослинної маси, або 7 % річної біологічної продукції усіх лісів. Більша половина біологічної продукції видобувається з тропічних лісів Азії, Африки та Латинської Америки, де майже 80 % деревини використовують як паливо. У країнах, що розвиваються, щорічно “переходить у дим” при-близно 12 млн. га лісу. Вологі тропічні ліси займають до 7 % поверхні суші, і в них знаходиться до 2/3 усіх видів тварин і рослин (табл. 10).

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

В лісах планети щорічно в процесі фотосинтезу нагромаджується велика кількість деревних та інших органічних продуктів – смол, кислот, цукрів, вітамінів, фітонцидів (сумарна кількість всієї органічної біомаси складає близько 100 млрд. тонн), значна частина яких бере участь у біологічному та біоенергетичному колообізі речовин та енергії, а частина використовується людством для потреб господарства (із лісової сировини виробляється понад 20 тис. найменувань різної продукції). В той же час вони є гігантською біологічною фабрикою, в якій продукується кисень, що дозволяє існувати людству і всьому живому на планеті.

біосферології Таблиця 10

Площа лісів планети

Формації	Площа лісів		Запас деревини	
	млн. га	% від загальної площі лісів	млрд. м^3	% від загальної площі лісів
Тропічні вологі (дощові) ліси:				
Низинний пояс	418	17,1	94,5	27,0
Гірський пояс	45	1,8	8,4	2,4
Вологі тропічні ліси	260	10,7	33,6	9,6
Сухі тропічні ліси	510	20,9	32,9	9,4
Разом лісів тропічних зон	1233	50,5	169,4	48,4
Ліси помірного поясу, лаврові ліси	20	0,9	7,7	2,2
Ліси твердолистяних порід	170	7,0	0,875	4,1
Вічно зелені ліси і гірські хвойні ліси	395	16,2	102,2	29,2
Північні хвойні ліси	620	25,4	21,35	16,1
Разом лісів помірного поясу	1205	49,5	180,6	51,6
Всього	2438	100	350	100

За 10 тисячоліть цивілізації людство значною мірою перетво-рило усі простори нелісових рівнинних екосистем – 30–50 млн. км^2 степів, лісостепів, саван, прерій. Заміна природних фітоце-нозів агроценозами призвела до радикальної зміни наземних екосистем. Замість стійких угруповань десятків видів рослин виникли штучні монокультури, які не здатні до самопідтримки і саморегуляції.

За оцінками ФАО, глобальне скорочення лісів у 18 разів перевищує їх відновлення. Зазначені тенденції є дуже серйозною екологічною загрозою для людства через те, що:

– *по-перше*, зменшується біомаса і продукційний потен-ціал біосфери, а відповідно, і глобальний ресурс фотосинтезу.

Згаданий процес зменшення призводить до послаблення газової функції біосфери та її здатності регулювати асиміляцію сонячної енергії і склад атмосфери;

– *по-друге*, зменшується внесок транспірації у кругообігу води на суші, що призводить до зміни режимів опадів і стоку, а також може прискорювати юридизацію (спустелювання) вели-ких територій. У зоні тропічних лісів кругообіг води повністю зарегульовано рослинністю, тому її знищення в умовах інтенсив-ної сонячної радіації приводить до кліматичних змін. Вирубка лісів у гірських районах і на вододілі приводить до інтенсифіка-ції паводків, селей і посух на цих територіях;

– *по-третє*, скорочення лісів призводить до зникнення біо-топів багатьох видів і зменшення ландшафтного і біологічного різноманіття (бо ліси є джерелом і екологічним резервуаром більшості біоценозів Землі).

Господарське використання наземної фауни незначне (у порівнянні з продукцією тваринництва) і має суттєве зна-чення лише для малої частини населення. При цьому, людина продовжує зменшувати розміри природних популяцій багатьох звірів та птахів.

Значне господарське значення мають водні біоресурси. На сьогодні у світі виловлюють щорічно 100 млн. т риби та 10 млн. т інших морепродуктів. За даними ФАО, в процесі вилову риби завдаються збитки 70 % світових експлуатаційних запасів про-мислових риб. Водним біоресурсам збитки наносяться не лише промислом, але й техногенним порушенням нерестилищ, шля-хів міграції, забрудненням акваторій та іншими впливами тех-ногенезу на біосферу.

За останні 40 років через повне винищення або різку зміну чисельності популяції було заборонено промисел 18 видів цінних риб. За всю історію полювання на тварин людиною остаточно зни-щені десятки видів великих ссавців і птахів (мамонт, печерний ведмідь, носоріг Мерка, ірландський олень, тур, Стелерова корова,

дронт, птах моа тощо). Сьогодні під загрозою знищення перебуває до 10 тис. видів, в основному вищих рослин, ссавців, комах.

Рослинні ресурси. Під власне рослинними ресурсами розумі-ють частину природних ресурсів, представлену рослинами, які використовуються або можуть бути використані людиною для прямого чи непрямого споживання, створення матеріальних багатств, поліпшення умов життя. Природні рослинні ресурси за своєю екологічною, господарською, науковою, оздоровчою, рекре-аційною цінністю та іншими ознаками поділяються на природні рослинні ресурси загальнодержавного та місцевого значення.

До рослинних ресурсів загальнодержавного значення належать:

а) об'єкти рослинного світу у межах: внутрішніх морських вод і територіального моря, континентального шельфу та виключної (морської) економічної зони України; поверхневих вод (озер, водо-сховищ, річок, каналів), що розташовані і використовуються на території більш ніж однієї області, а також їх приток усіх поряд-ків; природних та біосферних заповідників, національних при-родних парків, а також заказників, пам'яток природи, ботанічних садів, дендрологічних парків, зоологічних парків, парків-пам'яток садово-паркового мистецтва загальнодержавного значення;

б) лісові ресурси державного значення;

в) рідкісні і такі, що перебувають під загрозою зникнення, судинні рослини, мохоподібні, водорості, лишайники, а також гриби, види яких занесені до Червоної книги України;

г) рідкісні і такі, що перебувають під загрозою зникнення, та типові природні рослинні угрупування, занесені до Зеленої книги України.

До *рослинних ресурсів* місцевого значення відносяться дико-рослі та інші несільськогосподарського призначення судинні рослини, мохоподібні, водорості, лишайники, а також гриби, не віднесені до природних рослинних ресурсів загальнодержавного значення. Використання природних рослинних ресурсів може

здійснюватися з метою: природоохоронною; рекреаційною; оздоровчою; культурно- освітньою; виховною; науково-дослідною та господарською, яка включає:

а) забезпечення потреб населення та виробництва у техніч-ній, лікарській, пряно-ароматичній, харчовій сировині з дико-рослих рослин;

б) випасання худоби, забезпечення інших потреб тваринни-цтва;

в) потреби бджільництва;

г) потреби мисливського та рибного господарства. ***Рослинні ресурси України*** представлені вищими рослинами, мохами, лишайниками та водоростями, які використовуються для матеріальних і культурних потреб суспільства. В Україні налічується понад 25 тис. видів рослин, з яких вищих судинних рослин – 4,5 тис. видів, мохоподібних – близько 800 видів, лишай-ників – понад 1 тис., грибів – понад 15 тис. видів, водоростей – близько 4 тис. видів.

Трав'янисті рослинні ресурси України представлені як сте-повою, так і болотною рослинністю (0,6 млн. га), плавнів (0,96), прісноводних (1,50) і морських (0,80) акваторій, солонців і соло-нчаків (0,58). Щорічно вони виробляють 21 878 тис. т органічної речовини.

Трав'янисті рослинні ресурси відзначаються багатством видів, які є цінними кормовими (46 % загального числа видів), лікарськими (23 види), технічними (12), декоративними (72), харчовими (13), медоносними та пергоносними (76), кормовими (26) рослинами. Сучасна рослинність України значною мірою видозмінена під впливом господарської діяльності людини: при-родна рослинність збереглася лише на 19 млн. га, що становить близько 32 % загальної площі держави. Під прямим або опосе-редкованим антропогенним впливом цілу низку поширених колись в Україні рослин переведено до розряду зникаючих, а 429 видів судинних рослин занесено до Червоної книги України.

Тваринний світ є невід'ємною складовою біологічних ресур-сів. Під тваринним світом розуміють сукупність всіх особин тва-рин різних видів, які постійно або тимчасово мешкають у межах будь- якої території чи акваторії. На відміну від поняття „фауна" він характеризується не лише видовим складом, а й чисельні-стю. В свою чергу, *ресурси тваринного світу* визначаються як ті, що безпосередньо використовуються в мисливстві, рибному та інших видах господарства.

Об'єктами тваринного світу є: хордові, в тому числі хребетні (ссавці, птахи, плазуни, земноводні, риби та інші) і безхребетні (членистоногі, молюски, голкошкірі та інші) тварини в усьому їх видовому і популяційному різноманітті та на всіх стадіях роз-витку (ембріони, яйця, лялечки тощо), що перебувають у стані природної волі; частини диких тварин (роги, шкіра тощо); про-дукти життєдіяльності диких тварин (мед, віск тощо); залишки викопних тварин; нори, хатки, лігва, мурашники, боброві загати та інше житло і споруди тварин.

„Розміри" тваринного світу, тобто його біомаса (загальна маса всіх тварин, що населяють Землю) складає два відсотки від загальної біомаси нашої планети, що становить приблизно 4,84 × 10 10 т. Академік В.І. Вернадський вказував, що органічний світ Землі являє собою потужну геохімічну силу, яка в кінцевому рахунку визначає історію розвитку планети. Головна особли-вість тваринного світу біосфери Землі полягає в його різнома-нітті – організованій різнорідності (близько 2 млн. видів).

Ресурси тваринного світу України. Загалом в Україні налічується понад 44 тис. видів тварин, у тому числі близько 700 видів хребетних (серед останніх 103 види ссавців, 367 видів птахів, понад 270 видів риб, майже 40 видів плазунів земновод-них) та понад 27 тис. видів безхребетних (серед них домінують комахи – понад 20 тис. видів).

Серед країн Європи за біорізноманіттям Україна поступа-ється лише Франції, і це покладає на неї високу відповідальність

за його збереження. Водночас фауна є природним капіталом країни, а отже рівень її збереження визначатиме в майбутньому долю держави.

На перший погляд, нас оточує чимало представників дикої фауни, однак без дбайливого ставлення до них з боку людини, без здійснення комплексу природоохоронних заходів деякі представ-ники тваринного світу можуть назавжди зникнути з нашої пла-нети. Адже тільки за останні століття в Україні повністю зникли тарпан (дикий кінь), тур, український степовий сайгак. У багатьох місцевостях майже повністю були винищені лось, олень, свиня дика, бобер та деякі інші тварини. За останні роки значно змен-шилась чисельність глушця, тетерука, чорних лелек, великої і малої чепури. На грані зникнення були хохуля, дрохва та хохітва.

Найбільше уваги приділяється нині вивченню, охороні та раціональному використанню хребетних тварин, які представ-лені у фауні України більш ніж 200 видами риб, 18 видами зем-новодних, 20 видами плазунів, близько 400 видами птахів та 101 видом ссавців.

§16. ЕКОЛОГІЧНА ДІАГНОСТИКА СТАНУ ДОВКІЛЛЯ

16.1. Основи екологічних досліджень

Будь-яке екологічне дослідження починається зі спостере-жень, відмітною рисою яких є невтручання спостерігача в про-цеси, що відбуваються. Такі спостереження можуть здійснюва-тися, так би мовити, неозброєним оком, що було характерно для екології першої половини XX століття. В останні десятиріччя екологічні спостереження ведуться із застосуванням різнома-нітних приладів та технічних засобів. Це вже начебто і не спо-

стереження в звичайному значенні цього слова, а отримання інформації про стан об'єктів. У сучасній екології спостереження за допомогою приладів – один з основних методів дослідження. Шлях до нього був досить довгим.

Він ішов від мальовничих описів картин природи, чудові взірці яких зустрічаються в працях А. Гумбольдта, А. Уоллеса, Ч. Дарвіна в першій половині XIX століття, до сучасних комп'ю-терних баз даних видового складу, параметрів середовища тих чи інших екосистем. Для вивчення властивостей природного середовища – повітря, води та ґрунту застосовуються досить різноманітні прилади та устаткування, до обслуговування яких доводиться залучати спеціально підготовлені інженерні кадри. Специфічні також і методи вивчення живих організмів. Для їх реалізації необхідні спеціалісти – біологи.

Особливістю сучасних екологічних спостережень за допо-могою приладів є їхня комплексність та довгостроковість, коли на одній і тій же ділянці екосистеми ведуться протягом досить великого відрізку часу спостереження за живими організмами та абіотичними факторами середовища. Для реалізації комплек-сних спостережень засновуються спеціальні стаціонари, що роз-міщуються в типових та особливо характерних біотопах так, щоб вона давала найбільш характерну інформацію про екосистему. Окрім комплексних спостережень на стаціонарах може прово-дитися глобальний моніторинг екосистем і біосфери в цілому.

Як міждисциплінарна наука екологія широко застосовує ***експериментальні методи досліджень***. Їх суть полягає в тому. що до екосистеми свідомо вноситься звичайно якась одна зміна,
і через деякий час зіставляються результати спостережень на контрольній (яка є обов'язковою) та експериментальній ділян-ках екосистеми. Але такі класичні однофакторні експерименти в екології мало реальні. Тут більше придатні багатофакторні експерименти, коли змінюються значення одразу багатьох фак-торів, а стан екосистеми в кінці експерименту оцінюється за

багатьма її параметрами. Екологія широко використовує резуль-тати стихійних експериментів, які „ставить" сама природа або ж вони є наслідками виробничої діяльності людини. Так, відоме виверження вулкану Кракатау, що відбулося наприкінці XIX сто-ліття, знищило все живе на ряді островів Південно-Східної Азії. Ці острови були використані для вивчення сукцесій в ході при-родного заростання та заселення вулканічних порід.

Чимало корисної інформації додає вивчення масових виру-бок лісу, створення великих водосховищ і т. ін. У результаті спостережень та експериментів у розпорядженні еколога накопичується сукупність наукових фактів. Але за науковий факт не можна брати результати будь- якого спостереження. Важливим критерієм достовірності результатів спостережень та експериментів є їхня відтворюваність. Вона досягається, як правило, багаторазовими повтореннями спостережень та експериментів. Результати таких повторюваних спостере-жень або обліків у сукупності складають так звану вибірку. Відповідна статистична обробка даних дослідження дозволяє оцінити рівень статистичної достовірності результатів та вва-жати їх науковим фактом.

Певним джерелом фактів для еколога є літературні дані та службова інформація. Використання літературних даних ціл-ком допустиме з урахуванням репутації автора та з посиланням на нього. Складніше буває з використанням службової інфор-мації. Вона нерідко „захищена", тому на ознайомлення з нею слід отримати дозвіл. З іншого боку, всім відомі випадки, коли службова інформація (особливо щодо якості природного сере-довища) упереджено викривлялася. Населення м. Києва після Чорнобильської аварії не отримувало в потрібний час достовір-них відомостей про забруднення радіоактивними речовинами атмосфери та водойм у місті та передмісті. Повністю була викри-влена та прихована від населення південного Уралу інформація про викиди радіоактивних речовин на початку 50-х років.

У зв'язку зі складністю екологічних систем щодо їх вивчення часто використовують моделювання. Як модель може виступати матеріальна копія об'єкта екології, звичайно, до певної міри спрощена. Наприклад, акваріум можна розглядати як модель ставка. На таких моделях отримують немало корисної інформації, але в цілому їх значення в екології порівняно обмежене. Реальні еко-системи – це багатовидові, комплексні об'єкти, в той час, як їхні моделі мають багато спрощень і часто виявляються досить доро-гими. Отримання за допомогою матеріальних моделей інформа-ції про стійкість, особливості розвитку екосистем і т. ін. вимагає багато часу, оскільки тривалість будь-якого процесу в матеріаль-ній моделі та реальному об'єкті має співвідношення 1:1.

Інший клас матеріальних моделей складають реальні об'єкти природи, спеціально виділені для вивчення в природному середовищі. У цьому випадку говориться про „модель особини", „модель популяції" і т. ін. Більш широко в екології використову-ють абстрактні моделі. У даному випадку моделлю називають деякі абстрактні описи того чи іншого об'єкта або явища реаль-ного світу, що дозволяє аналізувати його властивості. Переваги абстрактних моделей полягають у тому, що вони дозволяють порівняно простими та недорогими засобами аналізувати пове-дінку екологічних систем та передбачати характер їхніх змін при внесенні в систему тих чи інших коректив. Головна вимога до абстрактних екологічних моделей – це точність та достатня уза-гальненість. Точність абстрактних моделей у багатьох випадках залежить від кількості вибраних для її конструювання елемен-тів та параметрів системи. Включення до моделі досить великої кількості компонентів ускладнює її аналіз, створює „шум".

Навпаки, редукція кількості елементів до занадто малого їх числа робить модель далекою від реальності. ***Моделювання еко-логічних процесів*** на основі абстрактних моделей базується на ряді спільних рис. Спершу визначається об'єкт моделювання – популяція, екосистема і т. ін. Потім визначається межа об'єкта,

визначається мета моделювання, і на цій підставі складається перелік компонентів та зв'язків, що включаються до моделі. Наступний важливий етап моделювання – це з'ясування співвід-ношення між компонентами моделі.

Досить важливим етапом моделювання є кількісна оцінка усіх параметрів, що беруть участь у функціонуванні об'єкта. Наприклад, це може бути оцінка ємності ґрунту щодо кількості мінеральних речовин, швидкість мінералізації речовини, вели-чина біомаси рослин, тварин та мікроорганізмів і т. ін. На кін-цевому етапі співвідношення між компонентами та процесами можуть бути подані у вигляді математичного виразу. Всі розра-хунки, пов'язані зі змінами кількісних параметрів моделі, сьо-годні виконуються з використанням комп'ютерної техніки. Під час конструювання та дослідження моделі перевіряється її відпо-відність реальному об'єкту. Модель може ускладнюватися шля-хом додавання суттєвих, але спершу пропущених компонентів та зв'язків, або спрощуватися за рахунок виключення мало суттєвих для її функціонування компонентів та процесів. Залежно від апа-рату дослідження абстрактні моделі поділяються на ряд видів.

Основними видами абстрактних моделей є:

1. *Вербальні моделі* – це суто словесні описи елементів та проце-сів екосистем. Вони непридатні для дослідження та прогнозування екосистем, але в самому процесі моделювання вербальні моделі відіграють досить важливу роль. Чим ближче вербальна модель до реальності та чим точніше вона відображає суть екологічної сис-теми, тим більш правильними виявляються створені на її основі матеріальні та інші моделі. Успіх конструювання вербальних моде-лей безпосередньо залежить від екологічної освіти дослідника та точного використання ним термінів і понять екології.

2. *Графічні моделі* являють собою схематичні зображення компонентів системи та зв'язків між ними.

3. *Математичні моделі* описують екологічну систему у вигляді одного чи декількох математичних виразів.

Метод моделювання екосистеми вимагає великих затрат і багато часу, а такі великі системи, як біосфера, практично не моделюються за великої кількості зв'язків, що є в них та високої значущості випадкових факторів.

На сучасному етапі розроблено багато ***методів збору інформації*** про стан біосфери, що є одним з найголовнішим завдань екології. Контроль сучасного стану біосфери в цілому чи в межах її окремих складових, збір екологічних даних у межах окремих континентів, їх частин або акваторій, порів-няльний аналіз екологічної інформації з різних регіонів зем-ної кулі з метою визначення динаміки екологічних ситуацій і можливих біосферних змін здійснюється за допомогою еколо-гічного моніторингу навколишнього середовища – системи режимних довгострокових безперервних спостережень за станом довкілля. Найважливішими засобами його є дистан-ційні екологічні дослідження. Вони дають змогу здійснювати зондування земної поверхні у видимому, інфрачервоному, мікрохвильовому діапазонах, або з використанням лазерної техніки.

Комплексний моніторинг довкілля повинен забезпечити своєчасну оцінку стану навколишнього середовища і забезпе-чити передбачення можливих катастрофічних змін, зменшити їх силу або відвернути. Від якості організації і проведення еко-логічного моніторингу залежить ефективність рішень, що при-ймаються керівниками підприємств і урядами країн. Система моніторингу за станом навколишнього середовища включає три основних види діяльності:

1) систематичні спостереження за станом навколишнього середовища;
2) аналіз і прогноз – визначення можливих змін у природі під впливом природних і антропогенних чинників;
3) наукове обґрунтування заходів щодо регулювання стану навколишнього середовища.

Одним із найефективніших методів екологічних дослід-жень є ***дистанційний аерокосмічний моніторинг***. Основою дистанційного моніторингу є властивість будь-якого об'єкту випромінювати та відбивати електромагнітну енергію відпо-відно до особливостей його природи. Розбіжності в довжинах хвиль та інтенсивності випромінювання можуть бути вико-ристані для визначення властивостей об'єкта без безпосеред-нього контакту з ним.

Картини Землі з космосу – це насамперед інтегральні зобра-ження природних і господарських систем. Саме вони легше за все виділяються і характеризуються в процесі аерокосмічного моніторингу.

Відзначаються наступні особливості і переваги космічного моніторингу: спостерігаються і реєструються дані про великі простори, аж до всієї видимої в момент зйомки частини земної кулі; завдяки великій оглядовості можна простежити глобальні і регіональні особливості природи Землі; космознімки дають однотипну інформацію про важкодоступні райони з такою ж точністю, як і для добре вивчених ділянок; можливість регуляр-ного проведення повторних зйомок дозволяє вибирати кращі зображення; за матеріалами повторних зйомок вивчається динаміка природних процесів; комплексний характер інфор-мації, що міститься на знімках з космосу, обумовлює використання їх для вивчення складних процесів взаємодії компонентів природи: атмосфери, гідросфери, літосфери; завдяки природній генералізації зображення на космічних знімках відображаються найбільш великі і істотні елементи ландшафтної структури гео-графічної оболонки і сліди антропогенного впливу.

Існуючі технічні засоби одержання багатоспектрального зображення і методи опрацювання інформації дозволяють визначити, класифікувати і картографувати окремі компоненти природно – господарських систем. Радіолокаційна зйомка також має надзвичайно велике значення. Її перевага полягає в тому, що

вона дає цінну інформацію про властивості літогенної основи природних комплексів, речовинний склад порід, рельєф і т. ін. Важлива особливість РЛ- зйомки – її незалежність від метеорологічних умов.

В оцінці стану навколишнього середовища поряд із дистанційними важливу роль відіграють наземні методи дослідження: геофізичні, геохімічні та індикаційні.

Геофізичний метод передбачає вивчення процесів надходження і перетворення речовини й енергії в геосистемах і екосистемах. Спостереження проводяться в стаціонарних і в напівстаціонарних умовах, на площадках або профілях із застосуванням різної вимірювальної апаратури згідно зі спеціальною програ-мою. Визначаються елементи радіаційного, теплового і водного балансів, досліджується тепло- і вологообмін між компонентами природного середовища і їх вплив на продуктивність екосистем. Порівняння структури балансів зміненої і непорушеної терито-рій дозволяє визначити напрямок і ступінь змін.

Геохімічний метод полягає у вивченні функціонування природних систем за допомогою аналізу міграції хімічних еле-ментів. Вивчається надходження елементів природним шляхом
і в результаті господарської діяльності людини, виявляється інтенсивність їх водної і повітряної міграції, розглядається біо-логічний кругообіг елементів і його зміни під впливом техно-генезу. Аналіз охоплює усі середовища: повітря, атмосферні опади, поверхневі і ґрунтові води, геологічний субстрат, ґрунти
і рослини. Геохімічний метод дає можливість визначити закономірності змін хімічного складу навколишнього середовища, спроможності природних систем до самоочищення, виявити напрямки потоків забруднюючих речовин.

Індикаційний метод ґрунтується на можливості визна-чення стану одного об’єкта за іншим. Головну роль тут відіграє біоіндикація, а головним біоіндикатором є рослинний покрив. Останній дозволяє виявляти зміни за чотирма ознаками:

фізіологічно, морфологічно, фітоценотично і флористично. Зміни цих показників у бік зменшення кількості і погіршення якості вказують на деградацію рослинного покриву, а отже, наростання негативних тенденцій у зміні стану навколишнього середовища. Не менш важливими індикаторами є показники, що характери-зують тваринний світ: структура популяцій, особливості роз-множення, масові розмноження, або, навпаки, масова загибель тварин через хвороби або нестачу корму. Оцінка навколишнього середовища передбачає порівняння його стану з визначеними нормами. У якості критеріїв можуть виступати показники непо-рушеного стану природних комплексів, або фонові параметри середовища. Розробляються нормативні показники, які характе-ризують ступінь можливого впливу людини на природу.

16.2. Можливості біоіндикації на різних рівнях організації живих організмів

Біоіндикація можлива на різних рівнях організації живої мате-рії: макромолекула, клітина, орган, тканина, система, організм, популяція, біоценоз. З підвищенням рівня організації біологічних систем зростає і їх складність, бо одночасно все більше ускладню-ються їхні взаємовідносини з факторами біотопу. Слід зауважити при цьому, що біоіндикація на нижчих рівнях включається в біо-індикацію на вищих рівнях і проявляється уже в новій якості.

Інколи біоіндикаційні методи, які легко використовують на нижчих організаційних рівнях, можуть так ускладнити біоінди-кацію в більш комплексних біосистемах, що розрізнити вплив фактора надто важко, а то й неможливо. З іншого боку, біоін-дикаційні ознаки, що виявляють на вищому організаційному рівні, пов’язані з відповідними змінами, що відбулися на попе-редньому рівні. Цю закономірність слід враховувати при пошу-ках можливостей ранньої біоіндикації. В порівнянні з окремими

організмами екосистеми реагують на стресові впливи, як пра-вило, із запізненням і в дуже зміненій формі. Широка гама різно-манітних елементів в екосистемі та їх складні взаємовідносини заважають процесам ідентифікації тих чи інших відповідей сис-теми на різні вхідні сигнали стресових реакцій.

Аналізуючи реакції організмів на певні антропогенні стре-сори і порівнюючи їх з правильно підібраним контролем (з неза-брудненого місця існування), можна зробити висновки про стан довкілля.

Надійність організму проявляється в ефективності його захис-них пристосувань, в його стійкості до дії несприятливих факто-рів зовнішнього середовища: дефіциту води, високої і низької температури, нестачі кисню, засоленню і загазованості довкілля, іонізуючого опромінювання, інфекції та ін. Несприятливі фак-тори називають стресорами, а реакції організму на будь-які від-хилення від норми – *стрессом*.

Реакції, обумовлені стресорами, відносяться до різних систем-них рівнів ієрархічної організації обміну речовин. При цьому змінюються:

- організація, структура і склад біомембран (наприклад, змі-нюється проникність); концентрація макромолекул (наприклад, змінюється кількість ферментів); активність макромолекул (наприклад, ферментативна);
- продукування речовин із захисними функціями (напри-клад, проліну); індукція нових метаболічних систем або хід біохі-мічних реакцій;
- структура клітин.

На рівні організмів і екосистем вплив стресорів помітний тільки завдяки появленню зовнішніх симптомів пошкодження (наприклад, некроз, хлороз) після того, як перейдена межа адап-тивної здатності і системи стають нестабільними. Наприклад, реакцію індикаторних рослин можна простежити тільки за виникненням певного пошкодження.

При необхідності своєчасного запобігання необоротних змін стану раннє розпізнавання порушень часто є вирішальним. Про чутливість біохімічних і фізіологічних параметрів часто можуть свідчити дуже незначні концентрації стресора. На клітинному, субклітинному рівнях біоіндикації вплив стресорів частіше всього прихований від спостерігача, однак його можна виміряти за допомогою молекулярно-біологічних, біохімічних та фізіоло-гічних методів.

Таким чином, на перший план виступають причинно-аналі-тичні досліди, за допомогою біохімічних і фізіологічних методів, які дозволяють зрозуміти механізми дії стресорів. Ці механізми дуже важливі, оскільки :

- видимі симптоми будь-якого пошкодження – результат глибоких змін в обміні речовин рослин і тварин, причина (при-чини) яких важливі для розуміння подібних явищ;
- точне знання цих механізмів дії дозволяє провести ранню діагностику порушень;
- з їх допомогою можна пояснити адаптаційні механізми і прийняти захисні міри, щоб якомога раніше спинити розви-ток необоротних змін. Реакції, обумовлені стресорами, можуть широко використовуватися в структурі біологічного моніто-рингу.

Екологічне тестування – оцінка дії токсиканта за відповід-ними реакціями організмів. *Основний принцип тестування* – це постановка експерименту, в ході якого досліджувані тест-функ-ції або тест-реакції того чи іншого тест-об'єкту кількісно оціню-ються в умовах впливу токсикантів (в різних концентраціях) в порівнянні з контролем, який знаходиться в аналогічних умо-вах, але не піддається дії токсиканта. Тестування проводиться в лабораторних (активне) або польових (пасивне) умовах. За його допомогою оцінюють токсичність новосинтезованих речовин, якість природних та стічних вод, впливи на організми пестици-дів, важких металів, СПАР.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

У відповідності з організаційними рівнями біологіч-них систем можна встановити й різні рівні біоіндика-ції. Звичайно, їх неможливо строго розмежувати тому, що прояви біоіндикації переплітаються, взаємозв'я-зані, доповнюються один одним. Основного має доби-ватися дослідник в галузі біоіндикації – достовірності. Достовірність – це міра поєднання індикатора з об'єктом індикації. Абсолютно достовірним вважається індикатор, якому в ста відсотках випадків відповідає об'єкт індика-ції. Для підрахунків показника достовірності беруть певне число еталонних ділянок або майданчиків, де обов'яз-ково є індикатор. Серед них є й такі, де індикатор можна виявити разом з об'єктом індикації. Відсоткове співвід-ношення цих ділянок і ділянок з індикатором, але без об'єкта індикації, служить кількісним показником досто-вірності індикатора. Зазвичай користуються задовільно надійними індикаторами, бо абсолютно достовірні інди-катори проявляються рідко. Показник достовірності ще не дає повного уявлення про практичну значимість того чи іншого індикатора. Так, наприклад, якщо якась рослина завжди прив'язана до об'єкта індикації, але рідко зустрі-чається в природі (якщо занесена в Червону книгу), то його практичне значення обмежене. Тому для індикаторів введено ще і показник значимості, який відображає кар-тину того, наскільки часто індикатор знаходиться разом з об'єктом індикації. При визначенні цього показника за 100 % приймається кількість еталонних ділянок з об'єктом індикації. Значимість виражається відношенням кількості еталонних ділянок, де об'єкт індикації знаходиться разом з індикатором, до загальної кількості еталонних ділянок з об'єктом індикації, виражених у відсотках. Наприклад, об'єкт індикації виявлений на 60 еталонних ділянках, при цьому на 42 ділянках він присутній разом з індикатором. Значить, значимість даного індикатора складає 70 %.

Рослини розповідають про умови навколишнього середо-вища, в якому вони знаходяться, за допомогою тих чи інших ознак, які російський еколог Б. В. Виноградов[43] класифікував на ***флористичні, морфологічні, фізіологічні, фітоценотичні***.

Один з провідних фахівців у галузі фітоценотичних дослід-жень Р. Шуберт[44], доповнив перелік рівнів біоіндикації і визна-чив таких шість типів:

- ✓ біохімічні і фізіологічні реакції;
- ✓ анатомічні, морфологічні, біоритмічні і поведілкові відхи-лення;
- ✓ флоритичні, фаутичні і хорологічні зміни;
- ✓ ценотичні зміни;
- ✓ біогеоценотичні зміни;
- ✓ зміни ландшафтів.

Однак всі ці рівні біоіндикації взаємозалежні і не підлягають чіткому розмежуванню.

Дослідник Рабе в 1982 р. запропонував два методи, придатних для біоіндикації: пасивний і активний моніторинг. За допомо-гою пасивного методу в організмів, які вільно живуть, досліджу-ються видимі чи малопомітні пошкодження або відхилення від норми, що є ознаками стресових впливів. Активний моніторинг полягає в тому, щоб виявити ті ж самі впливи на тест-організми, які знаходяться в стандартизованих умовах на досліджуваній території.

Поширеним видом біоіндикації є фітоіндикація, тобто визна-чення умов середовища за станом рослин.

Для фітотестування використовують широкий спектр тест-рослин, серед яких значне місце посідають злакові, бобові, мареві та ін. Доцільно вивчати реакцію рослин на забруднення середовища на різних стадіях онтогенезу.

---

43 Виноградов Б.В. Аэрокосмический мониторинг экосистем. – М.: Наука, 1984. – 320 с.

44 Шуберт Р. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем / Вайнерт Э., Вальтер Р., Вет-цель Т. и др. Пер. с нем. Г. И. Лойдиной, В. А. Турчаниновой. – М.: Мир. – 1988.

Морфологічні зміни в рослинах під впливом антропогенних факторів середовища привертали до себе увагу дуже давно. Ще в середині XIX ст. були виявлені пошкодження димом рослин, навколо бельгійських і англійських фабрик, які виробляли соду. В 1850 р. природодослідник Штекгард опублікував свої спостере-ження про пошкодження димом ялинок. Пізніше повідомлялось про характер зміни забарвлення листків рослини під час засто-сування отруйних газів в роки Першої світової „війни. Тепер відомо про видимі пошкодження рослинності димом, а також дерев, що насаджують обабіч доріг, які взимку посипають сіллю під час ожеледиці. В багатьох країнах морфологічні індикатори успішно використовують у національній системі моніторингу протягом останніх десятиліть. Одержана значна частина карто-схем антропогенного впливу за допомогою методів біоіндикації, основаної на морфології рослин.

Крім цього, морфологічні методи індикації використовують при селекції стійких ліній лісових, плодових і декоративних рослин. Використання рослин як біоіндикаторів промисло-вого забруднення природного середовища дозволить не тільки оцінити екологічний вплив окремих хімічних речовин, але й виявити сукупну дію забруднювачів із врахуванням різних при-родних факторів.

Фітоіндикація – складова загальної системи біоіндикації. За Я. П. Дідухом[45] (1994) предмет фітоіндикації чітко окрес-лений – це оцінка екологічних чинників за допомогою ознак рослин. Саме системний підхід вивів фітоіндикацію на більш високий рівень досліджень і дозволяє оцінювати не тільки ста-тичні властивості екосистем, а й їх динаміку, зміни процесів, що спричинені як природними, так і антропогенними факторами. Велика роль у цьому відводиться оцінці довкілля за накопичен-ням в органах рослин забруднювачів.

[45] Дідух Я.П. Основи біоіндикації. – К.: Наук. думка, 2012. – 344 с. Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фіто-індикація екологічних факторів. – К.: Наукова думка, 1994. – 280 с.

Отже, біоіндикація – економічно ефективний метод контролю якості середовища існування, вартість досліджень первинного санітарно-гігієнічного районування всієї території, яка знахо-диться в зоні дії джерела забруднення, значно менше коштує постійного аналітичного контролю складу атмосферного повітря
в одній точці. Використання методів біоіндикації виправдано, оскільки з їх допомогою можливо спростити програму робіт без збитків для якості отримуваної інформації.

Таким чином, екологічна діагностика стану довкілля є джере-лом необхідної інформації для прийняття управлінських рішень щодо природоохоронних заходів і вироблення стратегії гармо-нізації співіснування природи і суспільства.

САМОСТІЙНІ ЗАВДАННЯ ДО РОЗДІЛУ V

Питання для роздумів, самоперевірки, повторення

1. Охарактеризуйте умови існування живих систем на Землі.
2. Що таке біосфера? Які її межі?
3. Які складові біосфери ви знаєте? Дайте їм характеристику.
4. Прокоментуйте вчення В.І. Вернадського про біосферу.
5. Що таке жива речовина біосфери?
6. Назвіть основні властивості живої речовини.
7. Як ви розумієте різницю між живою і неживою природою?
8. Розкрийте основні функції живих систем.
9. Які функції виконує жива речовина в біосфері?
10. Як відбувається розподіл живої речовини в біосфері та від чого він залежить?
11. Дайте характеристику основним типам екосистем Землі.
12. Обґрунтуйте важливість поняття „стійкість біосфери”.
13. Як проявляється різноманітність природних екосистем? Наведіть приклади.
14. Як поділяють різні екосистеми за відмінностями біопродукції?
15. Дайте загальну характеристику екосистем суходолу та вод-них екосистем.

Тестові завдання: вказати одну правильну відповідь

Питання 1. Що забезпечують взаємозв’язки організмів між собою та з середовищем?
а. *Кругообіг речовин*
б. *Стійкість біогеоценозів*
в. *Саморегуляцію*
г. *Кругообіг речовин та потоки енергії*
д. *Потоки енергії*

Питання 2. Назвіть складову літосфери, що є верхнім родючим шаром
а. *Ґрунт*
б. *Гумус*
в. *Комахи*
г. *Нітріфікуючі бактерії*

Питання 3. Яку назву має перехідна зона від одного біогеоце-нозу до іншого?
а. *Ареал*
б. *Екотон*
в. *Біотоп*
г. *Літораль*
д. *Сукцесія*

Питання 4. В якому з шарів атмосфери має місце найвища концентрація озону (озоновий екран)?
а. *Іоносфера*
б. *Стратосфера*
в. *Тропосфера*
г. *Термосфера*

Питання 5. Невичерпними природними ресурсами є …
а. *Прісна вода, родючі ґрунти*
б. *Мінеральні корисні копалини*
в. *Чисте повітря*
г. *Сонячна енергія, енергія вітру, припливів.*
д. *Рослини і тварини*

Питання 6. На першому місці по збільшенню концентрації CO_2 в атмосфері знаходиться:
а. *інтенсивний розвиток сільського господарства*
б. *спалювання палива на електростанціях*
в. *розвиток гірничодобувної та металургійної промисловості*
г. *транспорт*
д. *АЕС*

Питання 7. Евтрофікація водоймищ виникає внаслідок надходження у водне середовище:
а. *важких металів*
б. *неорганічних речовин, в основному сполук азоту і сірки*
в. *патогенних мікроорганізмів*
г. *фосфор та нітрогеновмісних органічних речовин*

ПРАКТИЧНІ ЗАВДАННЯ

ТЕМА 1. Екологія як наука. Предмет, об'єкт та основні завдання її вивчення

Мета: Розглянути основні поняття екології, її місце в системі природничих наук, коротку історію виникнення.

Основні поняття: загальна екологія, аутекологія, демеко-логія, синекологія, глобальна екологія, рівні організації живого, прикладна екологія, біоекологія, соціоекологія, екологічні закони, методи екології.

План семінарського заняття

1. Історія розвитку сучасної екології.

Екологія виникла як суто біологічна наука, але в наш час вона трансформувалася і стала наукою про структуру та функцію природи в цілому, наукою про біосферу, наукою, що вивчає місце людини на нашій планеті, оптимізацію взаємин людини з довкіллям.

2. Визначення, предмет і завдання екології.

Екологія – це наука про взаємовідносини живих організмів між собою та з неорганічною природою, що їх оточує; про зв'язки в системах, яким підпорядковане існування організмів; про струк-туру і функціонування цих систем.

3. Рівні організації живої матерії та структура сучасної екології.

Основними ланками екологічної структурної ієрархії є організм, популяція, угруповання. Серед напрямів сучасної екології найчастіше виділяють два: теоретичний (загальна екологія) та прикладний (соціологічні науки та технологічні науки).

4. Методологічна основа екології.

Екологія базується на законах діалектики і законах природ-ничих наук. За оцінкою М.Ф. Реймерса сучасна екологічна наука використовує 250 законів, закономірностей, принципів, правил.

Методи екологічних досліджень можна поділити на три основні групи: збір інформації; обробка, згортання, стиснення та узагальнення її; інтерпретація отриманих фактичних матеріалів.

Навчальні завдання

Завдання 1. Користуючись даним посібником та додатковою літературою, дайте відповіді на такі питання:

а. Назвіть і охарактеризуйте основні етапи розвитку екології.

б. В чому проявляються особливості становлення екології як науки в період до XX століття?

в. Покажіть динаміку розвитку екології в XX столітті та охарактеризуйте структуру екології за М.Ф. Реймерсом.

г. Порівняйте визначення екології як науки на різних етапах її розвитку.

д. В чому полягають предмет вивчення і завдання сучасної екології?

е. Охарактеризуйте методи сучасної екології.

ж. Наведіть структуру сучасної науки про довкілля.

з. Покажіть взаємозв'язок між екологією і охороною довкілля.

Завдання 2. Підготуйте доповіді чи реферати на такі теми:

а. Внесок українських вчених у розвиток сучасної екології.

б. Загальна екологія як теоретична основа заходів з охорони природи і природокористуванню.

в. Рівні організації живих систем і місце в них екологічної науки.

г. Основні екологічні закони та їх практичне застосування.

Рекомендована додаткова література

1. Злобін Ю.А., Кочубей Н.В. Загальна екологія: Навчальний посібник. – Суми: Університетська книга, 2003. – С. 8–34.
2. Олійник Я.Б. Основи екології: підручник / Я.Б. Олійник, П.Г. Шищенко, О.П. Гавриленко. – К.: Знання, 2012. – С. 11-41.
3. Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). – М.: Россия Молодая, 1994. – 367 с.

4. Сухарев С.М.,Чундак С.Ю., Сухарева О.Ю. Основи екології та охорони довкілля. Навчальний посібник для студентів вищих навчальних закладів. – К.: Центр навч. літер., 2006.– С. 9–24.

ТЕМА 2. Типи середовищ. Екологічні фактори середовища

Мета: Визначити зміст понять „середовище" та реакцію живих організмів на різні види екологічних факторів.

Основні поняття: навколишнє середовище, повітряне, ґрун-тове та водне середовище, абіотичні, біотичні та антропогенні фактори; кліматичні, едафічні, гідрологічні, орографічні, гео-логічні чинники середовища; нейтралізм, конкуренція, амен-салізм, паразитизм, хижацтво, коменсалізм, протокооперація, мутуалізм; аутекологічні закони, діапазон толерантності, еколо-гічна валентність, еврибіонтні та стенобіонтні види.

Хід роботи

Завдання 1. Вказати фізико-хімічні показники відповідних середовищ, які сприяли виникненню наступних пристосувань у живих організмів:

А. Утворення повітряного пухиря і жирового шару у риб.

Б. Плоска форма тіла придонних риб (камбала).

В. Округлий переріз тіла форелі і плоский переріз тіл коропа і карася.

Г. Явище реотропізму у тварин водного середовища.

Д. Наземні організми мігрують у товщу ґрунту й там пережива-ють в активному чи неактивному стані період посух, низьких або підвищених температур.

Е. Уникнути пошкоджень у ґрунті мурашкам і деяким жукам допомагають міцні покриви тіла, а різноманітним черв'якам – слиз, яким вкрите тіло тварини.

Є. У дощового черв’яка і личинки хруща покриви тіла зволо-жені.

Ж. Деякі мешканці ґрунту мають маленькі очі або взагалі позбав-лені органів зору, як дощовий черв’як, сліпак, личинки комах. Орієнтуватися цим організмам допомагають органи дотику і нюху.

З. Ящірки та змії зимують у тріщинах ґрунту і ходах, зроблених кротами. З настанням холодів виноградний слимак зарива-ється в ґрунт на глибину 30-40 см, щільно затуляє свою чере-пашку і впадає у стан заціпеніння. Тварини ґрунту на зиму переміщуються у глибші шари. Наприклад, дощовий черв’як зимує на глибині до 1,5 метра.

И. Восени у птахів і ссавців відбувається линяння. Опадає листя з дерев і кущів.

І. Хом’яки, бурундуки, їжаки, кажани, деякі види ховрахів впа-дають у зимову сплячку.

Й. У вовчих та котячих не розвинений кольоровий зір, а сови та лемури мають великі розміри очей.

Завдання 2. Вставити пропущені терміни:

А. Чинники, що прямо чи опосередковано діють на живі орга-нізми в будь-який момент їхнього життя називають _____.

Б. _____ – компоненти неживої природи (температура, воло-гість, світло, рельєф).

В. _____ – фактори взаємодії живого з живим (мутуалізм, пара-зитизм, хижацтво, коменсалізм, вільна конкуренція, тощо).

Г. _____ фактори пов’язані з господарською діяльністю людини.

Завдання 3. По відношенню до вологи, рослини поділяють на такі групи:

А. _____ – рослини, що повністю занурені у воду (водорості, квіткові рослини).

Б. _____ – напівзанурені (рогіз, комиш, осока, очерет тощо); В. _____ – суходільні рослини з достатнім зволоженням; Г. _____ – мешкають на сухих територіях.

Завдання 4. Серед перелічених організмів визначити належність до *стенобіонтів* чи *еврибіонтів*, вказати фактор впливу:

А. Рибоїдний птах скопа (Pandion haliaetus) – типовий стенофаг, але має здатність пересуватися на великі відстані в пошуках їжі і займає значний ареал.

Б. Риби тропічних і полярних зон та риби значних глибин, де температура мало змінюється.

Завдання 5. Визначити типи біотичних взаємодій серед живих організмів, які розглядаються нижче і пояснити свій вибір:

А. Грибниця густо оплітає коріння, утворюючи складну струк-туру, яка називається *мікоризою*. Нитки грибниці утворюють додатковий потужний всмоктувальний апарат. Гриб в свою чергу отримує від рослини необхідні йому для живлення орга-нічні речовини. В результаті таких взаємовідносин життя одного виду залежить від іншого.

Б. Виноград добре росте разом з фіалками. Овес та люпин, куку-рудза та горох або квасоля всі добре себе почувають поруч. Яблуня поруч з чорними тополями або кленами краще росте
й стає стійкішою до морозів. Для горобини корисне сусід-ство з липою, для жовтої акації – з бузиною, для фіалки – з пшеницею.

В. Клітини водоростей живуть у коралах, постачаючи їм орга-нічну речовину.

Г. Відмінності у висоті, розташуванні листків, формі крони. Особливо це добре видно в угрупованні мішаного лісу, де рос-лини розташовуються у 5 ярусів.

Д. У випадку враження грибами або бактеріями багато рослин виділяють жироподібні антибіотики, що називаються фітоалексинами. При поїданні листків дуба гусінню непарного шовкопряда, нові листки, що відростають, містять велику кількість танінів. Такі листки стають мало їстівними і личинки шовкопряда гинуть.

Є. Комарі та кліщі можуть ссати кров тварин та людини від 2хв. до 8 діб.

Ж. Комахи, птахи і летючі миші здатні запилювати квіткові рослини.

Завдання 6. Пояснити яким чином алелопатичні взаємовід-носини живих організмів може використати людина у своїй практиці. Навести приклади.

Завдання 7. Навести приклади антропогенного впливу на довкілля (прямого та опосередкованого).

ТЕМА 3. Ознайомлення з фітонцидними рослинами і виявлення можливості використання їх в інтер'єрі приміщення

Мета: Скласти список рослин, які виділяють у навколиш-ньому середовищі фітонциди та можуть бути корисними для здоров'я людини та естетичного сприйняття.

Хід роботи

1. Користуючись літературними даними, складіть списки з 15-20 кімнатних рослин, що проявляють фітонцидні власти-вості, з врахуванням їх особливостей.
2. Результати представити у вигляді таблиці (табл. 1).

Таблиця 1

Характеристика вибраних рослин

Назва	Наявність яскравих квіток	Наявність декоратив-них листків	Вимогливість до світла	Фітонцидні та інші корисні властивості

1. Оформити в лабораторному зошиті план інтер'єрного озеле-нення приміщення залежно від його функціонального при-значення (на вибір): вестибуль, адміністративно – службове приміщення, зимовий сад, засклена галерея, довгий коридор, лікарняна палата. При цьому врахувати освітлення і темпера-турний режим цих приміщень.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Правильний світловий режим – це не просто необхідний рівень освітлення. Існує шкала освітленості:

✓ **Пряме сонячне освітлення.** Яскраво освітлене місце на відстані до 1,5м від південного вікна.

✓ **Невелика кількість прямих сонячних променів.** Ясраво освітлене місце, куди потрапляє певна кількість ден-них прямих сонячних променів.

✓ **Яскраве розсіяне світло.** Місце, куди потрапляють прямі промені світла поблизу сонячного вікна (в радіусі близько 1,5 м).

✓ **Напівтінь.** Місце з помірним освітленням в радіусі 1,5-2,5м від сонячного вікна або біля вікна, яке не знахо-диться на сонячній стороні.

✓ **Тінь.** Затемнене місце, але світла має бути достатньо для того, щоб на протязі декількох годин тут можна легко читати газету.

На допомогу студенту

Людина, як і інші живі організми, може вступати в різного роду взаємовідносини з тваринами, рослинами і собі подібними. Деякі форми цих взаємовідносин склалися ще в ході природ-ної еволюції органічного суспільства. З покоління в покоління людина передавала відомості про користь та шкідливість тих чи інших живих організмів. При цьому користувалися найбільш стародавнім методом досліджень – методом спостережень.

Корисні рослини входили в кімнатну культуру. Лише в 20 сто-літті було науково доведено їхню корисність. Зокрема, кімнатні рослини впливають на мікроклімат приміщення, поглинаючи частину шкідливих речовин, у тому числі надлишком вуглекис-лого газу. Крім цього кімнатні рослини мають естетичне та рекре-аційне значення. Зелений колір рослин позитивно впливає на здоров'я. Він не втомлює очі, знімає зорову напругу, нормалізує внутрішньо зоровий тиск, покращує кров'яне постачання очей.

У другій половині XX ст. стала розвиватися ароматологія, що зацікавило хіміків, медиків, екологів. Встановили, що рос-линні аромати здатні впливати на дихання, збудливість м'язів, нервову систему, мозкові біоритми. Наприклад, запахи лаванди та розмарина знімають стреси і заспокоюють нервову систему. При роботі з монітором комп'ютера, число помилок знижу-ється, якщо вдихати запахи кімнатних рослин: лимона – на 54 %, жасмину – на 33 %.

Багато кімнатних рослин вирощуються завдяки їх чудовій властивості – виділяти в навколишнє середовище фітонциди (рис. 1).

Фітонциди – це бактерицидні (антагоністи бактерій), фун-гіцидні (антагоністи грибкової інфекції), протисцидні (анта-гоністи найпростіших) леткі речовини, які відіграють значну роль у взаємовідносинах організмів у рослинних угрупуваннях і є одним з факторів природного імунітету рослин. Фітонциди

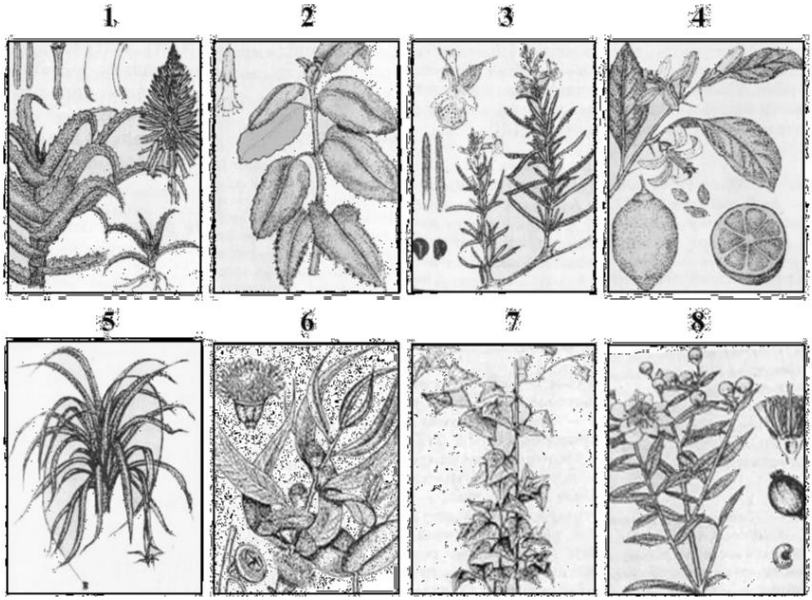


Рис. 1. Кімнатні рослини з фітонцидними властивостями

1 – Алоє деревовидне; 2 – Каланхоє строкате;
3 – Розмарин лікарський; 4 – Лимон звичайний;
5 – Хлорофітум; 6 – Евкаліпт сферичний;
7 – Плющ звичайний; 8 – Мирт звичайний

підвищують бактерицидну здатність повітря, роблячи його чистими. Механізм його явища зв'язаний з трансформацією молекул озону в електронно-збудливі молекули кисню – озонів, здатні руйнувати структуру ДНК патогенних мікроорганізмів.

Бактерицидні властивості повітря, яке містить фітонциди, зумовлює і таку його властивість, як свіжість. Свіже повітря виліковує багато захворювань, покращує стан здоров'я: пози-тивно впливає на нервову систему, підвищує рухливу актив-ність, секреторну функцію шлунково–кишкового тракту, покра-щує обмін речовин, стимулює серцеву діяльність.

Виникла необхідність глибоко розробити теорію фітонци-дів у тісному зв'язку з теорією фітодизайну. Рослини, правильно підібрані і розміщені з гарним смаком, створюють психологічно сприятливе середовище, позитивно впливають на настрій людей, надають приміщенню своєрідний колорит і певний комфорт.

ТЕМА 4. Вивчення і оцінка основних показників популяції

Мета: Вивчити популяційний рівень організації живої мате-рії, основні характеристики та структури популяції живих орга-нізмів та їх практичне застосування в екологічних дослідженнях.

Основні поняття: визначення популяції, категорії популя-цій, основні ознаки популяцій, чисельність, щільність, методи обліку щільності, типи динамічних змін чисельності, народжу-ваність і смертність, криві виживання, просторова, статева, етологічна і вікова структура популяцій.

Хід роботи

Завдання 1. Розглянути та порівняти різні методи обліку чисельності популяції:

- *Тотальний облік* можливий, іноді, для великих, добре помітних організмів (бізони на відкритих рівнинах) або для орга-нізмів, які збираються на період розмноження у великі групи (морські птахи і тюлені).
- *Метод пробних ділянок.* Цей метод полягає у підрахунку і зважуванні організмів на пробних ділянках або на трансектах. Розміри і кількість пробних ділянок повинні бути достатні для отримання чисельності на досліджуваній території.
- *Методи мічення з повторним відловом* (для рухомих тва-рин). З популяції відловлюють частину тварин, помічають їх і випускають. Відсоток помічених тварин у наступній вибірці використовується для визначення загальної чисельності.

- *Метод вилучення*, при якому кількість організмів зібра-них з деякої площі, при послідовній вибірці, відкладається по осі ординат, а кількість із зібраних раніше – по осі абсцис. Якщо імовірність ловлення відносно постійна, то позначки відклада-ються вздовж прямої лінії. Цю лінію можна провести до нульо-вої точки (на осі абсцис), яка буде теоретично відповідати 100 % вилученню з даної площі.

Завдання 2:

А. На графіку залежності чисельності популяції від часу (рис. 7, §8) позначити ділянки, що відповідають різним типам її дина-мічних змін.

Б. На конкретному прикладі пояснити ці зміни і визначити ті фактори, від яких залежить динаміка чисельності популяції.

Завдання 3:

А. Уважно розгляньте, замалюйте та опишіть типи розподілу особин у популяції (рис. 6, §7).

Б. На конкретному прикладі поясніть вплив екологічних факто-рів на розподіл особин у популяції.

Завдання 4:

Уважно розгляньте кожен тип кривої виживання (рис. 5, §7), замалюйте. Наведіть приклади практичного застосування кри-вих виживання різних організмів.

Завдання 5:

Популяція з 50 особин найпростіших у деякому об’ємі води збільшується шляхом поділу. Через 1 годину кількість особин збільшилася до 150 особин. Розрахувати абсолютну народжу-ваність та питому народжуваність (середня швидкість зміни чисельності на особину у популяції).

Завдання 6:

Пояснити практичне значення показника статевої структури „співвідношення статей" на конкретному прикладі (у свійських тварин, антилоп, курей).

ТЕМА 5. Порівняльний аналіз флори в біоценозах

Мета роботи: визначити видовий склад фітоценозів та оці-нити флористичну спільність біоценозів.

Основні поняття: біоценоз, видова структура, фітоценоз, флористичний склад, едифікатори, домінанти, субдомінанти, флористична спільність, життєві форми рослин.

Хід роботи

Для дослідження декількох фітоценозів, наприклад, степу і луки визначають видовий склад обраних біоценозів; виявля-ють домінанти. Порівнюючи видовий склад обох фітоценозів, роблять висновки щодо особливостей, якими характеризуються види – домінанти кожного з фітоценозів, та якими факторами середовища зумовлена їх домінантність. Коефіцієнт флористич-ної спільності фітоценозів вираховують за *формулою Жаккара*:

$$К = 100 \times C / (A + B - C),$$

де **К** – коефіцієнт флористичної спільності (у %);
А – число видів фітоценозу (А);
В – число видів фітоценозу (В);
С – число видів, спільних для обох фітоценозів.

Завдання 1.

А. Розрахувати ступінь спорідненості трьох фітоценозів (I, II, III), що знаходяться на різних територіях, за результатами дослідження видового складу: I – налічує 86 видів, II – 93,

III – 116 видів. Кількість спільних видів для I та II угруповань склала 69 видів, для II та III угруповань склала 72 види, для I та III угруповань склала 64 види.

Б. Визначити фітоценози, які мають найвищий ступінь спорід-неності.

В. Зробити висновок про практичне застосування коефіцієнта флористичної спільності

Завдання 2.

На рисунку 1 представлено одну з найбільш популярних сис-тем життєвих форм рослин, яку запропонував датський ботанік К. Раункієр, по відношенню до дії температурного фактора.

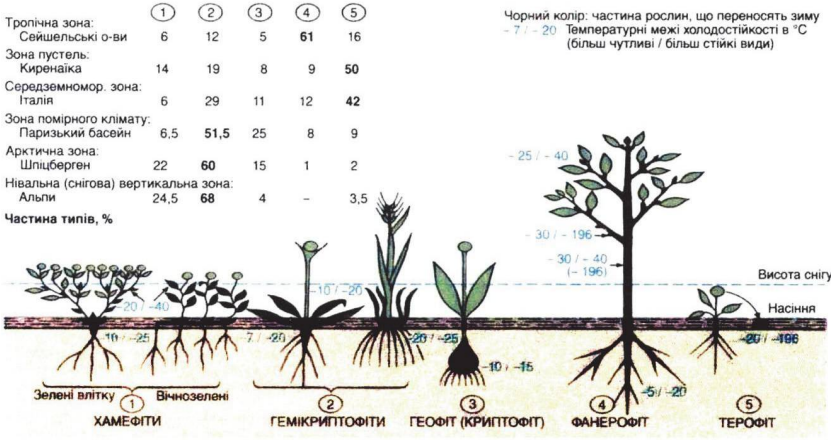


Рис. 1. Життєві форми рослинних організмів (за Раункієром)

Уважно розгляньте рисунок 1, замалюйте і вставте відповідні до опису терміни:

А. _____ – деревні рослини, у котрих бруньки поновлення знаходяться високо над поверхнею ґрунту і повністю відкриті

для атмосфери. Включають дерева з довільною мінімальною висотою до 25 см, а також ліани та епіфіти , що підтримуються в ролі опори деревами і чагарниками.

Б. _____ – різні рослини з бруньками поновлення, розміщеними вище поверхні землі, але нижче 25 см. Включають чагарники і напівчагарники, низькорослі сукуленти та розеточні чагар-ники. Їх форма характерна і для холодних територій, і для сухих та жарких районів землі.

В. _____ – багаторічні трави з бруньками поновлення на рівні ґрунту. Не лише сніг в холодному кліматі, але й опале листя або відмерлі залишки рослин можуть захищати бруньки цих рослин.

Г. _____ – багаторічні трави з бруньками поновлення захова-ними у ґрунті (цибулини, бульбоцибулини, кореневища).
У цих рослин найбільш надійний захист від суворого клі-мату – як жаркого, так і холодного.

Д. _____ – однорічники, що переживають несприятливий час року у вигляді насіння.

Завдання 3.

Дайте відповідь: в біоценозах яких екосистем кожна з цих форм може бути домінуючою? Наведіть приклади.

ТЕМА 6. Розв'язування екологічних задач

Мета роботи: з'ясувати практичне застосування правила екологічної піраміди та закону концентрування.

Основні поняття: трофічна структура, ланюги живлення, пасовищні та детритні ланцюги живлення, трофічні рівні, продуценти, консументи, редуценти, типи екологічних піра-мід, закон Ліндемана, поліфаги, ксенобіотики, закон концент-рування.

Алгоритм розв'язку задач

1. Визначити тип ланцюга живлення, необхідного для розв'язку задачі. Розмістити організми даної екосистеми по трофічних рівнях, пам'ятаючи про явище поліфагії.
2. Побудувати екологічні піраміди біомас для всіх необхідних ланцюгів живлення.
3. Застосовуючи правило екологічної піраміди, розрахувати біо-масу організмів на кожному трофічному рівні.
4. Визначити масу ксенобіотика на кожному трофічному рів-ні, пам'ятаючи про властивості ксенобіотиків у трофічних ланцюгах.
5. Розрахувати концентрацію ксенобіотика на всіх трофічних рівнях і визначити необхідну для розв'язку задачі.
6. Результати розрахунків представити у вигляді таблиці 1:

Таблиця 1

Розрахунки біомаси організмів та концентрації ксенобіотика

Номер трофічного рівня	Біомаса організмів, кг	Маса ксенобіотика, г	Концентрація ксенобіотика, г/ кг
I			
II			
III			
IV			

Приклад розв'язку

Задача. Яка біомаса ягідних кущів необхідна для того, щоб біомаса яструбів в екосистемі лісу становила 200 кг? Видове різноманіття даної системи: трава; заєць; вовк; ягідний кущ; рослинна комаха; павук; синиця; яструб; бактерії – сапрофіти.

Розрахуйте можливу концентрацію свинцю в ягідних кущах, якщо його концентрація в тілі яструба становила 10 г на кг біомаси.

Хід розв'язування

1. Для розрахунків необхідно скласти пасовищний тип ланцюга живлення.
2. Розподіл організмів по трофічних рівнях:
   – *I трофічний рівень (продуценти)*: трава, ягідний кущ;
   – *II трофічний рівень (консумети I-го порядку)*: заєць, рослинна комаха, синиця;
   – *III трофічний рівень (консумети II-го порядку)*: павук, синиця, яструб;
   – *IV трофічний рівень (консумети III-го порядку)*: яструб
3. Для відповіді на перше питання задачі можливі два варі-анти, що передбачають розв'язки за двома пірамідами біомас, оскільки яструб може бути консументом II або III порядків.

I ВАРІАНТ: (яструб – консумент II-го порядку)

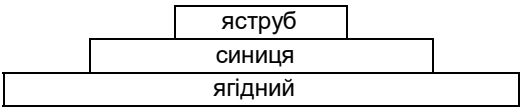


Рис. 1. Екологічна піраміда біомас за трьома трофічними рівнями

1. Згідно з „правилом 10 %", знаючи біомасу живих організмів **III** трофічного рівня (яструб), розраховуємо біомасу живих організ-мів на **II** (синиця) та **I** (ягідний кущ) трофічних рівнях (табл. 2).

Таблиця 2

Результати розрахунків біомаси організмів

Номер трофічного рівня	Біомаса організмів, кг	Маса ксенобіотика, г	Концентрація ксенобіотика, г/ кг
I	20000		?
II	2000		
III	200	?	10

2. Далі, знаючи властивості ксенобіотика та закон концентру-вання ксенобіотиків при переході з одного трофічного рівня на інший, визначаємо масу свинцю та його концентрацію від-повідно на **III**, **II** та **I** трофічних рівнях (табл. 3).

Таблиця 3

Результати розрахунків концентрації свинцю в ягідних кущах

Номер трофічного рівня	Біомаса організмів, кг	Маса ксенобіотика, г	Концентрація ксенобіотика, г/ кг
I	20000	2000	0,1
II	2000	2000	1,0
III	200	2000	10

II ВАРІАНТ: (яструб – консумент III-го порядку)

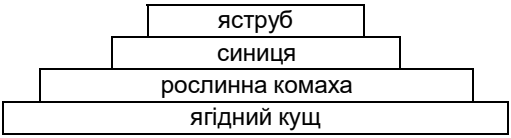


Рис. 2. Екологічна піраміда біомас за чотирма трофічними рівнями

Аналогічно алгоритму розв'язку I варіанта, маємо такі резуль-тати (табл. 4):

Таблиця 4

Результати розрахунків II варіанту

Номер трофічного рівня	Біомаса організмів, кг	Маса ксенобіотика, г	Концентрація ксенобіотика, г/ кг
I	200000	2000	0,01
II	20000	2000	0,1
III	2000	2000	1,0
IV	200	2000	10

Самостійні завдання

Задача 1. До екосистеми ставу входять такі організми: водо-рості багатоклітинні; дафнія; жаба; карась; окунь; сапрофітні А. Складіть схему трофічної мережі цієї екосистеми.

Б. Розрахуйте можливу концентрацію свинцю в тілі окуня, якщо його концентрація у біомасі водоростей 0,3 г на кг. Маса водо-ростей – 700 кг.

Задача 2. На рисунку 3 показано передачу ксенобіотика по трофічних рівнях біоценозу.

А. Складіть схему даного трофічного ланцюга.

Б. Розрахуйте можливу концентрацію ДДТ у зеленій біомасі дерев, якщо його концентрація у ґрунті становила 0,07 мг/кг (ГДКДДТ = 0,100 мг/кг). Маса дрозда – 1,2 кг. Зробіть відповід-ний висновок.

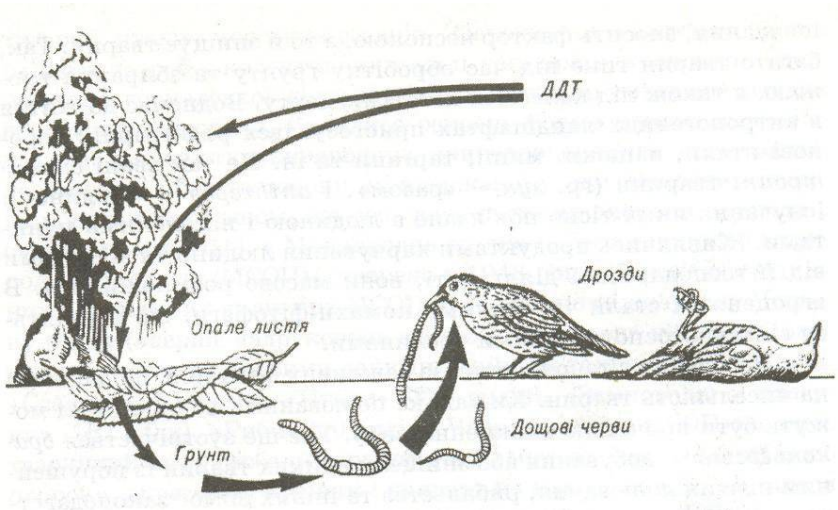


Рис. 3. Передача ксенобіотика по ланцюгу живлення

Задача 3. Видове різноманіття біогеоценозу лісу: трава; заєць; вовк; ягідний кущ; рослинна комаха; павук; синиця; яструб; бак-терії – сапрофіти.

А. Розрахуйте яка біомаса ягідних кущів необхідна для того, щоб біомаса яструбів у лісовому біогеоценозі становила 800 кг? Розглянути всі можливі варіанти.

Б. Розрахуйте можливу концентрацію свинцю в траві масою 20 тонн цього ж біогеоценозу, якщо концентрація свинцю в тілі яструба становила 7 г на кг біомаси.

ТЕМА 7. Розрахунок коефіцієнта екологічно-відповідних умов проживання людини

Мета роботи: визначення найсприятливіших умов навколишнього природного середовища для гармонійного розвитку людини.

Основні поняття: природне середовище, коефіцієнт природ-них умов, забезпеченість орними землями, зміни атмосферного тиску, сейсмічний стан, властивості сонячної радіації, величина атмосферних опадів, температурний режим, валовий внутріш-ній продукт (ВВП).

На допомогу студенту

Природний і людський фактори є невід'ємними частинами єдиної глобальної системи. Однак темпи і спрямованість розвитку природних і антропогенних процесів не завжди узгоджуються між собою. Крім того, соціальні процеси історично обумовлю-ються непідвладними природі суспільними закономірностями. Внаслідок цієї неузгодженості виникає переважна більшість гло-бальних екологічних проблем, серед яких першочерговими є про-блема ресурсів живої природи, питної води, просторова, енерге-тична, загальноресурсна і технологічна проблеми.

Розвиток промислового виробництва, заснованого на використанні ресурсного і технологічного потенціалу, неминуче поро-джує дисгармонію у системі „природа – суспільство". Свідченням цього є техногенна деградація природних ресурсів, ландшафтів та ін. Наприклад, в Україні відносно чисті території не переви-щують 7 % від загальної площі, а на 68 % екологічна ситуація є несприятливою для здоров'я людини. У багатьох країнах терито-рії екологічних катастроф досягають 1 % загальних їх площ.

Для встановлення коефіцієнта екологічної відповідності умов проживання людини використовують багато факторів. Інтегруючим серед них є величина валового внутрішнього про-дукту (ВВП) в розрахунку на 1 особу населення області. Адже, чим багатша область, тим більше коштів спрямовує вона на охорону навколишнього середовища.

Інтегральний коефіцієнт екологічної відповідності ($К_{ев}$) обчислюють за такою формулою:

$$К_{ев} = \frac{1}{е} \sum i \cdot в,$$

де **$К_{ев}$** – коефіцієнт екологічної відповідності;

е – кількість складових природного середовища); **і** –

коефіцієнт природних умов;

в – величина ВВП на одну людину (в тис. дол на 1 людину).

Методика розрахунку коефіцієнта природних умов. У системі відносин „людина – природа" особливо важливим є визначення екологічно безпечних умов проживання людини, основних складових середовища, які впливають на її розвиток і вдосконалення. Такими складовими є:

1) забезпеченість орними землями;
2) зміни атмосферного тиску;
3) сейсмічний стан;
4) властивості сонячної радіації;
5) величина атмосферних опадів;
6) температурний режим.

За цими складовими вираховують бали для кожної країни, потім методом зменшення цих балів у 10 разів отримують розра-хункові коефіцієнти. Сума 6-ти розрахункових коефіцієнтів ста-новить коефіцієнт природних умов.

Розрахунок забезпеченості орними землями. Коефіцієнт забезпеченості орною землею кожної людини вираховують за такою схемою: за вихідний показник береться 0,6 га як опти-мальна величина; збільшення площі на кожні 0,5 га має від-повідно зростаючий коефіцієнт; кожні 0,5 га нижче оптимуму мають відповідний понижуючий коефіцієнт. Наприклад: 2,1 га/л (гектар на людину) – 4 бали; 1,6 га/л – 3 бали; 1,1 га/л – 2 бали; 0,6 га/л – 1 бал; 0,1 га/л – 0,4 бала; 0,05 га/л – 0,3 бала; 0,09 га/л – 0,2 бала.

Величина показника забезпеченості орними землями на 1 людину залежить від площі кожної з держав, щільності розсе-лення і техногенного навантаження. Наприклад, в Україні при загальній площі 60,4 млн. га на ріллю припадає 34,2 млн га (55 %), але цей показник має тенденцію до зниження, що є наслідком, водної, вітрової і лінійної ерозії, а також невиваженого втру-чання людини.

Розрахунок впливу атмосферного тиску. Газова оболонка Землі створює постійний тиск на її, поверхню. Він може зміню-ватися залежно від географічних умов місцевості, особливос-тей атмосферної циркуляції, пори року, температури повітря та інших причин.

Найпоширенішими одиницями виміру тиску є міліметри ртутного стовпчика, бари і паскалі. Нормальний тиск при темпе-ратурі 0°С над рівнем моря на географічній широті 45° становить 760 мм рт. ст., що дорівнює 1013 мБар, або 1013,25 Па.

Один бар створює тиск силою 1 кг на 1 $см^2$, який вважають рівним одній атмосфері.

У процесі дослідження впливу атмосферного тиску на стан організму вивчали і медичні аспекти. Так, парціальний тиск

кисню у венозній крові становить 40 мм рт. ст. Для того щоб кисень з артеріальної крові міг „подолати" цей тиск та утворити оксигемоглобін, його тиск в артеріальній крові має бути вищим
і становити приблизно 40–60 мм рт. ст. Це можливо за умови, що парціальний тиск кисню у повітрі, яке людина вдихає, ста-новитиме не менше 70–80 мм рт. ст., а в альвеолярній крові – не менше 55– 60 мм рт. ст.

Карта ізобар містить інформацію про те, що у липні розпо-діл атмосферного тиску у Західній і Східній півкулях північної широти на континентах змінюється від 1013 гПа до 1000 гПа.

Прийнявши за межу відліку 1010 гПа, тобто тиск 760 мм ртут-ного стовпчика, можна визначити бали з урахуванням підвищу-ючих і знижуючих величин тиску (табл. 1).

Таблиця 1

Шкала визначення бальності території
залежно від величини атмосферного тиску

Атмосферний тиск, гПа	Бали	Амосферний тиск, гПа
1010	10	
1009	9	1011
1008	8	1012
1007	7	1013
1006	6	1014
1005	5	1015
1004	4	1016
1003	3	1017
1002	2	1018
1001	1	1019
1000	0	1020

Найсприятливіші умови щодо стабільності атмосферного тиску на півночі Європи є в Норвегії, Швеції (1009– 1011 гПа), на півдні – у державах Середземномор'я (1009–1011 гПа). У Південно-Східній Азії найкращі умови за цим показником мають В'єтнам,

Лаос, Філіппіни. Знижені величини атмосферного тиску зафіксо-вані у Китаї, Афганістані, Туркменістані (1018 гПа).

Розрахунок сейсмічного стану. При визначенні екологіч-ної відповідності територій для проживання людини за сейсміч-ним станом беруть до уваги наявність вулканів і землетрусів за останніх 100 років (відсутність їх оцінюється в 0 балів). Залежно від площі вияву сейсмічних явищ в межах території держави, величина бала з від'ємним знаком дорівнює кількості складових за умови, що кожна держава поділена на 10 складових.

Розрахунок величини сонячної радіації. Із сонячною раді-ацією пов'язують поширеність хвороб органів кровообігу. Статистичні дані свідчать, що кількість загострень серцево-судинних захворювань та їхні наслідки пов'язані з хромосфер-ними спалахами на Сонці. Це припущення підтверджують результати аналізу частоти інфаркту міокарда протягом доби
в Києві, Санкт- Петербурзі та Караганді. Як з'ясувалося, в дні підвищеної сонячної активності кількість інфарктів міокарда
в 1,5–2 рази перевищує середньорічний рівень.

При визначенні вихідних показників величини сонячної раді-ації використовують 10-бальну систему її розподілу, беручи за початок відліку величину 60-70 ккал/1 $см^2$-рік, тобто пересічну величину, від якої найнижчою межею є 20 ккал/1 $см^2$-рік, а макси-мальною – 140 ккал/1 $см^2$-рік. Отже, 60–70 ккал/1 $см^2$-рік сонячної енергії, або 10 балів, є оптимальною величиною сонячної радіації, яка сприяє нормальному розвиткові людського організму (табл. 2).

Розрахунок температурного режиму. Враховуючи, що середньомісячна температура найтеплішого місяця дещо вища від середньорічної, яка може становити +21°С, за вихідну взято температуру +28°С, що зумовило певну залежність (табл. 3).

Розрахунок обсягу атмосферних опадів. Для визначення бальності опадів використовують карту розподілу атмосферних опадів на Землі, відповідно до якої для всіх країн Західної півкулі оптимальна кількість опадів становить 2–3 бали.

Таблиця 2

Шкала визначення бальності території залежно від величини сонячної радіації

Сонячна радіація, ккал/1 см$_2$ -рік		Бали	Сонячна радіація, ккал/1 см$_2$ -рік	
70	–	10	–	70
60–50	–	8	–	70–80
50–40	–	6	–	80–90
40–30	–	4	–	90–100
30–20	–	2	–	100–110
<20	–	10	–	>110

Таблиця 3

Шкала визначення бальності території за температурним режимом

Температура, + °С	Бали	Температура, +°С
28	10	28
27	9	29
26	8	30
25	7	31
24	6	32
23	5	33
22	4	34
21	3	35
20	2	36
19	1	37
18	0	38

Градаційну бальність розраховують на основі умовних позна-чень: <250 мм, 250–500, 500–1500, 1500–2500, >2500 мм. За опти-мальну взято кількість опадів липня, що змінюється від 500 до 1500 мм – її оцінено в 3 бали. Кількість опадів від 250–500 і 500– 2500 має 2 бали. Максимальна (>2500) і мінімальна (<250) кіль-кість опадів – 1 бал.

Хід роботи

Завдання 1. Розрахувати коефіцієнт природних умов від-повідних областей України за описаною вище методикою (табл. 4-6).

Таблиця 4

Розрахунок коефіцієнта природних умов на прикладі Київської області

№ п/п	Показник	Величина показника	Бали	Коефіцієнт
1	Атмосферний тиск, гПа	1012	?	?
2	Сейсмічний стан	------	?	?
3	Сонячна радіація, ккал/ $см_2$-рік	92	?	?
4	Атмосферні опади, мм	570-610	?	?
5	Середня температура найтеплішого місяця, +°С	20	?	?
6	Забезпеченість зем-лею, га/люд.	0,78	?	?
Коефіцієнт природних умов		?		

Таблиця 5

Розрахунок коефіцієнта природних умов на прикладі Чернігівської області

№ п/п	Показник	Величина	Бали	Коефіцієнт
1	Атмосферний тиск, гПа	1003	?	?
2	Сейсмічний стан	------	?	?
3	Сонячна радіація, ккал/ $см_2$-	96	?	?
4	Атмосферні опади, мм	550-660	?	?
5	Середня температура найтеплішого місяця,	21,5	?	?
6	Забезпеченість землею, га/люд.	0,61	?	?
Коефіцієнт природних умов		?		

Таблиця 6

Розрахунок коефіцієнта природних умов на прикладі Дніпропетровської області

№ п/п	Показник	Величина показника	Бали	Коефіцієнт
1	Атмосферний тиск, гПа	1016	?	?
2	Сейсмічний стан	------	?	?
3	Сонячна радіація, ккал/ см2-	96	?	?
4	Атмосферні опади, мм	550-610	?	?
5	Середня температура найтеплішого місяця, +°С	22,5	?	?
6	Забезпеченість землею, га/люд.	0,61	?	?
Коефіцієнт природних умов		?		

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

1. Величина ВВП на душу населення в Київській області (2004 р.) становила 6652 грн/1 л-рік, що дорівнювало 1315 дол/1 л-рік.
2. Величина ВВП на душу населення в Чернігівській області (2006 р.) становила 3361 грн/1 л-рік, що дорівнювало 660 дол/1 л-рік.
3. Величина ВВП на душу населення в Дніпропетровській області (2006 р.) становила 14913 грн/1 л-рік, що дорівню-вало 2752 дол/1 л-рік.

ТЕМА 8. Оцінка рівня забруднення автотранспортом атмосферного повітря чадним газом (СО) розрахунковим методом

Мета роботи: Оцінити завантаженість ділянки вулиці різ-ними видами автотранспорту, порівняти у цьому відношенні різні вулиці. Зібрані параметри використати для розрахунку

рівня забруднення повітряного середовища відпрацьованими газами автомобілів за концентрацією (оксиду карбону II) в мг/м³.

Основні поняття: забруднення, забрудники, джерела забруднень, моніторинг навколишнього середовища, ГДК та його різновидності, ГДВ, ефект сумації.

Методичні вказівки до першої частини роботи

1. Студенти поділяються на групи по 3–4 особи (один рахує, один записує, інші оцінюють обстановку). Студентів попередньо необхідно проінструктувати, потім розмістити на певних ділянках різних вулиць з одностороннім рухом. У випадку двостороннього руху кожна група повинна розміститися на своєму боці.

2. Інтенсивність руху автотранспорту визначають методом підрахунку автомобілів 3 рази по 20 хв. в кожному із термінів. Підрахунок проводять методом позначень.
3. На кожній точці спостережень проводять оцінку вулиці за такими параметрами:
   – ***Тип вулиці:*** міські вулиці з односторонньою забудовою. (набережні, естакади, високі насипи), житлові вулиці з двосторонньою забудовою дороги, дороги у виїмці, магістральні вулиці та дороги з багатоповерховою забудовою з двох боків, транспортні тунелі та ін.
   – ***Нахил.*** Визначається екліметром або приблизно.
   – ***Швидкість вітру.*** Визначається анемометром.
   – ***Відносна вологість повітря.*** Визначається психрометром.
   – ***Наявність захисної смуги з дерев*** (видовий склад)
4. Автомобілі розділяють на п'ять категорій: легкі, середні та важкі вантажні (дизельні), автобуси, легкові.
5. Результати підрахунків оформляють у вигляді таблиці (табл. 1).

Відповідно до даних, наведених у таблиці, будують графік і оцінюють рух транспорту на окремих вулицях.

6. Проведіть порівняння сумарного завантаження різних вулиць міста в залежності від типу автомобілів, поясніть від-мінності.

7. Підсумком першої частини роботи вважається сумарна оцінка завантаження вулиць автотранспортом згідно з ГОСТ-17.2.2.03-77: низька інтенсивність руху – 2,7-3,6 тис. автомобілів за добу, середня – 8-17 тис. і висока – 18-27 тис.

Таблиця 1

Зведена таблиця кількості автомобілів

Тип автомобіля	Одиниць	Частка від загальної кількості
Легкий вантажний		
Середній вантажний		
Важкий вантажний (дизельний)		
Автобус		
Легковий		
Всього автомобілів		

Методичні вказівки до другої частини роботи

1. За результатами даних першої частини роботи накресліть спеціальну таблицю (табл. 2), в якій зазначте варіант, тип вулиці, поздовжній нахил, відносну вологість повітря, швидкість вітру, тип перехрестя та інтенсивність руху автомобілів за годину (N).

2. *Розрахунки концентрації СО* проведіть за формулою Бегма (1984), модифікованою Шаповаловим (1990):

$$\mathbf{Kco=(0,5+0,01 \cdot N \cdot Kt)Ka \cdot Kh \cdot Kc \cdot Kv \cdot Kp},$$

де **0,5** – фонове забруднення атмосферного повітря нетранспортного походження, мг/м³;

N – сумарна інтенсивність руху автомобілів на міській дорозі, автомобілів за год.;

Кт – коефіцієнт токсичності автомобілів за викидами в атмосферне повітря оксиду вуглецю (II);

Таблиця 2

Результати обстежених автомагістралей

Тип вулиці	Поздовжній ухил	Швидкість вітру	Відносна вологість повітря	Тип перехрестя	N
Дорога з багатоповерховою забудовою з двох сторін	0°	1	100	Регульоване зі світлофорами, звичайне	200
Транспортний тунель	2°	2	90	Регульоване зі світлофорами, кероване	250
Вулиця з односторонньою забудовою	4°	3	80	Саморегульо-ване	300
Вулиця з одноповерховими будівлями	6°	4	70	Нерегульоване із зниженням швидкості	350
Транспортна галерея	8°	5	60	Нерегульоване кільцеве	400
Дорога багатоповерховою забудовою з двох сторін	0°	6	50	Нерегульоване з обов'язковою зупинкою	450
Транспортний тунель	2°	1	80	Регульоване зі світлофорами, звичайне	350
Міська вулиця з односторонньою забудовою	4°	2	70	Регульоване зі світлофорами, кероване	500
Вулиця з одноповерховими будівлями	6°	3	60	Саморегульо-ване	550
Транспортна галерея	8°	4	50	Нерегульоване із зниженням швидкості	600

Ка – коефіцієнт, що враховує аерацію місцевості;

Кн – коефіцієнт, що враховує зміни забруднення атмосфер-ного повітря оксидом Карбона (II) в залежності від величини поздовжнього нахилу;

Кс – коефіцієнт, що враховує зміни концентрації оксиду вуг-лецю (II) в залежності від швидкості вітру;

Кв – коефіцієнт, що враховує зміни концентрації оксиду вуг-лецю (II) в залежності від вологості повітря;

Кп – коефіцієнт збільшення забруднення атмосферного повітря оксидом вуглецю (II) біля перехресть.

3. *Коефіцієнт токсичності* автомобілів визначте як середній для потоку автомобілів за формулою:

$$Кт=\sum Pi\ Кті,$$

де **Рі** – склад автотранспорту в частках одиниці;

Кті – визначається за таблицею 3

Наприклад: коефіцієнт токсичності автомобілів:

$$Кт = 0,1\cdot 2,3+0,1\cdot 2,9+0,05\cdot 0,2+0,05\cdot 3,7+0,7\cdot 1=1,41.$$

Таблиця 3

Токсичність викидів різних автомобілів

Тип автомобіля	Коефіцієнт Кті
Легкий вантажний	2,3
Середній вантажний	2,9
Важкий вантажний (дизельний)	0,2
Автобус	3,7
Легковий	1,0

4. *Значення коефіцієнта Ка*, який враховує аерацію місцево-сті, визначте за таблицею 4.

Таблиця 4

Аерація місцевості

Тип місцевості за ступенем аерації	Коефіцієнт Ка
Транспортні тунелі	2,7
Транспортні галереї	1,5
Магістральні вулиці та дороги з багатоповерховою забудовою з двох сторін	1,0
Житлові вулиці з одноповерховими будівлями; вулиці та дороги у виїмці	0,6
Міські вулиці та дороги з односторонніми будівлями, набережні, естакади, високі насипи	0,4
Пішохідні тунелі	0,3

5. *Значення коефіцієнта Кн*, який враховує зміни забруднення повітря оксидом Карбону (II) в залежності від величини поздовж-нього нахилу, визначте за таблицею 5.

Таблиця 5

Поздовжній нахил місцевості

Поздовжний нахил, °	Коефіцієнт Кн
0	1,00
2	1,06
4	1,07
6	1,18
8	1,55

6. *Коефіцієнт зміни концентрації оксиду Карбону (II)* в залеж-ності від швидкості вітру Кс визначте за таблицею 6.

Таблиця 6

Швидкість вітру

Швидкість вітру, м/с	Коефіцієнт Кс	Швидкість вітру, м/с	Коефіцієнт Кс
1	2,70	4	1,20
2	2,00	5	1,05
3	1,50	6	1,00

7. *Значення коефіцієнта Кв*, що визначає зміни концентрації оксиду Карбону (II) в залежності від відносної вологості повітря, наведено в таблиці 7.

Таблиця 7

Вологість повітря

Відносна вологість, %	Коефіцієнт Кв	Відносна вологість, %	Коефіцієнт Кв
100	1,45	70	1,00
90	1,30	60	0,85
80	1,15	50	0,75

8. Коефіцієнт збільшення забруднення повітря оксидом Карбону (II) біля перехрестя Кп наведено в таблиці 8.

Якщо перехрестя ***відсутнє***, то коефіцієнт ***Кп*** ми не використовуємо!!!

Таблиця 8

Типи перехресть автодоріг

Тип перехрестя	Коефіцієнт Кп
Регульоване перехрестя зі світлофорами звичайне	1,8
Регульоване перехрестя зі світлофорами кероване	2,1
Саморегульоване перехрестя	2,0
Нерегульоване перехрестя зі зниженням швидкості	1,9
Нерегульоване перехрестя кільцеве	2,2

9. Підставте значення коефіцієнтів у формулу пункту 2, розрахуйте ***рівень забрудненості атмосферного повітря оксидом Карбону (II)***.

Наприклад: Кco=(0,5+0,01•500•1,41)1•1,06•1,20•1,00=9,6 мг/м³

10. Тепер порівняйте концентрацію CO отриману вами для відповідної урбоекосистеми з ГДКСО для атмосферного повітря.

ГДК викидів автотранспорту за оксидом вуглецю (II) дорівнює 5 мг/м³.

11. Зробіть висновки про рівень забруднення викидами автотранспорту. При цьому врахуйте, що зниження рівня вики-дів можливе завдяки таким заходам:

– заборона руху автомобілів;

– обмеження інтенсивності руху до 300 автомобілів за годину;

– заміна карбюраторних вантажних автомобілів дизельними;

– встановлення на автомобілі фільтрів.

СЛОВНИК ЕКОЛОГІЧНИХ ТЕРМІНІВ

Абіотичне середовище – сукупність неорганічних умов існу-вання організмів (сонячне світло, тепло, материнська порода, повітря, вода).

Адаптація – процес формування ознак у організмів, що забезпечують їх існування в умовах того чи іншого середовища.

Ареал – область поширення: 1) систематичної групи живих організмів (виду, роду тощо); 2) визначеного типу угруповань; 3) подібних умов; 4) подібних об'єктів (населених місць, тощо).

Баланс екологічних компонентів – кількісне сполучення екологічних компонентів (енергії, газів, води, субстратів, рослин-продуцентів, тварин-консументів та організмів-редуцентів), що забезпечує екологічну (натуральну, природну) рівновагу, яка й дозволяє формуватися та підтримуватися екосистемі визначеного типу.

Безвідхідна технологія – технологія, що дає теоретично досяж-ний мінімум відходів усіх видів виробництва. Містить у собі комплекс заходів, що забезпечують мінімальні втрати при-родних ресурсів при виробництві сировини, палива й енергії, а також максимальну ефективність і економічність їхнього застосування.

Біогеоценоз – історично сформований взаємозумовлений комп-лекс живих і неживих компонентів *певної ділянки* земної поверхні, пов'язаних між собою обміном речовин і енергії.

Біоіндикатори – група особин одного виду або угруповання, за наявністю, кількістю і станом яких, а також за їх поведінкою визначають зміни в довкіллі.

Біотехнологія – використання живих організмів у виробництв-ві та переробці різноманітних продуктів. Термін з'явився у 70-ті роки 20 століття у зв'язку з успіхами молекулярної

генетики. Сучасні **Б.** широко використовують методи генної інженерії. З розвитком **Б.** пов'язують вирішення проблем забезпечення населення планети продуктами харчування, мінеральними ресурсами, енергією (біогаз, біодизель) та вирішення проблемохорони і збереження довкілля.

Біологічна різноманітність – кількість живих видів – рослин, тварин і мікроорганізмів.

Біом – велика регіональна або субконтинентальна біоси-стема (сукупність біоценозів), яка характеризується певним основним типом рослинності або іншою характерною особ-ливістю ландшафту.

Біомаса – кількісна оцінка живої речовини, виражена в одини-цях маси або енергії, що припадає у даний час на одиницю площі чи об'єму.

Біота – історично сформована сукупність рослин і тварин, об'єд-наних загальною областю поширення.

Біотоп – (місце мешкання виду) – обмежена в просторі сукуп-ність умов абіотичного і біотичного середовища, яка забезпе-чує весь цикл розвитку особин, популяцій або виду взагалі.

Біосфера – (грецьк. „біос" – життя, „сфера" – оболонка) – оболонка Землі, в якій існує життя.

Біоценоз – сукупність популяцій, пристосованих до спільного існування на даній території.

Викид(и) – короткочасне або за визначений час (година, доба) надходження в навколишнє середовище будь-яких забруд-нень. Розрізняють: 1) **В.** від окремого джерела; 2) сумарний **В.** на площі міста, регіону, держави, їхньої групи, світу в цілому.

Відновлення природних ресурсів – комплекс заходів, спрямова-них на одержання природних ресурсів у кількості, близькій до вихідної. Досягається за допомогою штучних заходів після повного або часткового виснаження цих ресурсів (наприклад, реінтродукція рослин, реакліматизація тварин, відновлення лісів, тощо).

Вода технічна – вода, яка використовується у побуті та промисловості, однак не вважається придатною для пиття та приготуванню їжі.

Водомісткість виробництва – кількість води, яка використову-ється для одержання одиниці готової продукції.

Водоочищення – процес доведення якості води, що надходить у водогінну мережу, до встановлених нормативами показників.

Водопостачання оборотне – відносно швидке повторне надходження раніше використаної води в технологічні цикли або побутові водогінні мережі після її очищення. У деяких галузях промисловості перевищує 80 % усієї води, що використовується.

Гармонізація відносин суспільства і природи – сукупність заходів, спрямованих на зменшення техногенного тиску на довкілля, збереження біосфери і відтворення екосистем.

Генофонд – сукупність генів однієї групи організмів (*вид, популя-ція тощо*), що характеризується певним якісним складом та чисельністю.

Гідросфера – перервна водна оболонка Землі, представ-лена ріками, озерами, морями і океанами.

Глобальне забруднення – забруднення, що порушує природні фізико-хімічні, біологічні показники всієї біосфери і виявля-ється в будь-якій точці поверхні нашої планети.

Гранично допустима концентрація (ГДК) – прийнятий законом санітарно-гігієнічний норматив кількості шкідливої речо-вини в середовищі на рівні, коли вона практично не викли-кає несприятливих наслідків в організмі людини.

Гранично допустиме надходження (ГДН) – кількість речовини (забруднювача),що надходить до певної території за одиницю часу в кількості, яка утворює концентрації, не вищі за вста-новлені ГДК.

Гранично допустимий викид (ГДВ) – кількість (об’єм) забруд-нюючої речовини за одиницю часу, перевищення якої (якого) призводить до несприятливих наслідків в природному середо-

вищі або є небезпечним для здоров'я людини (тобто веде до перевищення ГДК).

Гранично допустимий скид (ГДС) – 1) науково-технічний нор-матив, який встановлюється з урахуванням ГДК речовин в місцях водовикористання (в залежності від виду водовикори-стання), асимілюючої здатності екосистеми водного об'єкту, перспектив розвитку регіону та оптимального розподілу між водоспоживачами маси речовин, що скидаються ними із стіч-ними водами; 2) ліміт витрачання стічних вод і концентрації домішок, що в них містяться.

Детрит (синон. мортмаса) – відмерла біомаса. Дрібні частки органо-мінерального походження, що утворюються з залиш-ків померлих організмів та продуктів їх виділення. На його поверхні активно розвиваються бактерії. Служить їжею для багатьох організмів, що мешкають у водному та ґрунтовому середовищах.

Дефоліанти – хімічні речовини, що викликають опадання листя рослин.

Допустимі границі змін середовища – мінімально та макси-мально критичні величини параметрів стану природного сере-довища, в межах яких воно зберігає стійкість і не руйнується.

Ємність середовища – здатність природного середовища абсор-бувати без змін свого стану неприродні впливи зовнішніх факторів (сторонні речовини, надлишкова енергія та ін.).

Евтрофна водойма – високопродуктивна водойма, багата на рослинність. Для неї характерна низька прозорість води, від-носно підвищена мінералізація, накопичення в донних від-кладеннях біогенних та органічних речовин.

Екологічна експертиза – міжгалузеве екологічне дослідження, аналіз та оцінка передпроектних, проектних та інших мате-ріалів чи об'єктів, реалізація чи дія яких може впливати або впливає на стан довкілля та здоров'я людей і спрямована на підготовку висновків про відповідність запланованої чи

здійснюваної діяльності нормам і вимогам законодавства про охорону навколишнього природного середовища, забезпе-чення екологічної безпеки.

Екологічна ніша – сукупність факторів середовища, в межах якої можливе природне існування виду. Термін запропонований Дж. Грінелом в 1917 р. Екологічна ніша – це певне положення (виконувана роль, функція), яке займає вид у загальній системі біогеоценозу і яке зумовлює потреби в їжі, території та функції відтворення. Дуже влучно визначили це поняття Вільберг та Лаглер: „Середовище – це адреса, за якою мешкає даний вид, тоді як ніша додатково вказує на його заняття, його професію".

Екологічна піраміда – графічне зображення співвідношення трофічних рівнів. Може бути трьох типів – чисельності, біо-маси, енергії.

Екологічна катастрофа – 1) ланцюг порівняно швидких подій, що призводять до важких або безповоротних процесів дегра-дації природи (наприклад, утворення пустель на місці лісів) і (або) до її забруднення (зараження), що робить неможливим будь- який тип господарювання, або призводить до реальної небезпеки важких захворювань, людських смертей, або до мутагенних та канцерогенних ефектів і зростання генетич-них вад; 2) природна аномалія (тривала засуха, масовий мор худоби та ін.), яка виникає внаслідок прямого або опосередко-ваного впливу людини на природні процеси і призводить до гостро несприятливих екологічних, соціальних та економіч-них наслідків або масових захворювань, а іноді – до загибелі населення певного регіону; 3) велика аварія технічного харак-теру (АЕС, танкеру та ін.) або небезпечна господарська акція, наприклад поховання (дампінг) токсичних, радіоактивних та інших відходів в морях та океанах, що призводить до гостро несприятливих змін у середовищі.

Екологічне лихо – будь-яка (природна, природно- антропогенна, антропогенна) зміна природного середовища, яка викликає

погіршення здоров'я населення або небезпечне забруднення довкілля. Має різний ступінь: від виникнення напруженої екологічної ситуації і екологічної проблеми до власне еколо-гічного лиха і екологічної катастрофи.

Екологічно чистий продукт – продукт найвищої споживчої якості і конкурентоспроможності, що відповідає чинним екологічним стандартам і є сертифікованим з відповідним маркуванням.

Екологія – комплексна наука, що вивчає взаємозв'язки і взаємовідносини в природі між усіма її живими (у тому числі людиною) і неживими компонентами. Е. класифікується як система наукових знань та практичних дій щодо гармонізації співіснування суспільства і природи.

Екологія виду (аутекологія) – вивчає взаємовідносини виду (особини) з оточуючим середовищем.

Екологія загальна – наука про загальні закономірності взаємовідносин рослинних, тваринних, мікроорганізмів та середо-вища. У ній виділяються підрозділи: аутекологія, демекологія синекологія та глобальна екологія.

Екологія людини – наука, що розглядає біосферу, як екологічну нішу людства, вивчає природні, соціальні та економічні умови як фактори середовища мешкання людини, які забез-печують їй нормальний розвиток і розмноження.

Екологія популяції (демекологія) – розділ екології, що вивчає загальні закономірності динаміки чисельності та структури популяцій, а також взаємодії (конкуренція, хижацтво) між популяціями окремих видів.

Екологія прикладна – розглядає джерела антропогенних впливів, норми використання природних ресурсів, допустимі наванта-ження на довкілля, способи екологізації виробничих процесів.

В більш загальному вигляді – це розділ екології, який вивчає механізми руйнування біосфери людиною, розробляє заходи його запобігання і принципи раціонального використання природних ресурсів без деградації природного середовища.

Екологія угруповань (синекологія) – вивчає закономірності організації угрупувань (біоценозів), їх структуру і функці-онування, що проявляються, в першу чергу, як біотичний кругообіг і трансформація (перетворення) речовин в ланцю-гах живлення. Вивчає також взаємовідносини в системі „сус-пільство – довкілля".

Екологія часткова – вивчає весь комплекс взаємовідносин організмів конкретної таксономічної групи (екологія ссав-ців, екологія мікроорганізмів, екологія зайця та ін.) з середо-вищем.

Економіка природокористування – розділ економіки, що вивчає питання економічної оцінки природних ресурсів і оцінки збитків від забруднення навколишнього середовища.

Екосистема – це сукупність груп різних видів в екотопі, що взаємодіють між собою і з навколишнім середовищем таким чином, що зберігаються тривалий час завдяки обміну речо-вин, енергії та інформації.

Екотон – перехідна зона між зовнішньо різними біогеоцено-зами, яка має значне підвищення біорізноманіття порівняно з граничними біогеоценозами як наслідок крайового ефекту.

Екотоп – сукупність екологічних чинників у межах певного однорідного місцезнаходження (топу), зумовлена поєднан-ням і взаємодією компонентів неживої природи, характеризуючи певну однорідну ділянку землі.

Екоцид – значне пригнічення і загибель екосистем, різних орга-нізмів, зокрема й людей, під впливом різких (або довготрива-лих) змін одного чи комплексу екологічних чинників.

Ефект сумації – посилення дії одного чинника за наявності іншого. За наявністю в середовищі домішок, щодо яких визначено необхідність урахування сумісної шкідливої дії, як критерії для встановлення ГДК використовуються вимоги про виконання співвідношення:

$C_1/ГДК_1 + C_2/ГДК_2 + \ldots + C_n/ГДК_n \leq 1.$

Забруднювальна речовина – це будь-який природний або антропогенний фізичний чинник або хімічна речовина, біо-логічний вид, які потрапляють або виникають в середовищі життя у кількості, яка виходить за межу граничних природ-них коливань або середнього на даний час фону, або знахо-дяться в довкіллі в кількості, що перебільшує допустиму.

Зв'язки топічні – біологічні, фізичні або хімічні умови існування одного виду внаслідок життєдіяльності іншого. Найбільш чітко проявляються на прикладі консорцій, коли консорти знаходять на детермінантах сховану і житло (тобто місце для мешкання).

Зв'язки трофічні – тип відносин, коли консорти пов'язані з детермінантом трофічними зв'язками, тобто отримують від них їжу та енергію (наприклад, комахи – фітофаги, що жив-ляться листям, деревиною, плодами).

Зелена книга – зведення відомостей про рідкісні, зникаючі і типові рослинні *угруповання*, які потребують особливої охорони.

Зелена книга України – набула статусу законодавчого акта в 1997 році. До її першого видання занесено понад 120 *рослин-них угруповань*.

Земна кора – верхня оболонка Землі, яка включає літосферу, гід-росферу та атмосферу.

Зона екологічного лиха – територія з дуже сильним і стійким забрудненням (понад 10 ГДК), руйнівною втратою продук-тивності, тобто з практично безповоротною трансформацією екосистем, що майже повністю вилучає їх з господарського використання. Деградовані землі тут складають понад 50 % території.

Зона екологічного ризику – територія з підвищеним забруднен-ням (2-5 ГДК), помітним зниженням продуктивності екосис-тем. Деградація земель тут охоплює 5-20 % території. Однак при умові послаблення антропогенного навантаження ще можливе поліпшення екологічної ситуації, покращення

якості та поповнення відповідних ресурсів, відновлення структурно-функціональної цілісності ландшафтів.

Зона екологічної кризи – територія з сильним забрудненням (понад 5-10 ГДК) та поривчастим зниженням продуктивності екосистем. Деградовані землі тут займають 20-50 % території, а господарське їх використання можливе лише як вибіркове. Структурно-функціональна цілісність ландшафтів втрачає стійкість; порушення носять важко поворотний характер.

Канцероген – фактор, здатний викликати розвиток злоякісних новоутворень, або сприяти їх виникненню з нормальної тка-нини.

Кислотні дощі – атмосферні опади, які утворені розчинними кислотними оксидами антропогенного походження і мають pH<5,6.

Коеволюція – паралельний, спільний розвиток людства і при-роди.

Кругообіг речовин антропогенний – складний процес забез-печення життя суспільства за рахунок речовин та енергії, вилучених з природи. Цей кругообіг поки що в цілому еколо-гічно недосконалий (на відміну від біотичного кругообігу), бо починається з захоплення природного ресурсу і закінчується утворенням величезного обсягу шкідливих відходів (основна частка яких не здатна до природного саморуйнування для вихідних елементів); він розімкнений у більшості своїх ланок, а тому не має„кругообігу життя", властивого біосфері взагалі, і може бути названий кругообігом лише умовно. Він втручається до структури природного кругообігу речо-вин, руху води, переміщення ґрунту і породи. Замкненість антропогенного кругообігу може бути забезпечена тільки врівноваженням процесу синтезу органічної речовини про-цесом розкладання її на вихідні мінеральні елементи, тобто шляхом повної утилізації промислових та побутових відхо-дів (в ланцюгу „сировина – виробництво – продукт праці –

сировина"), що потребує свідомого контролю і регулювання з боку людини в системі „виробництво – природні ресурси".

Кругообіг речовин біологічний – кругообіг хімічних речовин, пов'язаний з життєдіяльністю живих організмів. В різнома-нітних географічних умовах має різну інтенсивність, показ-ником якої може бути, наприклад, швидкість накопичення та розкладання органічних речовин опадаючого листя. Остання коливається від 50 (заболочені ліси з вкрай повільним круго-обігом) до 0,1 (вологі тропічні ліси, де підстилка практично не встигає утворитися); в степах цей показник наближається до 1-1,5, в широколистяних лісах складає 3-4. В розвинених екоси-стемах біологічний кругообіг починається з первинної підсис-теми (сітки) виїдання і закінчується вторинною підсистемою (сіткою) розкладання органічної речовини. Сітка виїдання (за Е.Одумом – „пасовищна") характеризується тим, що орга-нізми попередньої ланки живляться організмами наступної ланки трофічного ланцюгу, який починається з фотосинтетиків (наприклад, „рослини – травоїдні тварини – хижаки") і в якому превалюють аеробні (кисневі) процеси. Сітка розкладання (за Е. Одумом – „детритна") починається з органічних залишків (детриту) і здійснюється детритофагами різних систематичних груп і закінчується редуцентами, які завершують розкладання органічної речовини до вихідних мінеральних компонентів. У випадках перевантаження екосистеми мертвою органічною речовиною (детритом) переваги набуває сітка розкладання, в той час як сітка виїдання скорочується (або зовсім зникає) та все більшої сили починають набирати анаеробні (безкисневі) процеси. Найбільш повного розвитку „детритна" сітка набуває, наприклад, в екосистемах очисних споруд (аеротенки з актив-ним мулом), а також у чорноземах, глибинних ділянках океа-нів і морів, у мулах евтрофних водойм та ін.

Кругообіг речовин геологічний – сукупність абіогенних та біогенних циклів, що відбуваються протягом геологічного часу.

Крайовий (пограничний) ефект – бурхливий прояв життя на ділянках розподілу двох середовищ мешкання організмів (наприклад, поверхнева плівка акваторії океану – це межа між океаном і атмосферою; поверхневий шар донних відкла-дів – це межа між водною товщею і днищем водойми; при-бережна смуга – це межа між сушею та водою та ін.), де спо-стерігається надвисока чисельність та активність багатьох організмів.

Кризовий стан середовища – параметри стану природного середовища наближаються до допустимих меж змін, перехід через які тягне втрату стійкості екосистеми та призводить до її руйнування.

Ксенобіотики – сторонні для живої природи шкідливі речовини (пестициди, препарати побутової хімії та ін..), які довгий час залишаються в незмінному стані, порушуючи нормальний хід природних процесів в екосистемах.

Літора́ль (Від лат. „litoralis" – береговий, прибережний) зона узбережжя морського дна, що осушується під час відпливу. Розташована між рівнем найвищого припливу і найнижчого відпливу. Ширина її звичайно 10–15 м, хоча в окремих випад-ках може досягати і декількох кілометрів. У озерах – це зона з донною рослинністю.

Літосфера – тверда поверхня Землі, представлена її верхніми водонепроникними шарами глибиною до 5 км.

Моделювання – метод дослідження, при якому вивчається як сам об'єкт дослідження, так і інші об'єкти, що знаходяться з ним в певному співвідношенні.

Моніторинг довкілля – система спостережень, оцінки та прогнозування стану довкілля, на основі яких даються науково-обґрунтовані пропозиції на підтримку управлінських рішень.

Мутаген – будь-який фактор, що викликає мутацію, у тому числі: фізичні мутагени (рентгенівські промені, нейтрони, протони); фізико-хімічні мутагени (волокна азбесту та ін.); хімічні мута-

гени (етиленамін, бензапірен, поліхлорбіфеніли, азотна кис-лота та ін.).

Озоновий шар – шар атмосфери, що лежить на висоті 20-25 км, з підвищеною концентрацією молекул озону.

Охорона природного середовища – комплексна система захо-дів, спрямована на збереження, раціональне використання та відтворення природних ресурсів, в тому числі – на збере-ження екологічного різноманіття біосфери, земних надр, водних ресурсів, атмосферного повітря. Для досягнення мети використовуються такі форми природоохоронної діяльності: створення заповідних комплексів; регламентація використан-тання природних ресурсів (розробка лімітів), організація їх оцінки та обліку, підготовка кадрів для інспекції та проекту-вання різних споруд, розробка механізмів і технологій, які б забезпечували екологічно безпечну експлуатацію природних ресурсів тощо.

Оцінка природних ресурсів – якісне і (або) кількісне визначення економічної, соціальної та (або) екологічної цінностей (значимостей) ресурсу в коштах або в умовних одиницях відно-шення до нього людей (на підставі громадського опитування або знання настрою людей).

Висока або низька економічна (коштовна) оцінка не завжди співпадає з соціальною та екологічною і навпаки.

Оцінка стану природного середовища – співвідношення реаль-ної ситуації з ідеальною або тимчасовою нормою згідно стан-дартизованих перемінних.

Оцінка збитків від забруднення – визначення економічних та позаекономічних втрат, зв'язаних з явищами, причиною яких служить фізичне, хімічне та біологічне забруднення середовища. Як правило, визначається в коштах, які в даному випадку виступають не тільки як економічний показник, але й як умовна міра соціальних і економічних збитків. Економічна (коштовна) оцінка можлива лише в кінцевих величинах, в той

час як соціальний збиток може бути нескінченним при безповоротних втратах головних цінностей: виду тварин або рос-лин, людського життя, пам'ятників культури та ін.

Оцінка збитків від порушення природного балансу визна-чення економічних та позаекономічних втрат, пов'язаних з безпосередніми і опосередкованими наслідками докорінної зміни середовища життя та громадського виробництва внас-лідок порушення екологічної рівноваги. Сума оцінки включа-ється до екологічної вартості вилучених природних ресурсів.

Оцінка економічна – визначення економічного значення (в кош-тах, балах або натуральних величинах) ресурсів, об'єктів, змін середовища життя чи екологічних умов ведення господарства.

Парниковий ефект – утворення в атмосфері шару повітря з підвищенною концентрацією так званих парникових газів (вуглекислого газу, метану та ін.), який не пропускає теплове випромінення земної поверхні, що призводить до глобаль-ного потепління клімату.

Популяція – сукупність особин одного виду, здатна до самовідновлення, відмежована від інших аналогічних сукупностей цього самого виду екологічними чи біологічними бар'єрами, що ускладнює обмін генетичною інформацією.

Природні ресурси – конкретні види матерії та енергії (вода, ґрунт, мінерали, рослинність, тварини, газ, нафта, вугілля, торф та ін.), які використовуються в процесі життєдіяльності людини. Ресурси можуть бути відновлюваними та невіднов-люваними.

Природоємність – показник, який визначається співвідношен-ням обсягів використаних природних ресурсів і кінцевої про-дукції, що з них виробляється.

Природокористування раціональне – вивчення природних ресурсів, їх дбайлива експлуатація, охорона і відтворення з урахуванням не тільки дійсних, але і майбутніх інтересів роз-витку народного господарства і збереження здоров'я людей.

Продуктивність біологічна – здатність біоценозів (або їхніх компонентів) підтримувати певну швидкість відтворення своїх складових. Мірою біологічної продуктивності є біомаса, утво-рена за одиницю часу (сезон, рік тощо) на одиницю площі чи об'єму і виражається найчастіше в грамах вуглецю чи сухої органічної речовини. Біологічна продуктивність – один з най-важливіших проявів біотичного кругообігу речовин.

Рекреація – система заходів для відновлення здоров'я та працездатності людей шляхом відпочинку поза постійним житлом на спеціалізованих територіях (санаторій, ліс, річка, море та ін.).

Рекультивація земель – система заходів, спрямованих на відновлення господарської цінності і комплексного поліпшення земель, пошкоджених у процесі господарської діяльності людини.

Ренатуралізація – ліквідація негативних наслідків господарсь-кої діяльності інженерними засобами. Наприклад: віднов-лення русел річок, ліквідація меліоративних систем, рекуль-тивація земель після гірничодобувних робіт, насадження лісосмуг та ін.

Репелент – речовина природного походження (або синтезована штучно), яка лякає тварин. В природних умовах це один з агентів алелопатії (хімічного впливу організмів, що мешкають поряд, один на одного); у господарстві – це одна з груп пестицидів.

Середовище – сукупність конкретних абіотичних та біотичних умов, в яких мешкає дана особина або вид. Середовище має три складових – природну, штучну і соціальну.

Стійкість середовища – здатність середовища до самозбере-ження і саморегулювання в межах, що не вища за певні кри-тичні величини гранично допустимих змін.

Сукцесія – послідовна природна або антропогенна заміна про-тягом часу одних біогеоценозів іншими на певній ділянці земної поверхні; закономірний спрямований процес самороз-витку угруповань організмів.

Техносфера – частина біосфери, трансформована під впливом техногенної діяльності людини.

Тропосфера – нижня частина атмосфери, висота якої доходить до 20 км., де життя вже немає, але відбувається міграція і обмін біогенних газів.

Трофічний рівень – сукупність організмів, які займають певне положення в загальному ланцюгу живлення. Співвідношення трофічних рівнів зображують у вигляді екологічних пірамід.

Урбанізація – 1) процес збільшення відносної площі міст у регі-оні; 2) процес пристосування видів тварин і рослин до умов існування в місті; 3) формування в місті специфічних для існу-вання організмів умов середовища.

Фактор – в перекладі з латинської означає „той, що діє", „той, що учиняє", тобто – це сила, чинник, що рухає будь-який процес або явище.

Фактори абіотичні – сукупність неорганічних умов мешкання організму. Поділяються на хімічні (склад атмосфери, вміст у ній різних домішок, склад морських та прісних вод, донних відкладень, ґрунтів) і фізичні (температура повітря, води, ґрунту, атмосферний тиск, напрямок вітру, течія, інсоляція, характер субстрату, радіаційний фон та ін.).

Фактори антропогенні – сукупність факторів, що виникають внаслідок господарської діяльності людини.

Фактори біотичні – сукупність організмів, життєдіяльність яких впливає на інші організми, тобто які можуть служити для них їжею, бути середовищем мешкання (наприклад, хазяїн для паразита), сприяти розмноженню (наприклад, комахи – опи-лювачі для квіткових рослин), завдавати хімічного, механіч-ного та іншого впливу.

Фактори екологічні – будь-яка умова середовища (окремі влас-тивості або елементи довкілля), яка діє на організм протягом хоча б однієї із стадій його життя. Поділяються на абіотичні, біотичні і антропогенні.

Хімічне споживання кисню (ХСК) – показник, який означає кількість кисню, що була витрачена на окислення органічної речовини під впливом сильнодіючого окислювача – біхро-мату калію.

Червона книга – збірка описів рідких видів рослин та тварин, що знаходяться під загрозою зникнення.

Якість води – характеристика складу та властивостей води, яка визначає її придатність для конкретних цілей використання.

Якість повітря – рівень потрібності його людині.

Якість ґрунту – характеристика складу і властивостей ґрунту, яка визначає її придатність для конкретних цілей використ-тання.

Якість середовища – ступінь відповідності природних умов потребам людей та інших живих організмів.

ВИКОРИСТАНА І РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

Основна література

1. Білявський Г.О. Основи загальної екології / Г.О. Білявський, М.М. Падун, Р.С. Фурдуй – К.: „Либідь", 2005. – 368 с.
2. Вернадский В.И. Биосфера и ноосфера. М.: Айрис, 2007. – 576 с.
3. Вернадський В.И. Биосфера. – М.: Мысль, 1967. – 376 с.
4. Дідух Я.П. Популяційна екологія. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.
5. Злобін Ю.А. Загальна екологія: навч. посібн. / Ю.А. Злобін, Н.В. Кочубей – Суми: Університетська книга, 2003. – 416 с.
6. Кучерявий В.П. Екологія. – Львів: Світ, 2001. – 386 с.
7. Кучерявий В.П. Загальна екологія. – Львів: Світ, 2010. – 520 с.
8. Некос В. Ю. Загальна екологія та неоекологія : підручник [В.Ю. Некос, А.Н. Некос, Т.А. Сафранов]. – Харків: ХНУ ім. В.Н. Каразіна, 2010. – 596 с.
9. Олійник Я.Б. Основи екології: підручник / Я.Б. Олійник, П.Г. Шищенко, О.П. Гавриленко. – К.: Знання, 2012. – 558 с.
10. Реймерс Н.Ф. Природопользование. – М.: 1990. – 638 с.
11. Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). – М.: Россия Молодая, 1994. – 367 с.
12. Сухарев С. М. Основи екології та охорони довкілля: навчаль-ний посібник для студентів вищих навчальних закладів / С.М. Сухарев, С.Ю. Чундак, О.Ю. Сухарева – К.: Центр навчаль-ної літератури, 2006. – 394 с.

Додаткова література

1. Білявський Г.О. Основи екології: теорія і практикум: навч. посібник / Г.О. Білявський, Л.І. Бутченко – К.: Лібра, 2006. – 368 с.

2. Білявський Г.О. Основи екологічних знань: навч. посібник / Г.О. Білявський, М.М. Падун, І.Ю. Костіков – К.: Либідь, 2001. – 368 с.
3. Боголюбов В.М. Моніторинг довкілля: підручник / В.М. Боголюбов, М.О. Клименко та ін. (за ред. В.М. Боголю-бова і Т.А. Сафранова) – Херсон: Грінь Д.С., 2011. – 530 с.
4. Боголюбов В.М. Стратегія сталого розвитку: навч. посібник / В.М. Боголюбов, В.А. Прилипко – Херсон: Олді-плюс, 2009. – 322 с.
5. Боголюбов В.М. Екологія з основами збалансованого природокористування: навчально-методичний посібник / В.М. Боголюбов, Л.І. Соломенко, О.Г. Предместніков, Ю.В. Пили-пенко – Херсон: Айлант, 2009. – 216 с.
6. Гандзюра В.П. Екологія: навчальний посібник для вищих навчальних закладів. – К.: ВГЛ „Обрії", 2008. – 356 с.
7. Джигирей В.С. Екологія та охорона навколишнього природ-ного середовища: навч посіб. – 4-те вид., випр. і доп. – К. : Т-во „Знання", КОО, 2006. – 319 с.
8. Дідух Я.П. Фітоіндикація екологічних факторів / Я.П. Дідух, П.Г. Плюта – К.: Наукова думка, 1994. – 280 с.
9. Екологічна енциклопедія / Редк.: А.В. Толстоухов (гол. ред.) та ін. Т. 1 – 3. – К. ТОВ „Центр екологічної освіти та інформації", 2007. – Т. 2: Є – Н. – 416 с.
10. Запольський А.К. Основи екології: підручник / А.К. Запольсь-кий, А.І. Салюк (за ред. К.М. Ситника) – К. Вища шк., 2003. – 358 с.
11. Злобін Ю.А. Основи екології: підручник. – К.: Лібра, 1998. – 248 с.
12. Крисаченко В.С. Людина і біосфера: основи екологічної антропології: підручник. – К.: Заповіт, 1998. – 688 с.
13. Кучерявий В.П. Урбоекологія. – Львів: Світ, 1999. – 360 с.
14. Лаврик В.І. Моделювання і прогнозування стану довкілля: підручник / В.І. Лаврик, В.М. Боголюбов, Л.М. Полетаєва, С.М. Юрасов, В.Г. Ільїна (за ред. В.І. Лаврика) – К.: ВЦ „Академія", 2010. – 400 с.

15. Милер Г.Т. Жизнь в окружающей среде. Ч. 1-3: пер. с англ. – М.: Прогресс-Пангея, 1994. – 256, 336, 400 с.
16. Мусієнко М.М., Серебряков В.В., Брайон О.В. Екологія. Охорона природи: Словник – довідник. – К.: Т-во „Знання", КОО, 2002. – 550 с.
17. Небел Б. Наука об окружающей среде (Как устроен мир) / Перевод з англ. Т. 1, 2. – М.: Мир, 1993. Т. 1. – 420 с. Т. 2. – 328 с.
18. Одум Ю. Экология: в 2 т. / Ю. Одум – М .: Мир, 1986. Т. 1. – 328 с., Т. 2. – 376 с.
19. Основи стійкого розвитку: навчальний посібник / За заг. ред. проф. Л.Г. Мельника. – Суми: "Університетська книга", 2005. – 654 с.
20. Потіш А.Ф. Екологія: Основи теорії і практикум: навчаль-ний посібник для студентів вищих навчальних закладів / А.Ф. Потіш А.Ф., В.Г. Медвідь, О.Г. Гвоздецький, З.Я. Козак – Львів: „Новий світ – 2000", „Магнолія плюс", 2003. – 296 с.
21. Радкевич В. Экология. Мн.: Вышэйшая школа, 1997. – 250 с.
22. Ревель П. Среда нашего обитания: В 4-х книгах. Пер. с англ. / П. Ревель, Ч. Ревель – М.: Мир, 1994. – 340, 296, 291, 191 с.
23. Ситник К.М. Словарь-справочник по экологии / К.М. Ситник, А.В. Гордецький, А.П. Брайон – К.: Наукова думка, 1994. – 666 с.
24. Соломенко Л.І. Загальна екологія: Навчально – методичний посібник для самостійного вивчення дисципліни. – К.: ТОВ „ДІА", 2010. – 170 с.
25. Соломенко Л.І. Загальна екологія: теоретичні основи і практи-кум. – К.: ТОВ „ДІА", 2010. – 176 с.
26. Яцик А.В. Екологічна безпека України. – К.: Генеза, 2001. 216 с.

ДОДАТКОВИЙ ІНФОРМАЦІЙНИЙ МАТЕРІАЛ

ДОДАТОК А
Основні закони аутекології

Закон біологічної стійкості. Сутність цього закону полягає в тому, що зона нормальної життєдіяльності органів – опти-мум – лежить в інтервалі сприятливих (оптимальних) значень важливих чинників (температури, вологості тощо). Поза цією зоною – зона песимуму, де активність більше або менше при-гнічується, тобто припиняється розмноження, гальмується ріст та інше. Досить часто цю зону називають зоною екстре-мальних умов, яку рухомі істоти намагаються покинути, щоб знайти щось краще. Ще далі розміщена зона смерті. Тривале перебування у подібних умовах закінчується загибеллю осо-бин. Вивчення реакції особин на всі фактори впливу та вміле використання цієї інформації дуже важливе.

Закон лімітуючого чинника, або закон мінімуму. Сформульований всередині XIX ст. німецьким фізіологом і хімі-ком Ю. Лібіхом, який вивчав вирощування рослин на штуч-них субстратах. Він встановив, що результуючу витривалість особин визначає найслабкіша ланка його потреб, тобто той чинник, значення якого потрапляє у зону пригнічення чи й смерті. Якщо кількість і якість екологічних факторів близькі до необхідного організму мінімуму, він виживає, якщо менші за цей мінімум, організм гине. Практичне застосовування закона Лібіха знаходиться, насамперед, у агрономії. Фактична врожай-ність визначається кількістю в ґрунті того елемента, потреба рослин в якому задовольняються найменше. Правильне та сво-єчасне визначення лімітуючого фактора надзвичайно важливе

для складання точного екологічного прогнозу та своєчасного уникнення проблем.

Закон рівнозначності чинників середовища. Цей закон стверд-жує, що всі головні екочинники однаково важливі, не можна ігнорувати жодного з них. З нього випливає інший закон – сукуп-ної дії екологічних факторів. На жаль, цей закон часто ігнору-ється, хоча має велике значення.

Закон сукупної (спільної) дії чинників середовища. Цей закон стверджує, що фізіологічна активність особин (наприклад, результуючий врожай на полі) залежить не лише від одного (бодай і лімітуючого) фактора, а від певної сукупності всіх еко-логічних чинників одночасно. Дослідження показують, що ефективність впливу кожного окремого екофактора (його зна-чимість чи коефіцієнт дії) неоднакова. Їх можна визначити дослідним шляхом. Особливо точно це робиться для чинників впливу на врожайність, бо крім основних чинників (темпера-тура, освітлення, опади, вміст у ґрунті азоту, фосфору і калію), вже враховують додаткові (наявність мікроелементів жив-лення, кількість шкідливих сполук тощо).

Закон оптимальності. Цей закон стосується ефективності діяльності як окремої особини, так і їх сукупності (популя-ції), а також ще складніших біосистем. Він стверджує, що будь – яка система (від бактерії чи рослини аж до величез-ного лану) з максимальною ефективністю діє (функціонує)
у певних просторових та часових межах, за певними крите-ріями їх розмірів та інших характеристик. Інакше кажучи, параметри системи (чи організму) завжди суворо відповіда-ють її функціям. Тобто ніяка система не може звужуватися або розширюватися до нескінченності. Ніякий цілісний орга-нізм не може перевищити певні критичні розміри, які забез-печують підтримку його енергетики. Ці розміри залежать від умов живлення та факторів існування. Це впливовий і суворий, але складний для практичного застосування закон

екології. Спроби його якось проігнорувати коштуватимуть людині дорого.

Прикладом є багато невдач створити величезні планта-ції, поля чи лісові насадження з однієї – єдиної культури. Такі системи – гіганти дуже нестійкі. Але є й чимало прикладів того, як уся територія вміло ділиться на невеликі площі, на яких висад-жуються такі рослини, що в даних умовах можуть забезпечити максимум біопродукції.

Поряд з розглянутими законами існують інші. Є чимало висновків у формі правил, тверджень, закономірностей. Наприклад, закон 5 породжує *правило Бергмана*: у межах біологіч-ного виду, який поширений від тропіків до Полярного кола, маса
і розміри особин зростають під час переходу від дуже теплих зон життя до дуже холодних. Відомим прикладом є пінгвіни, крячки та інші птахи, ведмеді, дельфіни тощо. Іншим висновком з цього закону є *правило Аллена*: виступаючі частини тіла тварин (вуха, хвости) і лапи тим коротші, чим холодніший клімат. Так, вуха у пустельної лисиці набагато більші від вух наших лисиць. Зовсім короткі вуха і хвіст мають песці, які змушені існувати при вели-ких морозах сибірської і канадської тундри.

ДОДАТОК Б
Основні закони синекології

Нагадаємо, що синекологія є тим розділом екології, який вивчає взаємозв'язки між складовими частинами екосистем та їхній спільний розвиток. Твердження про необхідність потоку енергії крізь екосистеми для забезпечення її існування – теж закон синекології. Його важливість і загальність безсумнівні й не потребують додаткового обґрунтування, бо енергообмін є умо-вою існування будь – якої живої істоти.

Перший закон синекології – *закон обмеженості (вичерпності) всіх природних ресурсів.* Уявлення про наявність на Землі неви-черпних ресурсів помилкове.

Так, в Україні ресурси прісної води вичерпані практично до дна, а те, що її все ще чимало у Бразилії чи Заїрі, нас не дуже вті-шає. Очевидно, що забруднення повітря теж рано чи пізно вичер-пає можливості його природного самоочищення. Теоретичні дослідження енергетичного балансу біосфери і Землі вже давно показали, що без порушення існуючої рівноваги у довкіллі не можна вилучати чи долучати більше 1 % всієї енергії, що вхо-дить в енергетичний потік біосфери (правило 1 %, яке частина екології вважає окремим законом).

Це означає:

а) навіть оволодіння енергією синтезу гелію з дейтерію чи транспортування з навколоземних станцій додаткової електро-енергії не зроблять енергетичні ресурси людства безмежними;

б) загально енергетичне обмеження робить абсолютно немож-ливим сподівання на те, що у майбутньому людству пощастить поєднати збільшення власної чисельності з одночасним підви-щенням якості життя;

в) для порятунку людей і стабілізації біосфери на тривалий час необхідне негайне припинення „демографічного вибуху" (а ще краще – зменшення населення у багатьох країнах) і свідомо обмеження потреб кожної особи до розумної межі.

Закон односпрямованості і неповного використання енергії. Цей закон стверджує, з одного боку, що енергія використовується лише один і тільки один раз (циклічний і замкнений рух енергії неможливий ні в живому, ні в неживому світі), а з другого, що це використання неминуче супроводжується її незворотними втра-тами. Тобто енергія, яку одержує екосистема і яка засвоюється продуцентами, розсіюється або разом з їх біомасою, або безпо-воротно передається консументами першого, другого, третього та інших порядків, а потім редуцентами, що супроводжується

втратою певної кількості енергії на кожному трофічному рівні в результаті процесів, які супроводжують дихання. Оскільки у зворотний потік (від редуцентів до продуцентів) потрапляє дуже мало початкової енергії (не більше 0,25 %), термін „кругообіг енергії" є досить умовним.

Закон „піраміди енергій". Традиційно цей закон формулюють так: з одного трофічного рівня екологічної піраміди на другий її рівень у найсприятливіших обставинах переходить в серед-ньому 10 % тієї енергії, яку отримали живі істоти першого рівня. Вживання слова „піраміда" пов'язано з тим, що екологи часто користуються пірамідальними діаграмами для відтворення маси і накопиченої в ній енергії тих істот, які формують окремі рівні трофічного ланцюга. Правило десяти відсотків широко використовується для обчислення величини земельної площі, необхідної для повного забезпечення продовольством наявного населення. Звичайно, це все в умовах, коли всі прагнуть збе-регти нормальний і рівноважний стан місцевої екосистеми і біосфери в цілому.

Закон максимізації енергії екосистем. Цей закон був сформульований Ю. Одумом та доповнений М. Реймерсом: у конку-ренції екосистем, можливих у даному життєвому середовищі, зберігається та з них, яка найбільше сприяє надходженню енергії та інформації і використовує максимальну їх кількість найефективніше. Для цього така система утворює накопичу-вачі (сховища) високоякісної енергії, частину якої витрачає на забезпечення надходження нової енергії, забезпечує нормаль-ний кругообіг речовин і створює механізми регулювання, під-тримки, стійкості системи, її здатності пристосовуватися до змін, налагоджує обмін з іншими системами. Максимізація – це підвищення шансів на виживання.

ДОДАТОК В
Основні закони екології великих систем

Закон біогенної міграції атомів (або закон Вернадського). Цей закон має широке поле проявів на поверхні Землі. Йдеться про те, що шляхи міграції основних біогенних елементів та їхня кон-центрація у зовнішніх сферах Землі давно вже контролюється біосферою. Без такого регулюючого впливу Земля вже давно втратила б не просто кілька найменш пристосованих видів, а всю свою біосферу. Тобто міграція хімічних елементів на земній поверхні та в біосфері в цілому здійснюється під переважаючим впливом живої речовини, організмів. Так відбувалося і в гео-логічному минулому, мільйони років тому, так відбувається і в сучасних умовах. Жива речовина або бере участь у біохімічних процесах безпосередньо, або створює відповідне, збагачене кис-нем, вуглекислим газом, воднем, азотом, фосфором та іншими речовинами середовища. Цей закон має важливе практичне і теоретичне значення. Розуміння всіх хімічних процесів, що від-буваються в геосферах, неможливе без урахування дії біогенних факторів, зокрема еволюційних. Нині люди впливають на стан біосфери, змінюють її фізичний і хімічний склад, умови біоген-ної міграції атомів, що збалансована віками. У майбутньому це може спричинити дуже негативні зміни, які набувають здат-ності саморозвиватися та стають глобальними і некерованими (спустелювання, деградація ґрунтів, вимирання багатьох видів організмів тощо). За допомогою цього закону можна свідомо запобігати розвитку таких негативних явищ, а також керувати біогеохімічними процесами, використовуючи екологічні методи.

Закон внутрішньої динамічності рівноваги. У цьому законі стверджується, що потоки речовин, енергії, інформація та сукуп-ність якостей окремих природних систем в їх структурній ієрар-хії в біосфері взаємопов'язані так тісно, що неможливо суттєво змінити бодай один елемент без переведення всіх у новий стан.

Наслідки дії цього закону проявляються в тому, що після будь – яких змін елементів природного середовища (речовинного складу, енергії, інформації, швидкості природних процесів тощо) обов'язково розвиваються ланцюгові реакції, які намагаються нейтралізувати ці зміни. Слід зазначити, що незначна зміна одного показника може спричинити сильні відхилення в інших показниках усієї екосистеми.

Зміни у великих екосистемах можуть мати необоротний характер, а будь – які локальні перетворення природи викли-кають у біосфері планети (тобто в глобальному масштабі) та в її найбільших підрозділах реакції – відповіді, які зумовлюють від-носну незмінність еколого – економічного потенціалу. Штучне зростання цього потенціалу обмежене термодинамічною стій-кістю природних систем. Закон внутрішньої динамічної рів-новаги – один з найголовніших у природокористуванні. Він допомагає зрозуміти, що у разі незначних втручань у природне середовище його екосистеми здатні саморегулюватися та віднов-люватися, але коли ці втручання перевищують певні межі і вже не можуть „згуснути" в ланцюгу ієрархії екосистем (охоплюють, наприклад, цілі річкові або гірські системи), вони призводять до значних порушень енерго – та біобалансу на значних територіях і навіть в усій біосфері.

Закон необхідного генетичного різноманіття. Цей закон стверджує, що жодна ефективна і стійка біосистема не може бути побудованою з тотожних елементів. Різноманіття і взає-модоповнення є ультимативною вимогою. Тобто все живе гене-тично різне і має тенденцію до збільшення біологічної різно-рідності. Цей закон має важливе значення, особливо в сфері біотехнології (генна інженерія, біопрепарати), коли не завжди можна передбачити результат нововведень під час вирощу-вання нових мікрокультур через виникаючі мутації або поши-рення дії нових біопрепаратів не на ті види організмів, на які вони розраховувались.

Закон розвитку та існування біосистем за рахунок довкілля. Цей закон стисло формулює тезу про те, що використання енер-гетичних, матеріальних та інформаційних ресурсів близького та віддаленого довкілля є необхідною умовою тривалого існування не лише штучних, але й природних біосистем усіх розмірів. Закон пояснює нереальність створення абсолютно безвідходних вироб-ництв. Тобто будь – яка природна система розвивається лише за рахунок використання матеріально – енергетичних та інформа-ційних можливостей навколишнього середовища. Абсолютно ізольований саморозвиток неможливий – це висновок з законів термодинаміки.

Дуже важливими є такі наслідки закону:

– абсолютно безвідходне виробництво неможливе;

– будь-яка більш високоорганізована біотична система в своєму розвитку є потенційною загрозою для менш організо-ваних систем. Тому в біосфері Землі неможливе повторне заро-дження життя – воно буде знищене вже існуючими організмуми;

– біосфера Землі як система розвивається за рахунок вну-трішніх та космічних ресурсів.

Закон зменшення енергетичної ефективності природокористу-вання. Цей закон свідчить, що попри всю винахідливість людини (застосування селекції, генної інженерії тощо) з плином часу і поглиблення інтенсифікації сільського господарства доводиться витрачати дедалі більшу і більшу кількість енергії на одиницю виробленої продукції. Допустима межа вже перейдена і шкідливі наслідки наростають щороку. Тобто у процесі одержання корис-ної продукції з природних систем з часом (у історичному аспекті) на її виготовлення в середньому витрачається дедалі більше енер-гії – зростають енергетичні витрати на одну людину. Так, нині витрати енергії на одну людину за добу майже у 60 разів більше, ніж у часи наших далеких предків, які жили кілька тисяч років тому. Збільшення енергетичних витрат не може відбуватися нескінченно – його слід розраховувати та планувати.

Закон історичної необоротності. Згідно з цим законом, роз-виток біосфери і людства як цілого не може відбуватися від пізніших фаз до початкових; загальний процес розвитку одно-спрямований. Повторюються лише окремі елементи соціальних відносин (наприклад, рабство) або типи господарювання.

Закон константності. Цей закон був сформульований В. Вернадським: кількість живої речовини біосфери за певний геологічний час є постійною величиною. Він тісно пов'язаний із законом внутрішньої динамічної рівноваги. За законом кон-стантності, будь – яка зміна живої речовини в одному з регіо-нів біосфери неминуче призводить до такої ж за об'ємом зміни речовини в іншому регіоні, тільки із протилежним знаком. Наслідком цього закону є правило обов'язкового заповнення еко-логічних ніш.

Закон кореляції. Цей закон був сформульований Ж.Кюв'є: в організмі як цілісній системі всі його частини відповідають одна одній як за будовою, так і за функціями. Зміна однієї частини неминуче викликає зміни в інших.

Закон максимуму біогенної енергії (закон Вернадського – Багера). Цей закон стверджує, що будь – яка біологічна система, яка перебуває в стані стійкої нерівноваги, тобто динамічної рух-ливої рівноваги з довкіллям, при розвитку збільшує свій вплив на середовище. Як зазначав Вернадський, у процесі еволюції видів виживають ті, які збільшують біогенну геохімічну енергію. На думку Багера, живі системи ніколи не перебувають у стані рівноваги і за рахунок своєї вільної енергії виконують корисну роботу проти рівноваги, якої потребують закони фізики та хімії за існуючих зовнішніх умов.

Закон сукупної дії природних факторів. Цей закон ще назива-ють законом Мітчерліха – Тінемана – Бауле: об'єм урожаю зале-жить не від окремого, нехай навіть лімітуючого фактора, а від усієї сукупності екологічних факторів одночасно. Частку кож-ного фактора в їх сукупній дії нині можна підрахувати. Закон має

силу за певних умов – коли вплив монотонний і максимально виявляється кожний фактор за незмінності інших факторів у тій сукупності, що розглядається.

Закон фізико-хімічної єдності живої речовини. Цей закон також був сформульований В. Вернадським: уся жива речовина Землі має єдину фізико-хімічну природу. З цього випливає, що шкідливе для однієї частини живої речовини шкодить і іншій її частині, тільки, звичайно, різною мірою. Різниця полягає лише
в стійкості видів до дії того чи іншого фактора. Крім того, через наявність у будь – якій популяції більш чи менш стійких до фізико – хімічного впливу видів швидкість відбору за витривалі-стю популяцій до шкідливого агента прямо пропорційна швид-кості розмноження організмів та чергування поколінь. Через це, наприклад, тривале вживання пестицидів екологічно непри-пустиме, бо шкідники, які розмножуються значно швидше, також швидше пристосовуються і виживають, а об'єми хімічних забруднень доводиться дедалі збільшувати.

ДОДАТОК Д
Червона книга України

Червона книга України є основним державним документом з питання охорони тваринного і рослинного світу. Вона містить узагальнені відомості про сучасний стан видів тварин і рос-лин України, які перебувають під загрозою зникнення, і заходи щодо їх збереження та науково обґрунтованого відтворення. До Червоної книги України заносяться види тварин і рослин, які постійно або тимчасово перебувають чи зростають у природ-них умовах на території України, в межах її територіальних вод, континентального шельфу та виключної (морської) економічної зони, і знаходяться під загрозою зникнення.

Перше видання Червоної книги України (1980 р.) містило опис 85 видів (підвидів) тварин: 29 – ссавців, 28 – птахів, 6 – пла-зунів, 4 – земноводних, 18 – комах і 151 вид вищих рослин. За час, що минув після 1980 року, наукові знання про тваринний світ значно поповнились; декотрі тварини, які ще недавно були зви-чайними, сьогодні стали рідкісними або зникли.

Вчені критично переглянули список видів (підвидів) фауни України, визначили рідкісні, зникаючі та інші категорії, занесли їх до Червоної книги незалежно від місця виду у природі та його господарського значення, керуючись основним принципом – збереження видової різноманітності диких тварин у природі та цілісності біоценозів, у сукупності яких вони існують.

Друге, нинішнє, видання Червоної книги підготовлено у двох томах: „Тваринний світ" і „Рослинний світ".

Том „Червона книга України. Тваринний світ" складається з 11 розділів, що включають статті про 382 види тварин: гідро-їдні поліпи (2 види), черви круглі (2) та черви кільчасті (7), рако-подібні (26), павукоподібні (2) та багатоніжки (3), комахи (173), молюски (12), круглороті (2) та риби (32), земноводні (5), плазуни (8), птахи (67), ссавці (41). Матеріал про кожний вид (підвид) тва-рин, розміщено у систематичному порядку за загальноприйня-тою класифікацією і викладено за такою схемою: назва тварини (українська з найвідомішими синонімами та латинська), ряд, родина, таксономічна характеристика (унікальність таксону, близькі види, підвиди), статус, прийнятий з урахуванням кате-горій Червоної книги МСОП і Європейського Червоного списку, поширення (враховано відомі знахідки та спеціальні спосте-реження) в Україні та за її межами (ареал), місця перебування, чисельність у природі (на основі цього вирішується питання про категорійність виду), її зміни, особливості біології, відомості про розмноження або розведення у неволі, заходи охорони (здійс-нені, рекомендовані, необхідні для врятування виду), джерела інформації. Кожна стаття супроводжується ілюстрацією (фото-

графія чи малюнок) та картосхемою поширення виду (підвиду) в Україні.

Залежно від стану та ступеня загрози для популяції видів тва-рин, занесених до Червоної книги України, вони поділяються на такі категорії: зниклі (0), зникаючі (I), вразливі (П), рідкісні (III), невизначені (IV), недостатньо відомі (V), відновлені (VI). Характеристика кожної категорії міститься в Положенні про Червону книгу України.

„Червона книга України. Тваринний світ" – резуль-тат праці великого колективу авторів з Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН, України, Інституту біології південних морів ім. О. О. Ковалевського НАН України та його Одеського відділення, Київського, Донецького, Запорізького, Одеського, Чернівецького та Ужгородського університетів, Українського педагогічного університету (Київ), Криворізького, Луганського, Мелітопольського та Ніжинського педагогічних інститутів, Харківського сільськогосподарського інституту, Українського лісотехнічного університету (Львів) та Львівської академії ветеринарної медицини, Сімферопольського медичного інсти-туту, орнітологічних станцій Інституту зоології НАН України та Мелітопольського педінституту, Львівського природничого музею НАН України, заповідників.

Пропозиції щодо занесення тварин до Червоної книги України одержано від 26 установ, у т. ч. академічних, відомчих інституту-тів, вузів, від Головного управління мисливського господарства Міністерства лісового господарства України, Українського това-риства мисливців і рибалок, від заповідників, природничих музеїв, окремих зоологів.

Списки відібраних для включення до Червоної книги тварин було розповсюджено серед відповідних установ і фахівців, заува-ження узагальнювалися Міжвідомчою комісією з питань підго-товки Червоної книги України (з 1992 р. – Національна комісія з питань Червоної книги України). Рішення про занесення видів

тварин до Червоної книги України прийнято Міністерством охо-рони навколишнього природного середовища України.

Рідкісні й такі, що перебувають під загрозою зникнення у при-родних умовах на території країни види тварин і рослин підля-гають особливій охороні і заносяться до Червоної книги України.

Червона книга України – це офіційний державний документ, який містить перелік рідкісних і таких, що перебувають під загро-зою зникнення, видів тваринного і рослинного світу у межах тери-торії України, континентального шельфу та виключної (морської) економічної зони, а також узагальнені відомості про сучасний стан цих видів та заходи щодо їх збереження і відтворення.

Червона книга містить сім категорій видів тваринного і рос-линного світу, а їх диференціація залежить від небезпеки зник-нення того чи іншого виду. Це категорії: зниклі, зниклі в природі, зникаючі, вразливі, рідкісні, неоцінені та недостатньо відомі.

ДОДАТОК Е
Зелена книга України

1. Положення про Зелену книгу України (витяг)

Затверджено наказом Мінекобезпеки України
від 19 лютого 1997 р., № 17

1. Положення про Зелену книгу України встановлює поря-док ведення Зеленої книги України, визначає категорії рідкіс-них, зникаючих і типових природних рослинних угруповань, що потребують охорони та внесення до Зеленої книги України, а також шляхи здійснення охорони природних рослинних угру-повань, внесених до Зеленої книги України.

2. Зелена книга України є державним документом, в якому зведені відомості про сучасний стан рідкісних, зникаючих і

типових природних рослинних угруповань України, що потре-бують охорони і мають важливе значення як складова частина біологічного різноманіття.

3. Зелена книга України є підставою для розробки заходів щодо охорони та невиснажливого використання природних рос-линних угруповань.

4. До Зеленої книги України заносяться цінні, з наукової точки зору, природні рослинні угруповання, насамперед ті, в яких домінують та співдомінують рідкісні, реліктові, ендемічні види, що знаходяться на території України на межі свого ареалу;
а також зональні, найбільш типові для України угруповання.

5. Зелена книга України складається з окремих аркушів, які містять інформацію про кожне рослинне угруповання, зане-сене до неї (назва, мотиви та категорія, поширення в світі та в
Україні, екологічні умови, будова та склад, причини скоро-чення поширення, забезпеченість охороною та необхідні заходи охорони, джерела інформації), а також карту поширення цього угруповання в Україні.

6. Визначається п’ять категорій природних рослинних угру-повань, що потребують охорони та внесення до Зеленої книги України:

а. Корінні рослинні угруповання, в складі яких домінують види рослин, внесені до Червоної книги України, а також релік-тові та ендемічні види рослин.

б. Корінні рослинні угруповання, склад яких визначається типовими видами рослин, що зростають на межі свого ареалу чи висотного поширення та мають тенденцію до зниження свого життєвого потенціалу.

в. Рослинні угруповання, що не пов’язані з природною зональністю (болота, луки, водні об’єкти тощо), які потребують охорони з ботаніко-географічних міркувань.

г. Рослинні угруповання, взаємопов’язані зі зникаючими видами представників тваринного світу.

д. Рослинні угруповання, утворені поширеними в минулому видами рослин, але які стали рідкісними під впливом антропо-генних чи стихійних чинників.

2. Історія зеленої книги України

Зелена книга України (ЗКУ) – державний документ, у якому зведено відомості про сучасний стан рідкісних, зникаючих і типових природних рослинних угруповань України, що потре-бують охорони. Ідея створення Зеленої книги належить украї́н-ським вченим. У 1983 році на 7 з'їзді Всесоюзного ботанічного товариства Ю.Р. Шеляг-Сосонко та Т.Л. Андрієнко предста-вили проект Зеленої книги Української РСР, яку було видано в 1987 році у вигляді наукової монографії. До неї було занесено
127 рідкісних, зникаючих і типових фітоценозів. У 1997 було офіційно затверджено Положення про ЗКУ. В 2002 воно було доопрацьоване і затверджене постановою КМ України.

Угруповання, занесені до ЗКУ, підлягають особливій охороні на всій території України. У цих фітоценозах забороняється будь-яка діяльність, що негативно впливає на їхній стан і загрожує збереженню їх або порушує місцезростання. Ведення ЗКУ фінан-сується з Державного бюджету України. Офіційне видання та розповсюдження забезпечує Міністерство екології та природних ресурсів України.

ДОДАТОК Ж
Екологічні нормативи та стандарти якості навколишнього середовища

Система екологічних нормативів включає: нормативи еколо-гічної безпеки (гранично допустимі концентрації забруднюю-чих речовин у навколишньому середовищі, гранично допустимі рівні акустичного, електромагнітного, радіаційного та іншого шкідливого впливу на навколишнє середовище, гранично допу-стимий вміст шкідливих речовин у продуктах харчування), гра-нично допустимі викиди та скиди у навколишнє середовище забруднювальних хімічних речовин, рівні шкідливого впливу фізичних та біологічних факторів.

Екологічні нормативи повинні відповідати вимогам охорони навколишнього середовища та здоров'я людей від негативного впливу його забруднення.

Нормативи гранично допустимих концентрацій забрудню-вальних речовин у навколишньому середовищі та рівні шкід-ливих фізичних впливів на нього є єдиними для всієї території України. У разі необхідності для курортних, лікувально-оздо-ровчих, рекреаційних та інших окремих районів можуть вста-новлюватися більш жорсткі нормативи гранично допустимих концентрацій забруднювальних речовин та інших шкідливих впливів на навколишнє середовище.

Екологічні нормативи розробляють і вводять у дію державні природоохоронні органи, органи охорони здоров'я та інші упов-новажені на те державні органи.

Найпоширенішою серед них є гранично допустима концен-трація (ГДК) – така маса шкідливої речовини в одиниці об'єму (в мг на 1 м^3 повітря, 1 л рідини чи 1 кг твердої речовини) окремих компонентів біосфери, періодичний чи постійний, цілодобовий вплив якої на організм людини, тварин і рослин не викликає відхилень у нормальному їх функціонуванні протягом усього

життя нинішнього та майбутніх поколінь.Концентрацію наяв-них у повітрі, воді чи ґрунті шкідливих домішок на певний час на певній території називають фоновою концентрацією.

Контроль за якістю біосфери здійснюється зіставленням фоно-вої концентрації з гранично допустимою:

$$\mathbf{C_ф : ГДК \leq 1},$$

де $\mathbf{C_ф}$ – фонова концентрація речовини;

ГДК – гранично допустима концентрація цієї речовини.

За щорічного масового використання близько тисячі нових хімічних речовин загальна їх кількість, що надходить у середо-вище проживання людини, перевищила 4 млн. найменувань. Із них понад 40 тис. мають шкідливі для людини властивості. Нормативи ГДК, що затверджуються Міністерством охорони здоров'я України, встановлені для 600 речовин у повітряному середовищі, 200 – у водному та 100 – у ґрунті.

Усі шкідливі речовини за ступенем небезпечної дії на людину поділяються на чотири класи:

I – надзвичайно небезпечні (нікель, ртуть);

II – високо небезпечні (сульфогідроген, оксид Нітрогену (IV);

III – помірно небезпечні (сажа, цемент); **IV**

– мало небезпечні (бензин, фенол).

Чим вища шкідливість речовини, тим складніше здійснити захист атмосферного повітря і тим нижчий його ГДК. Для кожної речовини встановлюються два нормативи: максимальна разова і середньодобова концентрація.

Максимальна разова ГДК встановлюється для відвернення рефлекторних реакцій у людини через подразнення органів дихання за короткочасного впливу (до 20 хв.) атмосферних забруднень. Оскільки концентрація забруднень в атмосферному повітрі не є постійною в часі та змінюється залежно від метео-рологічних умов, рельєфу місцевості, характеру викиду, разові проби повітря слід відбирати кілька разів на добу впродовж

20–30 хв. Найвище значення забруднювальних речовин у пові-трі, отримане завдяки аналізові багаторазово відібраних проб, називають максимальною разовою концентрацією.

Середньодобова ГДК встановлюється для запобігання негативного впливу на людський організм протягом цілодобового використання повітря. Середньодобова концентрація визнача-ється як середньо-арифметичне значення разових концентрацій у пробах атмосферного повітря впродовж 24 годин безперервно або з рівними інтервалами між відборами.

Для недопущення викиду в атмосферу понаднормативних об'ємів шкідливих твердих речовин розроблено нормативи гра-нично допустимих концентрацій шкідливих речовин у атмос-фері населених пунктів.

ЗВЕРНІТЬ УВАГУ

Використовуються два типи ГДК: у повітрі робочої зони (ГДК р.з.) і населеного пункту (ГДК н.п.). ГДК р.з. – це концентрація, яка за щоденного 8-годинного перебування (крім вихідних днів) на роботі (не більш як 41 година на тиждень) протягом усього робочого стану не може спричинити захворювань чи відхилень у стані здоров'я людей для нинішнього та наступного поколінь. ГДК н.п. враховує перебування людей цілодобово. Всі концентрації шкідливих речовин у повітрі робочої зони порівнюються з максимальними разо-вими (протягом 30 хв.), а в повітрі населеного пункту – із середньодобовими за 24 години.

Нормування викидів забруднювальних речовин у навколишнє середовище виконується шляхом встановлення гранично допустимих викидів цих речовин в атмосферу (ГДВ). ГДВ – це маса викидів шкідливих речовин за одиницю часу від одного або сукупності джерел забруднення атмосфери міста чи іншого населеного пункту з урахуванням перспективи розвитку промислових підприємств і розсіювання

шкідливих речовин в атмосфері, що створює приземну концентрацію, яка не перевищує гранично допустимі їх концентрації для населення, рослинного і тваринного світу, якщо немає більш жорстких екологічних вимог і обмежень.

Регламентування викидів шкідливих речовин в атмосферу через ті чи інші джерела здійснюється на основі таких екологічних нормативів, як гранично допустимий викид (ГДВ). ГДВ – це маса викидів шкідливих речовин за одиницю часу від одного або сукупності джерел забруднення атмосфери міста чи іншого населеного пункту з урахуванням перспек-тиви розвитку промислових підприємств і розсіювання шкід-ливих речовин в атмосфері, що створює приземну концен-трацію, яка не перевищує гранично допустимі концентрації їх для населення, рослинного і тваринного світу, якщо немає більш жорстких екологічних вимог і обмежень.

Одиниця виміру ГДВ грам на секунду (1 г/с) встановлюється для кожного джерела забруднення атмосфери за умови, що викиди шкідливих речовин від цього джерела і від сукуп-ності інших джерел з урахуванням розсіювання їх в атмос-фері не створять приземної концентрації шкідливих речовин, яка перевищить ГДК.

Різні токсичні речовини можуть чинити подібний несприятливий вплив на організм. У таких випадках відбувається ефект сумації, або синергізму. Його мають фенол і ацетон, валеріанова і капронова кислоти, озон, діоксид азоту і формальдегід та ін. Наприклад, фонова концентрація ацетону і фенолу – відповідно 0,345 і 0,009 мг/м$_3$, тоді як ГДК ацетону – 0,35, а ГДК фенолу – 0,01 мг/м$_3$, тобто обидві речовини наявні в концентраціях менших, ніж установлені для них ГДК. Однак цим речовинам властивий ефект сумації, тобто їхня сумарна концентрація (0,345 + 0,009 = 0,354) вища, ніж будь-яка з ГДК, установлена для кожної речовини окремо. А це означає, що забруднення повітря перевищує допустимі норми.

За наявністю в середовищі домішок, щодо яких визначено необхідність урахування сумісної шкідливої дії, як критерії для встановлення ГДК використовуються вимоги про вико-нання співвідношення ефекту сумації:

$$\frac{C_1}{ГДК_1} + \frac{C_2}{ГДК_2} + \frac{C_3}{ГДК_3} + \cdots + \frac{C_n}{ГДК_4} \leq 1$$

Нормування скидів забруднювальних речовин у навколишнє середовище виконується шляхом встановлення гранично допустимих скидів речовин із стічними водами у водні об'єкти (ГДС).

ГДС – це маса речовин у стічних водах, максимально допустима до відведення з установленим режимом у даному пункті водного об'єкта за одиницю часу з метою забезпе-чення норм якості води у контрольованому пункті. ГДС вста-новлюється з урахуванням ГДК в місцях водоспоживання, асиміляційних властивостей водного об'єкта і оптимального розподілу маси речовин, що скидаються, між водокористу-вачами, які скидають стічні води. Гранично допустима кон-центрація домішок у воді водного об'єкта – це такий нор-мативний показник, який включає несприятливий вплив на організм людини і можливість обмеження чи порушення нормальних умов господарсько-питного, побутового та інших видів водокористування.

Як і для атмосферного повітря, встановлено окреме норму-вання якості води, хоча принцип тут інший і пов'язаний із категорією водокористування:

3. – господарсько-питного водопостачання населення і під-приємств харчової промисловості;

4. – культурно-побутового призначення (для купання, спорту, відпочинку населення);

5. – рибогосподарського призначення – для збереження і відтворення цінних видів риб, які мають високу чутливість до кисню;

6. – рибогосподарського призначення для інших видів риб. Для кожної з цих категорій встановлено нормативи на якість води у місцях водокористування.

Важливими заходами щодо збереження ґрунтів є гігієнічне регламентування їхнього забруднення. Розроблено мето-дичні рекомендації щодо встановлення ГДК хімічних речо-вин у ґрунтах. Гранично допустима кількість (ГДК) речовин, що забруднюють ґрунти, означає частку хімічної речовини,

що забруднює ґрунти, і не справляє прямої або опосеред-кованої дії, включаючи віддалені наслідки для навколиш-нього середовища та здоров'я людини.

Нормативи викидів і скидів для підприємства встановлюються в сукупності значень ГДВ (ГДС) для окремих діючих і тих джерел забруднення, що проектуються чи підлягають реконструкції. Для останніх нормативи визначаються на різних стадіях проектування об'єктів. Для тих об'єктів, що вводяться в дію, нормативи ГДВ і ГДС повинні бути забезпечені на момент прийняття їх в експлуатацію.

При викидах (скидах) у навколишнє середовище речовин, для яких не встановлено ГДК, органи охорони природи мають право прийняти рішення про зупинення роботи підприємств або їхніх окремих виробництв. Введення в експлуатацію нових виробництв, у викидах (скидах) яких містяться речовини без встановлених ГДК, заборонено.

ГДВ встановлюються для кожного джерела забруднення атмосфери на діючому підприємстві за умови, що викиди шкідливих речовин від одного або сукупності джерел населеного пункту з урахуванням перспективи промислового розвитку і розсіювання забруднювальних речовин в атмосфері не створять приземну концентрацію, що перевищує ГДК. У разі, коли значення ГДВ з об'єктивних причин на підприємстві не можуть бути забезпечені, виконується поетапне скорочення викидів забруднювальних речовин до значень, які забезпечують додержання ГДВ.

Для неорганізованих викидів і сукупності дрібних джерел (вентиляційні викиди з одного виробничого приміщення) встановлюють сумарні значення ГДВ. При визначенні ГДВ для джерела забруднення атмосфери враховують одержані розрахунковим або експериментальним методом зна-чення фонових концентрацій забруднювальних речовин у повітрі від інших джерел (у тому числі і від автотранспорту) міста або іншого населеного пункту.

ДОДАТОК 3
Адреси сайтів в INTERNET за екологічною тематикою

1. http://www.menr.gov.ua – Офіційний сайт Міністерства екології і природних ресурсів України.
2. http://www.unep.org. – Програма ООН з навколишнього середовища.
3. http://www.ri.Lviv.ua – Зелена енергетика (журнал).
4. http://www.europa.eu.int/comm/dgs/environment/index_en.htm – Веб-сторінка Екологічної програми Європейської комісії.
5. http://www.informeco.ru – ІНФОРМ-ЕКОЛОГІЯ. Інформаційно – аналітичне агентство.
6. http://www.waterandecology.ru – Журнал „Вода і екологія: проблеми і рішення”.
7. http://www.forest.report.ru – Екологія лісу.
8. http://www.grida.no – Global Resource Information Database (Глобальний ресурсний інформаційний банк даних).
9. http://www.wmo.ch – Global Atmosphere Watch (Глобальна служба атмосфери).
10. http://www.wwf.org – Лісова програма WWF (World Wildlife Fund – Всесвітній фонд дикої природи).
11. http://www.lesis.ru – ООО „ЛесИС” (Лісові інформаційні сис-теми).
12. http://www.seu.ru – Союз „За хімічну безпеку”.

Навчальне видання

Соломенко Людмила Іванівна
Боголюбов Володимир Миколайович Волох Анатолій Михайлович

ЗАГАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ

Підручник

Друге видання, виправлене і доповнене

Українською мовою

Верстка – Н.М. Ковальчук

Підписано до друку _____ р. Формат 60х84/16.
Папір офсетний. Гарнітура Droid Serif. Цифровий друк.
Умовно-друк. арк. 26,51. Тираж 300. Замовлення № 1909п-67.
Віддруковано з готового оригінал-макета.

Видавництво і друк: «ОЛДІ-ПЛЮС» 73034, м. Херсон, вул. Паровозна, 46-а E-mail: oldi-ks@i.ua
Свід. ХС No 2 від 16.08.2000 г.