

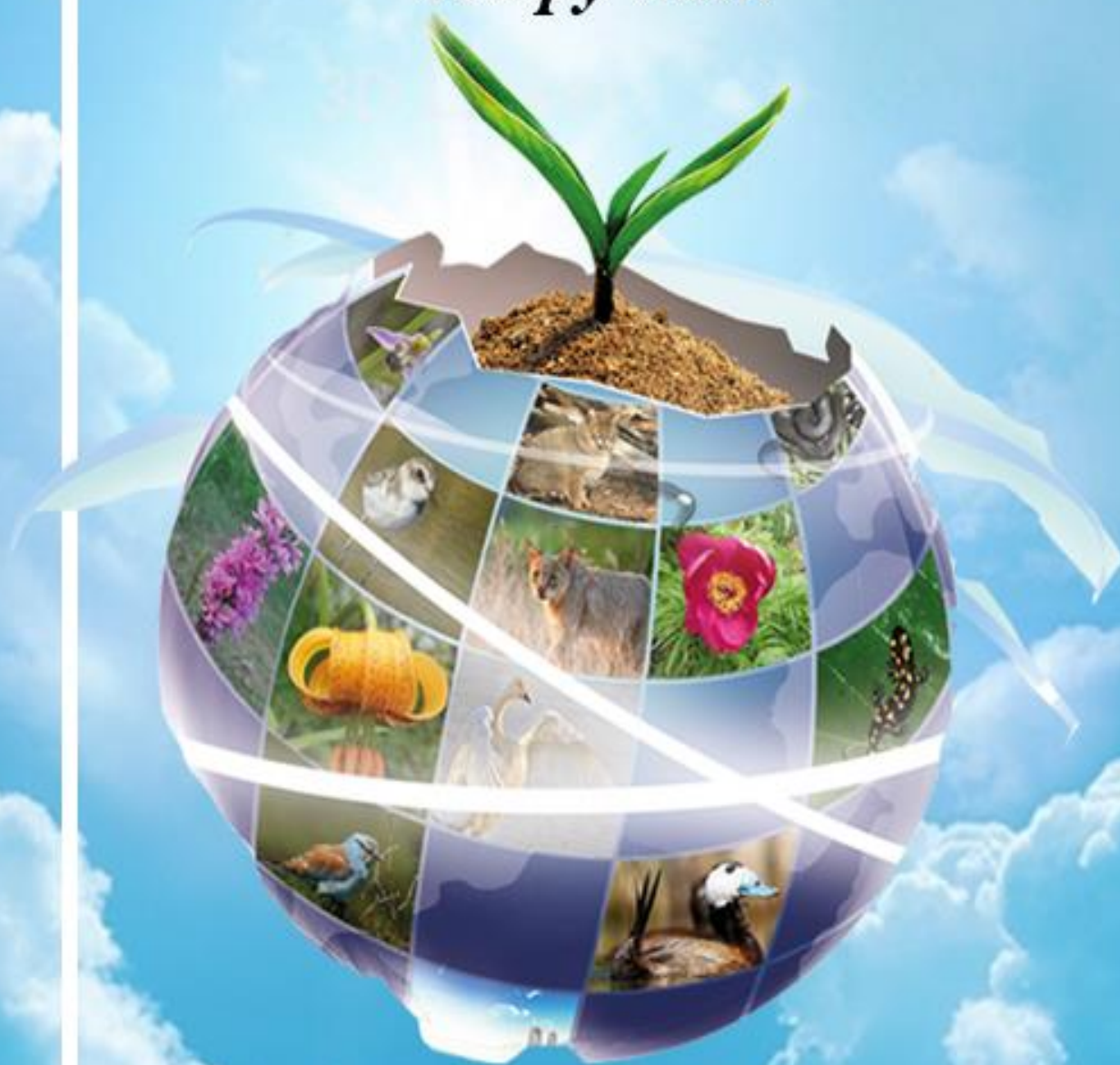


НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ АГРОЕКОЛОГІЇ І ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ

Алла ПАРФЕНЮК, Оксана ДРЕБОТ, Орест ФУРДИЧКО,  
Олена ДЕМ'ЯНЮК, Ірина БЕЗНОСКО,  
Тетяна ГОРГАН, Юлія ДДИК

# ЕКОЛОГІЯ БІОСФЕРИ

*Підручник*



Київ 2023

DOI:  
НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ АГРОЕКОЛОГІЇ І ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ

А.І. ПАРФЕНЮК, О.І. ДРЕБОТ , О.І.ФУРДИЧКО,  
І.В. БЕЗНОСКО, Т.М. ГОРГАН , Ю.А. ДІДИК

# ЕКОЛОГІЯ БІОСФЕРИ

Підручник

Київ  
ДІА 2023

УДК 574(075.8)

Е 45

*Рекомендовано до друку вченою радою  
Інституту агроекології і природокористування НААН  
29 вересня 2023 р. (протокол № 6)*

**Рецензенти:**

**Карпенко Віктор Петрович**, д.-р. с.-г. наук, проф.,  
Уманський національний університет садівництва

**Мудрак Олександр Васильович**, д.-р. с.-г. н., проф.,  
КВНЗ "Вінницька академія неперервної освіти"

**Бойко Ольга Анатоліївна**, д. –р. біол. наук доц. кафедри  
фізіології біохімії рослин та енергетики, Національний  
університет біоресурсів і природокористування України

**Екологія біосфери: підруч.** / А.І. ПАРФЕНЮК, О.І.  
ДРЕБОТ, О.І.ФУРДИЧКО, І.В. БЕЗНОСКО, Т.М. ГОРГАН, Ю.А.  
ДІДИК Київ: Видавництво ДІА, 2023. 394 с.

ISBN 978-617-7785-59-9

DOI:

У підручнику висвітлено найважливіші теоретичні і практичні питання навчальної дисципліни «Екологія біосфери» для провадження освітньої діяльності у сфері вищої освіти третього (освітньо-наукового) рівня та підготовки докторів філософії за спеціальністю 101 – Екологія. Викладено сучасні уявлення про освоєння та застосування основних сучасних екологічно безпечних і доцільних технологій в умовах постійного впливу біотичних, абіотичних та антропогенних чинників. Наведені приклади дослідження, які більш об'єктивно дають можливість зрозуміти екологічну роль мікроорганізмів у навколишньому середовищі.

Рекомендовано для науковців, викладачів, аспірантів і студентів біологічних спеціальностей.

УДК 574(075.8)

**ISBN 978-617-7785-59-9**

© А.І. Парфенюк, О.І. Дребот, О.І.Фурдичко, І.В. Безноско, Т.М. Горган, Ю.А. Дідик, 2023

© Інститут агроекології і природокористування НААН, 2023

## ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	5
Розділ 1. АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА	6
1.1. Класифікація чинників: абіотичні, біотичні та антропогенні. еврибіотність, стенобіотність	6
1.2. Найважливіші абіотичні чинники і адаптація до них організмів: світло, температура, вологість	10
1.3. Середовище існування мікроорганізмів та їх життєдіяльність	15
1.3.1. Водне середовище існування	16
1.3.2. Ґрунтове середовище існування	21
1.3.3. Повітряне середовище існування	26
1.3.4. Рослини як середовище існування	28
мікроорганізмів еволюція і типи паразитизму	
Запитання для самоконтролю	39
Література до розділу 1	39
Розділ 2. АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ	44
2.1. Адаптивні біологічні ритми живих організмів	47
2.2. Адаптивна морфологія організмів – життєві форми рослин тварин, основні риси, особливості та відмінності	56
2.3. Адаптація мікроорганізмів до умов навколишнього середовища	73
Запитання для самоконтролю	88
Література до розділу 2	88
Розділ 3. ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА ТА ОРГАНІЗАЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ	93
3.1. Визначення, основні поняття, історія виникнення та основні віхи дослідження популяції	93
3.2. Структура популяції та основні її характеристики	97
3.3. Динаміка, чисельність та щільність популяції мікроорганізмів	102
3.4. Міграції популяцій, типи життєвих стратегій	106
Запитання для самоконтролю	115
Література до розділу 3	115
Розділ 4. ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ	119
4.1. Експоненційне та логістичне зростання чисельності популяції. Поліморфізм популяцій	119

4.2. Внутрішньопопуляційні групи та їх взаємовідносини	131
4.3. Популяція, як саморегулююча система	134
4.4. Життєздатність популяцій	139
Запитання для самоконтролю	146
Література до розділу 4	146
Розділ 5. ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ	151
5.1. Основні складові екосистеми. Класифікація та характеристика екосистем	152
5.2. Біогеоценоз та екосистема – як структурні елементи біосфери	160
5.3. Поняття про біоценоз. Трофічна, просторова, екологічна структура біоценозу	170
5.4. Стійкість та саморегуляція екосистем. Біологічна продуктивність екосистем. біомаса екосистем	192
Запитання для самоконтролю	205
Література до розділу 5	206
Розділ 6. СТРУКТУРА УГРУПОВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ	212
6.1. Характеристика основних типів взаємовідносин між організмами	212
6.2. Екологічна структура біоценозів	222
6.3. Домінанти, предромінанти та едифікатори.	230
Консорція	
Запитання для самоконтролю	234
Література до розділу 6	234
Розділ 7. ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ	237
7.1. Потік речовин і енергій в екосистемі. Біогеохімічні цикли. Потік енергії в біосфері	239
7.2. Перетворення енергії в біогеоценозах. Потік енергії крізь екосистему. Поняття про трофічні ланцюги та трофічні мережі	253
7.3. Екологічні піраміди. Біологічна продуктивність. Енергетичний баланс екосистеми	268
Запитання для самоконтролю	287
Література до розділу 7	288
Розділ 8. ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”	292
8.1. Основні екологічні закони	292
8.2. Аутокологічні закони	300

8.3. Демекологічні закони	302
8.4. Синекологічні закони	304
8.5. Екосистемологічні закони	305
8.6. Біосферологічні закони	307
8.7. Концепція регуляції фітопатогенних мікроорганізмів в агрофітоценозах	308
Запитання для самоконтролю	310
Література до розділу 8	310
<b>Розділ 9. ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ</b>	<b>313</b>
9.1. Життєдіяльність мікроорганізмів під впливом фізичних факторів середовища	313
9.2. Вологість як фактор впливу на життєдіяльність організмів	314
9.3. Температура, як фактор впливу на ріст, розвиток та репродуктивність популяцій організмів	327
9.4. Особливості розвитку організмів за умов гідростатичного тиску, електромагнітних випромінювань, ультрафіолету, іонізуючого випромінювання	345
Запитання для самоконтролю	356
Література до розділу 9	356
<b>Розділ 10. КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА</b>	<b>363</b>
10.1. Екологічна ніша та умови, що забезпечують існування виду	363
10.2. Екологічні основи існування організмів у сучасних біоценозах	371
10.3. Наукові та організаційні основи збереження біобезпеки в біоценозах	377
10.4. Регуляція чисельності мікроорганізмів в агроценозах сільськогосподарських культур	382
Запитання для самоконтролю	387
Література до розділу 10	387

## **ПЕРЕДМОВА**

Екологія біосфери вивчає біосферу як єдине планетарне ціле, з'ясовує закономірності еволюції біосфери, взаємовідносини між організмами біосфери, функції мікроорганізмів у біосфері, вплив чинників середовища на мікробні екосистеми, роль мікроорганізмів у створенні певного біоценотичного середовища, реакцію мікробних ценозів на антропогенне навантаження, роль мікроорганізмів у деградації забруднювачів і збереженні довкілля. Одним із головних завдань сучасної екології є вивчення антропогенних (спричинених діяльністю людини) змін навколишнього природного середовища, пошук і обґрунтування методів збереження і поліпшення його в інтересах людства. При підготовці підручника автори виходили з досвіду роботи науковців і викладачів лабораторії біоконтролю агроекосистем і органічного виробництва Інституту агроекології і природокористування НААН, де аспіранти слухають теоретичний курс й виконують практичні завдання з дисципліни «Екологія біосфери». Основною метою дисципліни є поглиблення і закріплення набутих теоретичних знань і вмінь, отриманих під час вивчення теоретичного курсу та формування відповідних практичних навичок та досліджень у екології біосфери з урахуванням класичних і сучасних наукових підходів. Під час складання підручника автори виходили із власних досліджень. Це допоможе аспірантам свідомо і самостійно розібратись у поставлених завданнях.

## **АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

Усі середовища біосфери населені мікроорганізмами: вони існують у ґрунті, воді, повітрі, на дні океанів, пісках пустель, антарктичних льодовиках, викидах підприємств хімічної промисловості, системах ядерних реакторів. Мікроорганізми є обов'язковим компонентом будь-якої екосистеми. Інтенсивна життєдіяльність великої кількості мікроорганізмів є важливим фактором забезпечення динамічної рівноваги у біосфері. Кругообіг біогенних елементів можливий лише за участю мікроорганізмів. Широке розповсюдження мікроорганізмів зумовлене їхніми малими розмірами, швидкістю розмноження, різноманітністю, гнучкістю метаболізму, стійкістю до несприятливих факторів середовища. Мікроорганізми володіють високим адаптаційним потенціалом, що обумовлює здатність пристосування у середовищах і умовах, згубних для інших живих істот.

### **1.1. КЛАСИФІКАЦІЯ ЧИННИКІВ: АБІОТИЧНІ, БІОТИЧНІ ТА АНТРОПОГЕННІ. ЕВРИБІОТНІСТЬ, СТЕНОБІОНТНІСТЬ**

**Аутекологія**, розділ екології, що вивчає вплив чинників довкілля на окремі організми, популяції і види (рослин, тварин, грибів, бактерій).

**Основними завданнями аутекології** є виявлення фізіологічних, морфологічних і інших пристосувань (адаптацій) видів до різних екологічних умов: режиму зволоження, високим і низьким температурам, засоленню ґрунту (для рослин) [3].

Останніми роками в аутекології з'явилося нове завдання – вивчення механізмів реагування організмів на різні варіанти хімічного і фізичного забруднення (включаючи забруднення ґрунтів вибухонебезпечними речовинами) середовища [5].

Теоретична основа аутекології – **її закони** :

✓ **Перший закон аутекології** – закон оптимуму: по будь-якому екологічному чиннику будь-який організм має певні межі поширення (межі толерантності). Як правило, в центрі ряду значень чинника, обмеженого межами толерантності, лежить область найсприятливіших умов життя організму, при яких формується найбільша біомаса і висока щільність популяції.



## **АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

---

Навпаки, біля кордонів толерантності розташовані зони пригноблення організмів, коли падає щільність їх популяцій і види стають найуразливішими до дії несприятливих екологічних чинників, включаючи і вплив людини.

✓ **Другий закон аутекології** – індивідуальність екології видів: кожен вид по кожному екологічному чиннику розподілений по-своєму, криві розподілів різних видів перекриваються, але їх оптимуми різняться. З цієї причини при зміні умов середовища в просторі (наприклад, від сухої вершини горба до вологої балки) або в часі (під час пересихання озера, при посиленні випасу, при заростанні скель) склад екосистем змінюється поступово.

✓ **Третій закон аутекології** – закон лімітуючих (що обмежують) чинників: найважливішим для розподілу виду є той чинник, значення якого знаходиться в мінімумі або максимумі. Наприклад, у степовій зоні лімітуючим чинником розвитку рослин є зволоження (значення знаходиться в мінімумі) або засолення ґрунту (значення знаходиться в максимумі), а в лісовій – її забезпеченість живильними елементами (значення знаходиться в мінімумі) [24].

Закони аутекології широко використовуються в сільськогосподарській практиці, наприклад, оцінювання якості ґрунту за наявності різних видів мікроорганізмів за впливу різних екологічних чинників.

Сучасні мікробні біоценози сформувались у результаті довготривалої еволюції. Живий мікросвіт нашого довкілля зазнав великих змін. Продовжується інтенсивна мікробна корозія землі, колонізація різних об'єктів зовнішнього середовища зміненими видами мікроорганізмів. Все частіше виникають агресивні форми патогенів, які колонізують субстрати та спричиняють біологічне забруднення інфекційними структурами. Все це вимагає розробки нових і вдосконалення існуючих методів лабораторного дослідження життєздатності мікроорганізмів у середовищі існування, щоб знизити виникнення екологічних ризиків.

Складові частини та властивості навколишнього середовища різноманітні та мінливі. Будь-яка істота живе у складному,

## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

---

мінливому світі, постійно пристосовуючись до нього та регулюючи свою життєдіяльність відповідно до його змін. Окремі властивості або елементи середовища, що впливають на організми, називають *екологічними чинниками*. Вони можуть бути необхідні або, навпаки, шкідливі для мікроорганізмів, сприяти або перешкоджати виживанню та розмноженню [14].

Кожен вид або популяція виконує певну функцію, яка зумовлена потребами в живленні, способі розмноження, біохімічними, структурними особливостями, межами толерантності до умов середовища. Ступінь пристосованості виду до змін умов середовища називається **екологічною валентністю**. Екологічною валентністю виду мікроорганізмів також називають його здатність заселяти середовище, що характеризується певними змінами екологічних чинників. Завдяки різноманітності механізмів утилізації джерел живлення і енергії, а також вираженої адаптації до зовнішніх впливів, мікроорганізми можуть мешкати там, де інші форми життя неможливі. Широке поширення мікроорганізмів пов'язане із легкістю їх переміщення в повітрі і воді та верхньому шарі ґрунту. Менша кількість мікроорганізмів колонізує поверхню рослин. У зонах проживання мікроорганізми утворюють мікроценоз. У природних біоценозах (ґрунт, вода, повітря) виживають і розмножуються лише ті мікроорганізми, яким сприяє навколишнє середовище; їх ріст припиняється, як тільки умови навколишнього середовища змінюються. За настання сприятливих умов вони дають початок новим видам чи формам мікроорганізмів [13].

**Екологічні чинники середовища**, з якими пов'язаний будь-який живий організм поділяються на три категорії: абіотичні (фактори неживої природи), біотичні (фактори живої природи) і антропогенні (вплив людини). Існує певна умовність поділу і взаємовпливу абіотичних та біотичних факторів, так як живі організми здатні призвести до змін, які ведуть за собою і зміни абіотичних факторів (ліс, знищений шкідниками). Отже, сучасна екологічна наука розглядає наступні чинники навколишнього

## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

середовища, які впливають на функціонування як живих організмів, так і систем в цілому [3].



**Рис. 1.1. Класифікація і структура екологічних факторів**

З точки зору сучасного впливу людини на процеси, що відбуваються в навколишньому середовищі в екології широко використовуються такі поняття, як еврибіонти і стенобіонти. **Еврибіонти** – це організми, які витримують широкі коливання якогось чинника. Наприклад, мікроорганізми здатні витримувати великий діапазон температури, а в несприятливих умовах середовища, здатні утворювати спочиваючі структури для збереження видів у часі і просторі. **Стенобіонти** – організми, які існують у вузьких межах коливання якогось чинника (рис. 1.2) [3].



**Рис. 1.2. Екологічні групи організмів за екологічною валентністю: *a* – стенобіонти (колібри, осоїд); *b* – еврибіонти (дикий кабан, пацюк сірий)**

Отже, екологічні чинники є компонентами навколишнього середовища, що мають різну фізико-хімічну природу, особливості та значення для живих організмів. Їх різноманітність пов'язана із

## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

різноманітністю умов довкілля, що впливають на формування різноманіття видів мікроорганізмів.

### 1.2. НАЙВАЖЛИВІШІ АБІОТИЧНІ ЧИННИКИ І АДАПТАЦІЯ ДО НИХ ОРГАНІЗМІВ: СВІТЛО, ТЕМПЕРАТУРА, ВОЛОГІСТЬ

В основному до абіотичних чинників відносяться: кліматичні, едафічні, орографічні, гідрологічні, геологічні. Розглянемо ці чинники більш детально, а також проаналізуємо реакції організму на дію того чи іншого кліматичного чинника.

**Енергія сонця.** Сонце є єдиним джерелом енергії на нашій планеті. Світло у всіх його проявах, необхідне для життя. Нам відомо, що світло є невід'ємною умовою процесу фотосинтезу, але разом з тим є інші аспекти його впливу на живі істоти. Розглядаючи ці аспекти, слід відмітити, що вони змінюються залежно від інтенсивності світла, довжини хвилі, кольору та фотоперіоду (рис. 1.3).



**Рис. 1.3. Фотоперіодизм: а – рослин; б – тварин**

Всі ці властивості світла залежать від кута падіння сонячних променів на земну поверхню. Якщо на екваторі довжина світлового дня (фотоперіод) більш менш постійна (близько 12 год),

## **АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

---

то у вищих широтах вона залежить від пори року і змінюється циклічно. Зрозуміло, що в таких умовах життєві цикли живих організмів, синхронізовані відповідно до конкретної пори року (фотоперіоду).

Ця синхронізація проявляється у різних формах пристосування, таких як сплячка, діапауза комах і т.п [23].

**Освітленість земної поверхні** має більш концентровану форму впливу на живий організм. Пряме сонячне світло шкідливо впливає на більшість видів бактерій. Тільки фототрофні мікроорганізми витримують вплив сонячної радіації порівняно легко. Вплив різних видів випромінювання на прокариотів залежить від довжини хвилі, а також інтенсивності і тривалості випромінювання. Променева енергія поширюється в просторі у вигляді електромагнітних хвиль. Це можуть бути радіохвилі, видимі, інфрачервоні й ультрафіолетові світлові промені, іонізуючі промені – рентгенівські і космічні промені, а також випромінювання, які виникають при ядерних реакціях [4].

Найбільшою довжиною характеризуються радіохвилі. Вони не викликають біологічного ефекту. Деяко меншу довжину хвилі мають інфрачервоні промені. У випадку поглинання живим організмом вони перетворюються на тепло. Видиме світло, з довжиною хвилі від 300 до 800 нм, поглинається фотосинтезуючими прокариотами і перетворюється на хімічну енергію. Цей вид випромінювання індукує такі процеси у прокариотів, як фотосинтез, фототаксис, фотореактивацію ДНК [2].

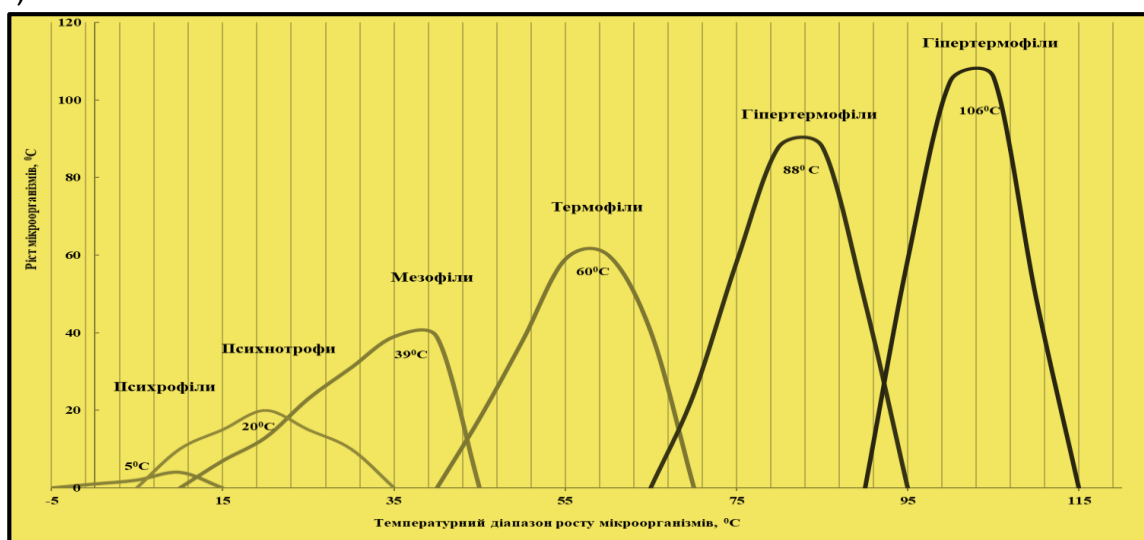
Найбільш згубними для бактерій є короткохвильові промені, наприклад, ультрафіолетові (УФ) з довжиною хвилі 250–260 нм. Вони поглинаються ДНК, РНК і білками та зумовлюють зміни їхніх молекул, що призводить до пошкодження клітини. УФ-промені викликають також мутагенний ефект, спричиняючи спадкові зміни прокариотів, а тому їх часто використовують для одержання мутантів різних мікроорганізмів. Штучні джерела УФ-променів — бактерицидні лампи – широко використовують для дезінфекції повітря, холодильних камер, лікувальних і виробничих приміщень тощо [15].

## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

Іонізуюче випромінювання на мікроорганізми може діяти згубно (бактерицидна дія) або викликати мутагенний ефект. Ефективність дії іонізуючої радіації залежить від виду, дози і об'єкту опромінення.

Наприклад, прокаріоти набагато витриваліші до дії ядерних випромінювань, ніж вищі організми. Тіонові бактерії, які живуть у покладах уранових руд, мають високу стійкість до радіації. Бактерії знаходили у воді атомних реакторів, де концентрація іонізуючої радіації перевищувала 20-30 тис. Гр (2–3 млн рад) [1].

**Температура.** Кожен окремий організм пристосований до конкретних температурних умов і може існувати тільки в певних межах, до яких пристосовані його метаболізм та структура (рис. 1.4).



**Рис. 1.4. Температурний діапазон мікроорганізмів**

Живий організм здатний регулювати температуру в певних межах, але різкі перепади температурного режиму можуть призвести до розладу функціонування організму, а інколи навіть до загибелі. За відношенням до температури мікроорганізми поділяються на:

**Психрофіли** – це холодолюбні мікроорганізми, ростуть при низьких температурах:  $t$  - 20 до 10 °C. Ці мікроорганізми відносяться до мешканців північних морів і водойм. Наприклад, холерний вібріон довго може зберігатися в льоду, не втративши при цьому своєї життєздатності. Деякі мікроорганізми

## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

витримують температуру до  $-190\text{ }^{\circ}\text{C}$ , а спори бактерій можуть витримувати до  $-250\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Дія низьких температур припиняє гнильні і бродильні процеси, тому в побуті ми користуємося холодильниками. За низьких температур мікроорганізми впадають у стан анабіозу, при якому сповільнюються всі процеси життєдіяльності [22].

**Мезофіли** – це найбільш велика група бактерій, до якої входять сапрофіти і майже всі патогенні мікроорганізми, оскільки опт температура для них  $27\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,  $\text{min } t=10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,  $\text{max } t=45\text{ }^{\circ}$

**Термофіли** – теплолюбні бактерії, розвиваються при  $t$  вище  $55\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,  $\text{min } t$  для них  $=30\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,  $\text{max } t=70\text{--}76\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Ці мікроорганізми живуть у гарячих джерелах. Серед термофілів зустрічається багато **спорових форм**. Спори бактерій набагато стійкіше до високих температур, ніж вегетативні форми бактерій. Наприклад, спори сибірської виразки витримують кип'ятіння протягом 10–20 с. Всі мікроорганізми, включаючи і спорові, гинуть при температурі  $165\text{--}170\text{ }^{\circ}\text{C}$  протягом години. Дія високих температур на мікроорганізми покладено в основу стерилізації.

**Вологість.** Вода необхідна для життя і нерідко виступає лімітуючим фактором у наземних екосистемах. На життєдіяльність мікроорганізмів впливає вологість середовища. Вона входить до складу їх клітин (до 85%) і підтримує тургорний тиск у них [17]. Мікроорганізми в залежності від їх відношення до вологості середовища поділяються на три групи:

**Гідрофіти** (вологолюбні мікроорганізми), **мезофіти** (середньовологолюбні мікроорганізми) і **ксерофіти** (сухолюбні). Більшість бактерій і дріжджів гідрофіти, багато міцеліальних грибів – мезофіти, але серед них зустрічаються як і гідрофіти, так і ксерофіти. Для бактерій мінімальна вологість субстрату, а також харчових продуктів, при якій вони ще можуть розвиватися становить 20-30%, для міцеліальних грибів – 11–13%, вони можуть рости на ледве вологих субстратах.

Існують різні шляхи зниження води, з метою зберігання харчових продуктів від мікробного псування: сушка, в'ялення, додавання у продукт різних розчинних речовин (цукор, сіль), а також заморожування. До двох років зберігають свою активність

## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

сушені хлібопекарські дріжджі. Сушать фрукти, овочі, рибу, м'ясо. Під час зберігання цих продуктів необхідно підтримувати сталу температуру і вологість [20].

Для зберігання мікроорганізмів і виготовлення лікарських препаратів із бактерій застосовується метод ліофільної сушки (рис. 1.5). Суть методу полягає в тому, що мікроорганізми спочатку заморожують при  $-273\text{ }^{\circ}\text{C}$ , а потім висушують в умовах вакууму. При цьому мікробні клітини переходять у стан анабіозу і зберігають свої біологічні властивості протягом декількох років [6].



**Рис. 1.5. Ліофільна сушка**

**Газовий склад атмосфери та тиск.** Атмосфера є важливою частиною екосфери, з якою вона пов'язана біогеохімічними циклами, які включають газоподібні компоненти. Це, насамперед, кругообіг азоту, кисню, води. Велике значення мають також фізичні властивості атмосфери, повітря створює незначний опір руху і не в змозі бути опорою для наземних тварин. В атмосфері проходить постійна циркуляція повітряних мас, енергією для якої є Сонце. Результатом циркуляції є перерозподіл водяної пари. Захоплюючи її в одному місці та переносячи в друге, проходить захоплення різних елементів і перенесення їх в інше місце. Важливою атмосферною змінною є тиск, який зменшується з висотою [18].



## **АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

**Едафічні (грунтові) чинники** – це ґрунтові умови, що впливають на життя і поширення живих організмів. Як відомо, живі організми існують не лише в ґрунті, а й у місцях, де його ще немає: скелі, дюни, терикони, кар'єри. Тому едафічними факторами є значно ширше коло умов, ніж ґрунт.

Отже, становлення ґрунту відбувається завдяки взаємодії організмів, материнської породи, сонячного випромінювання і опадів [38].

Едафічний чинник, на відміну від інших, має своєрідний характер. По-перше, він не лише впливає на організми, але одночасно служить середовищем існування для багатьох видів мікробів, рослин і тварин, тобто належить до чинників, які формують середовище. По-друге, ґрунт є продуктом динамічної взаємодії між гірською породою, кліматом і органічним світом, а сьогодні також і з людським суспільством. Отже, ґрунтові організми разом з абіотичними факторами створюють своє середовище проживання. І, нарешті, по-третє, едафічний чинник межує з абіотичними і біотичними чинниками [42].

**Орографічним чинником** є висота. З висотою знижується середні температури, збільшується добовий перепад температур, збільшується кількість опадів, швидкість вітру й інтенсивність радіації, зменшується атмосферний тиск і концентрація газів. Так, з підвищенням абсолютної висоти на кожні 100 м спостерігається зниження температури повітря на 0,6°C. Все це здійснює вплив на мікроорганізми [7].

### **1.3. СЕРЕДОВИЩЕ ІСНУВАННЯ МІКРООРГАНІЗМІВ ТА ЇХ ЖИТТЄДІЯЛЬНІСТЬ**

Під середовищем (життя) мікроорганізмів мається на увазі вся сукупність конкретних абіотичних та біотичних факторів, в яких живе дана популяція або вид. Розміри мікробних екосистем дуже різноманітні. Це може бути, наприклад, ставок, озеро або коренева система дерева. Можливі й такі маленькі екосистеми, як вегетативний орган рослини (коріння, листок стебло, квітка). У межах екосистеми для кожного виду можна описати його місце проживання. При цьому поняття "екологічна ніша" відображає не

## **АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

просто місце мікроорганізмів у просторі, а функцію його або популяції мікроорганізмів у співтоваристві організмів. Широке поширення мікроорганізмів пов'язано з легкістю їх переміщення по повітрю і воді; зокрема, поверхню і дно прісноводних і солоних водойм, а також кілька сантиметрів верхнього шару ґрунту рясніють мікроорганізмами, що руйнують органічні речовини. Менша кількість мікроорганізмів колонізує поверхню рослин. У зонах проживання мікроорганізми утворюють мікроценоз. У природних біоценозах (ґрунт, вода, повітря) виживають і розмножуються лише ті мікроорганізми, яким сприяє навколишнє середовище; їх ріст припиняється, як тільки умови навколишнього середовища змінюються. За настання сприятливих умов вони дають початок новим клонам мікроорганізмів [17].

Важливим параметром оцінки якості природного середовища є його стійкість, стабільність усіх режимів та станів природних факторів. Різкі відхилення природного середовища від звичайного його стану, як правило, розглядаються як стихійне лихо й катастрофа. Екологія, як наука що вивчає взаємовідносини організмів із навколишнім середовищем, чітко визначає поняття середовища, при цьому акцентується, що середовище існування може мати відмінні за хімічними та фізичними властивостями умови.

### **1.3.1. ВОДНЕ СЕРЕДОВИЩЕ ІСНУВАННЯ**

Вода, в якій розпочалося життя на Землі, – це важливий екологічний чинник, що визначається її фізичними властивостями, зокрема, прозорістю, щільністю, теплопровідністю і теплоємністю, а також текучістю. Остання зумовлює циркуляцію в озерах і ставках [28].

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.

## **АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

---

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** (не багаті на корм) – глибоководні озера з низькою температурою в нижніх шарах водної товщі, багаті на кисень;

- **еутрофні** (багаті на корм) - неглибокі, придонні води мають більшу температуру, ніж оліготрофні. Вода в таких водоймах зелена;

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

У морях, річках, озерах та інших водоймах, а також у ґрунтових водах міститься значна кількість видів мікроорганізмів. Мікробіота природних вод значною мірою залежить від їх походження. Розрізняють прісні і морські води. Прісні води поділяють на поверхневі, включаючи проточні (річки, струмки) і стоячі (озера, ставки, водосховища), підземні (ґрунтові, артезіанські) і атмосферні (дощ, сніг) [33].

Зростаючий дефіцит прісної води на Землі змушує звернути серйозну увагу на процеси формування екосистеми у водоймі та переробку водними мікроорганізмами надходять у водойму забруднень. Вода – природне середовище проживання мікроорганізмів, основна маса яких надходить з ґрунту, повітря з осідаючої пилом, з відходами, стоками промислових і тваринницьких об'єктів та ін. Особливо багато мікроорганізмів у відкритих водоймах та річках, нерідко зустрічаються вони в мулистих відкладеннях океанів, морів, боліт, мінеральних водах. Їх знаходять як у поверхневих шарах, так і на глибині до 10 тис. м. Живуть мікроорганізми і в гарячих джерелах. Процес фотосинтезу у них відбувається за температури 75°C, а в лужних водах бактерії виживають за температури 100°C. Якісний склад водойм де мешкають мікроорганізми залежить переважно від властивостей самої води, надходження до неї стічних та промислових відходів (рис. 1.5). До постійно живучих у воді

## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

мікроорганізмів відносяться: *Azotobacter*, *Nitrobacter*, *Micrococcus*, *Pseudomonas*, *Proteus*, *Spirillum* та ін [44].



**Рис. 1.6. Водне середовище існування мікроорганізмів**

Глибокі ґрунтові води, ключова, артезіанська вода майже вільні від мікроорганізмів. Незначно забруднені мікробіотою атмосферні опади, оскільки сніг і вода захоплюють більшість мікроорганізмів повітря разом із пилом і після випадання опадів повітря особливо чисте.

Мікробіоту водойм утворюють дві групи: аутохтонні (власне водні) і алохтонні (потрапляють ззовні під час забруднення) мікроорганізми. **Аутохтонна мікробіота** – сукупність мікроорганізмів, що постійно живуть і розмножуються у воді. Мікробний склад води нагадує мікрофлору ґрунту, з якою вода стикається (придонні і прибережні ґрунту). **Алохтонна мікробіота** – сукупність мікроорганізмів, які випадково потрапили у воду і зберігаються в ній порівняно короткий час. Кількісні співвідношення мікроорганізмів у відкритих водоймах варіює в широких межах, що залежить від типу водойми, ступеня його забруднення, зміни метеорологічних умов, пори року. Мікроорганізми води відіграють значну роль у кругообігу речовин, розщеплюючи органічні продукти тваринного і рослинного походження та забезпечуючи поживними речовинами інші організми, які живуть у воді [11].

Джерелом забруднення води в річках найчастіше слугують побутові та промислові стоки. У відкриті водойми більша частина мікробів потрапляє з ґрунту. Тому в озерах, ставках, річках

**АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ  
МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

найвищий вміст мікробіоти міститься в прибережній зоні. У воді живуть усі відомі групи мікроорганізмів, але найбільш істотний компонент населення водойм – бактерії. Мікроби окислюють до мінеральних сполук органічні речовини, у величезних кількостях попадають у водойми. Ступінь забруднення, зокрема хвороботворними мікробами, може бути перешкодою для використання води. Тому будь-яке водне джерело необхідно піддавати санітарно-мікробіологічній оцінці. Самоочищення водойм обумовлюється низкою факторів: швидкою течією води, що веде до зменшення концентрації органічних речовин; бактерицидною дією інсоляції; мінералізацією органічних сполук мікробами; адсорбцією на поверхні рослин; дією фітонцидів рослин [8].

Вода є фактором передачі збудників багатьох інфекційних захворювань. Патогенні мікроорганізми водойм можуть включатися в харчові ланцюги і по них передаватися різним групам тварин, птахів і риб. Відомо, що водним шляхом передаються черевний тиф, бактеріальна і амебна дизентерія, холера, лептоспіроз, поліомієліт, гепатити А і Е і низка інших хвороб. При санітарно-бактеріологічному дослідженні води визначають: загальне мікробне число (загальна кількість мікроорганізмів в 1 мл); наявність патогенних мікроорганізмів; кількість БГКП, як показник ступеня фекального забруднення. Додатково визначають титр *Сl. perfringens*, індекс бактеріофага і цисти лямблій. Наявність патогенних мікроорганізмів визначають за епідеміологічними показниками. Для взяття проб води використовують як багаторазовий, так і одноразовий стерильний посуд. Багаторазовий виготовляється з матеріалів, що витримують обробку сухим жаром і автоклавуванням. Ємності для забору води закривають щільними пробками і захисним ковпачком з фольги або щільного паперу. Перед взяттям проб з водопроводу кран протирають тампоном, змоченим спиртом, і обпалюють, після чого 10-15 хв зливають застою в трубах воду і тільки потім відбирають зразок для дослідження. Аналіз проводять відразу після взяття проб. За необхідності транспортувану воду зберігають за температури 1–5°C і

## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

аналізують не пізніше ніж через 2–6 год з моменту її забору (рис. 1.7).



**Рис 1.7. Відбір проб води для виконання дослідження вмісту забруднюючих речовин**

Ступінь забруднення водних об'єктів органічними речовинами визначає їх сапробність (sapro — гниючий).

- **Полісапробна зона** – сильно забруднена вода, бідна на кисень і багата на органічні рештки.

- **Мезосапробна зона** (зона помірного забруднення), в якій відбувається мінералізація органічних речовин з інтенсивним окисленням і виразною нітрифікацією.

- **Олігосапробна зона** (зона характерна для чистої води. Кількість мікроорганізмів незначна, в 1 мл – декілька десятків або сотень. Кишкова паличка в цій зоні відсутня).

- **Катаробна зона** (зона дуже чистої води (від 1 до 100 мікробів в 1 мл). До цієї зони належать ґрунтові, пластові, мінеральні води, очищені.

Деякі вчені вважають, що мікроорганізми, які акумулюють у своїх клітинах важкі метали і хімічні речовини можна використовувати для очищення промислових відходів на підприємствах, перш ніж ці відходи будуть спущені зі стічними водами. Під час потрапляння у водойми погано оброблених або зовсім необроблених каналізаційних стоків населених пунктів і тваринницьких ферм вода стає чинником передачі кишкових інфекцій. Патогенні мікроорганізми можуть тривалий час зберігати у воді свою життєздатність [16].

### 1.3.2. ҐРУНТОВЕ СЕРЕДОВИЩЕ ІСНУВАННЯ

**АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ  
МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

**Ґрунт** – верхній родючий шар земної кори. Ґрунт утворюється в результаті взаємодії багатьох чинників, із яких найбільш важливе значення мають: клімат (зумовлює фізичне і хімічне вивітрювання порід); материнська гірська порода; топографія; живі організми; час. Ґрунти мають три основних шари: верхній (гумусовий), середній (переробляються сполуки верхнього шару) і нижній (материнська порода). До складу Ґрунту входять: 1) мінеральна основа (близько 50–60% – глина, мул, пісок, галька, гравій, валуни тощо); 2) органічна речовина – гумус (близько 10%); 3) повітря (15–25%); 4) вода (25–35%). Основними властивостями Ґрунту є родючість (здатність постачати рослинам воду і поживні речовини), кислотність (за цією властивістю Ґрунти поділяють на кислі, нейтральні та лужні), структурність (здатність утворювати грудочки різної форми і розмірів), поглинаюча здатність (здатність утримувати або зв'язувати хімічні сполуки; буває механічна, фізична, хімічна, фізико-хімічна, біологічна). Існують різні типи Ґрунтів, що визначаються розмірами Ґрунтових часток і вмістом органічної речовини (чорноземи).

Ґрунт як середовище існування характеризується такими особливостями: вода і повітря знаходяться в порожнинах між часточками Ґрунту; склад Ґрунтового повітря відрізняється від атмосферного (вміст  $\text{CO}_2$  в 10–100 разів вищий; а кисню – у декілька разів менший, ніж в атмосфері; відсутність впливу світла; вологість завжди вища, ніж повітря; невелика амплітуда добових і річних коливань температур та ін.

Мешканцями Ґрунтів є Ґрунтові бактерії, Ґрунтові водорості, Ґрунтові гриби та Ґрунтові тварини з такими пристосуваннями до життя, як мінеральне живлення, активне прокладання ходів у Ґрунті, розгалуженість тіла, зменшення його розмірів, тоненькі покриви тіла, вертикальні міграції, слабка пігментація тіла, гетеротрофний тип живлення тощо.

Земля є найбільшим і найважливішим середовищем для проживання мікроорганізмів. Ґрунт є основним вмістилищем мікробного світу й головною ареною його життєдіяльності. Мікробіоценози цього природного середовища включають сотні й

**АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ  
МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

тисячі видів бактерій, грибів, найпростіших, мікоплазм і вірусів. Вони відіграють велику роль у процесах формування й самоочищення ґрунтів, а також у кругообізі речовин у природі. Один грам орної землі містить від 1 до 10 млрд бактерій. На площі в 1 га в ґрунті може знаходитись від 1 до 5 т мікробної маси. Кількість мікробів в 1 г ґрунту може бути дуже велика: від 200 млн до 10 млрд. Удобрювальні орні землі населені мікроорганізмами найбільш густо. Ґрунти лісів, сфагнових боліт, піски пустель і кам'янисті ґрунти містять мало мікроорганізмів. Також поверхневий шар землі (кірочка товщиною 2-3 мм) містить мало мікробів, оскільки висихання і сонячні промені згубно впливають на них. Основна маса їх знаходиться на глибині 10–20 см. На глибині 1–2 м непорушеної землі мікроорганізми майже не зустрічаються. Мікробіота ґрунту дуже різноманітна і включає кілька сотень видів. Тут зустрічаються нітрифікуючі, денітрифікуючі, азотофіксуючі бактерії, численні сірко-, залізобактерії, гриби, найпростіші, віруси. Вони відіграють колосальну роль у кругообігу речовин у природі, підвищують врожайність полів, забезпечують життя на Землі. Мікроорганізми ґрунту беруть активну участь у всіх процесах трансформації речовин і енергії: здійснюють синтез біомаси, біологічну фіксацію азоту, бродіння, гниття, денітрифікацію, кругообіг сірки, заліза, фосфору та інших елементів [45].

Ґрунт найкраще забезпечує розвиток і життєдіяльність мікроорганізмів, і разом із тим найбільше змінюється під їхнім впливом. Важливим завданням в умовах сучасного аграрного виробництва є збереження ефективної родючості ґрунту з одночасним підвищенням екологічної стійкості й продуктивності агроценозів. Родючість ґрунтів тісно пов'язана з діяльністю ґрунтових мікроорганізмів, оскільки мікробіота активно функціонує та формує верхній ґрунтовий горизонт, в якому зосереджений найбільший запас органічних форм поживних елементів [42].

Багато досліджень спрямованих на вивчення теоретичних основ формування структури і функціонуванню мікробних ценозів ґрунту (К.І. Андреюк та О. В. Валагурової). Ґрунтова



**АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ  
МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

мікробіота є одним із найважливіших чинників, що визначає процеси формування та біологічні властивості ґрунту, і є складною мікробіологічною системою, за даними Патики В. П. [32], вміст мікроорганізмів в 1 г ґрунту становить мільярди клітин. А от на думку Aislabie J. A. та Deslippe J., різноманітність ґрунтової мікрофлори така, що в 1 г ґрунту міститься близько 4000 видів мікроорганізмів. Фітопатогенні гриби в життєвому циклі формують низку життєвих форм: міцелій, макро- і мікроконідії, хламідоспори та склероції, які також знаходяться в ґрунті та на рослинних рештках. Найнебезпечніші захворювання сільськогосподарських рослин пов'язані саме зі змінами ґрунтової мікробіоти, на яку впливають не лише технології вирощування, ґрунтово-кліматичні умови, а і кореневі виділення рослин. Мікробні угруповання значною мірою визначають родючість ґрунту, а також ріст і розвиток сільськогосподарських рослин, беручи участь у таких важливих процесах, як трансформування рослинних решток та формування гумусу, забезпечення рослинного організму поживними речовинами та колообіг біогенних елементів.

Під впливом хімічних та біологічних добрив істотно змінюється біорізноманіття та структура основних фізіологічних груп мікроорганізмів, що сприяє погіршенню мікробіологічних процесів у ґрунті. Провідним напрямом розвитку інтенсивного землеробства, спрямованим на збереження природного потенціалу ґрунтів, є його екологізація. Однією із основних умов екологізації землеробства є раціональне застосування добрив у сів'язі зі збереженням біорізноманіття ґрунтової мікробіоти та її фізіологічних властивостей.

Відомо такі основні еколого-трофічні групи мікроорганізмів ризосферного ґрунту сільськогосподарських рослин, як педотрофні, оліготрофні, гуматрозкладаючі, целюлозолітичні, амілолітичні, амоніфікуючі, фосформобілізуючі та патогенні мікроміцети (рис. 1.8).

## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА



**Рис. 1.8. Еколого-трофічні групи мікроорганізмів ризосферного ґрунту сільськогосподарських рослин**

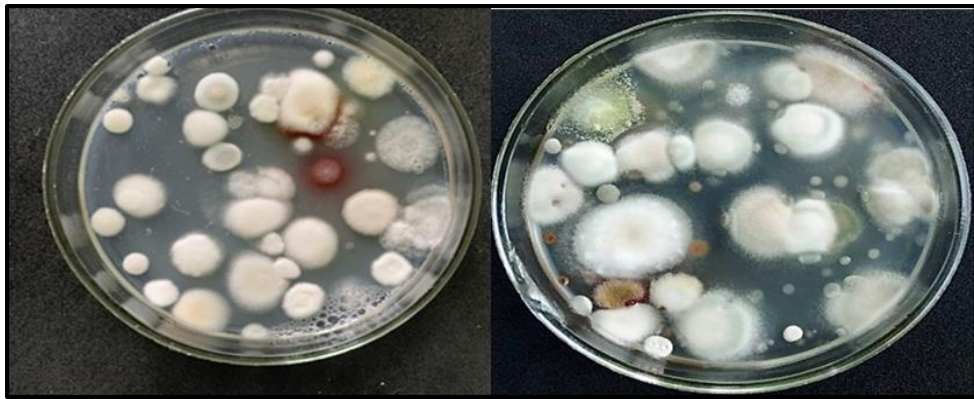
Необхідність досліджувати мікрофлору ґрунту виникає під час проведення планування та забудови населених пунктів, санаторіїв, дитячих площадок, таборів відпочинку, пляжів, полів зрошування. Залежно від завдань і мети дослідження проводять короткий або повний санітарно-мікробіологічний аналіз, а також виявлення патогенних грибів, бактерій і вірусів. При короткому аналізі встановлюють загальне мікробне число (ЗМЧ), число бактерій групи кишкових паличок (титр БГКП), титри ентерококів, *S. perfringens* і термофільних мікроорганізмів. При повному аналізі, крім названих показників, визначають ще загальне число і процент спор, кількість актиноміцетів, грибів, аеробних целюльозних і амоніфікуючих бактерій. За певних епідеміологічних ситуацій необхідно виявляти й патогенні мікроорганізми ґрунту [42].

Відбір проб ґрунту проводять у 4–5 точках вибраної ділянки на глибині 10–15 см. Лопатою викопують ямки глибиною 20 см. У стерильну банку беруть по 200–300 г із кожної точки, змішують, відбирають наважку в 30 г і вносять у колбу, що містить 300 см<sup>3</sup> стерильної води. Суміш ретельно збовтують протягом 10 хв, потім відстоюють 2–3 хв для осідання грубих частинок. За необхідності брати пробу з глибших шарів ґрунту використовують спеціальний

## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

земляний бур Некрасова, який дає змогу відбирати проби на заданій глибині [10].

Із отриманої суспензії готують серійні десятикратні розведення від  $10^{-1}$  до  $10^{-6}$  і більше. По  $1 \text{ см}^3$  із останніх двох розведень вносять на дно двох стерильних чашок Петрі й заливають  $15 \text{ см}^3$  розтопленого й охолодженого до  $45^\circ\text{C}$  агаром. Після застигання середовища чашки інкубують 48 год при  $28\text{--}30^\circ\text{C}$ . Із суми колоній, що вирости на двох чашках одного розведення, вираховують середнє арифметичне й визначають ЗМЧ (загальне мікробне число) (рис. 1.9).



**Рис 1.9. Колонії ґрунтових мікроорганізмів, що вирости на двох чашках одного розведення**

**Забруднення і самоочищення ґрунту.** Через ґрунт може відбуватися забруднення патогенними мікроорганізмами харчової сировини. Тому патогени, що надходять у ґрунт, повинні піддаватися очищенню та знешкодженню. Тривалість виживання в ґрунті патогенних мікроорганізмів залежить від біологічних властивостей і умов середовища проживання. Найбільш тривало живуть спороутворюючі мікроорганізми, які можуть зберігатися протягом десятиліть. За сприятливих умов мікроорганізми в ґрунті не тільки виживають, але і довго (тижні, місяці і навіть роки) зберігають вірулентні властивості [35].

### **Класифікація ґрунтових патогенних мікроорганізмів:**

- Патогенні мікроорганізми, постійно живуть у ґрунті.
- Патогенні спороутворюючі мікроорганізми, для яких ґрунт є вторинним резервуаром.

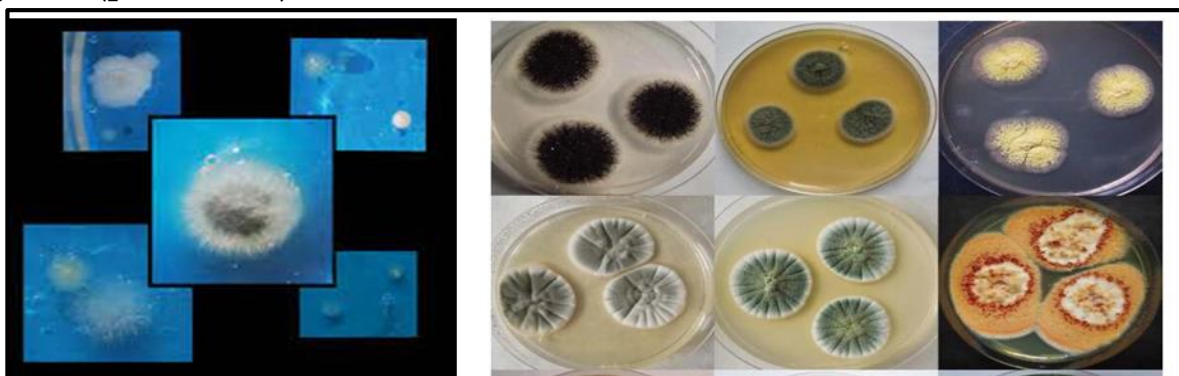
## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

- Патогенні мікроорганізми, що потрапляють у ґрунт і зберігаються протягом декількох тижнів або місяців.

Основні чинники, що призводять до швидкої загибелі мікроорганізмів це – нездатність до спороутворення і антагоністичні властивості мікробіоти ґрунту (конкуренція за джерела енергії та харчування). Тривалість виживання патогенних мікроорганізмів у ґрунті залежить від біології збудника, вмісту вологи та відповідних поживних речовин, рН, температури, наявності мікробів-антагоністів, бактеріофагів. У вологих ґрунтах їх виживання в 2–4 рази довший, ніж у сухих [26].

### 1.3.3. ПОВІТРЯНЕ СЕРЕДОВИЩЕ ІСНУВАННЯ

Мікробіота повітря залежить від мікробіоти ґрунту і води, звідки мікроби разом із пилом і крапельками вологи потрапляють в атмосферу. Повітря – несприятливе середовище для розмноження мікроорганізмів. Відсутність живильних речовин, сонячні промені, і висушування зумовлюють швидку загибель мікроорганізмів. Внаслідок цього в атмосферному повітрі постійно відбуваються процеси самоочищення [41]. Склад мікробіоти повітря дуже різноманітний – це пігментні сапрофітні бактерії (мікрококи, сарцини), актиноміцети, цвілеві, дріжджові гриби (рис. 1.10).



**Рис. 1.10. Мікробіота повітря**

Найбільшу кількість мікроорганізмів містить повітря великих промислових міст. Повітря ж полів, лісів, луків, а також над водними просторами, у віддаленні від населених пунктів є порівняно чистим. Значних змін зазнає мікробіота повітря

## **АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

залежно від пори року. Максимальну кількість мікроорганізмів виявляють в літній час, а мінімальну – в зимовий період. Мікробіота повітря закритих приміщень більш різноманітна і відносна стабільна. Основне джерело забруднення повітря патогенними видами – бактеріоносії. Рівень мікробного забруднення залежить від щільності населення, активності руху людей, санітарного стану приміщення, вентиляції, частоти провітрювання, способу збирання, ступеня освітленості і т. д. Мікроорганізми в повітрі знаходяться в стані аерозолі. Розмір аерозольних часток варіюється від 10 до 2000 нм. Виділяють три основні фази бактеріального аерозолі:

- крапельна фаза складається з бактеріальних клітин, оточених водносолевий оболонкою. Діаметр частинок близько 0,1 мм. Тривалість перебування у повітрі становить кілька секунд;
- мілка ядерна фаза утворюється під час висихання частинок першої фази. У цій фазі частинки мають найменші розміри, легко переміщуються потоками повітря, довго знаходяться в підвішеному стані. Саме так поширюються більшість збудників повітряно-крапельних інфекцій;
- фаза «бактеріальної пилу» складається з великих, швидко осідаючих частинок, що утворюють пил, здатний підніматися в повітря.

Патогенні та умовно-патогенні мікроорганізми у повітря потрапляють з краплями слини людини або тварин, при розмові, кашлі, при злущування клітин епітелію шкіри. Через повітря передаються: бактерії – збудники туберкульозу, дифтерії, кашлюку, спорові форми бактерій, віруси – збудники гострих респіраторних інфекцій (вітряної віспи, грипу, парагрипу та ін.) та гриби з роду *Aspergillus*, *Mucor*, *Penicillium*.

Для оцінки санітарного стану повітря закритих приміщень визначають загальне мікробне число і кількість санітарно-показових мікроорганізмів, до яких належать гемолітичні стафілококи,  $\alpha$ - і  $\beta$ - гемолітичні стрептококи. За необхідності, додатково визначають наявність і кількість синьогнійної палички та ін. Кількість бактерій і кількість санітарно-показових

## **АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

мікроорганізмів визначають за їх кількісним вмістом в 1 м<sup>3</sup> (1000 л) повітря. Нині існує багато методів і пристроїв для відбору проб повітря та їх дослідження. Найбільш простими і доступними для проведення санітарно-бактеріологічного дослідження повітря є седиментаційний і аспіраційний методи. Седиментаційний метод Коха заснований на спонтанному осіданні мікроорганізмів під дією сили тяжіння на поверхні живильного середовища відкритої чашки Петрі [37].

Для визначення загального мікробного числа дві чашки Петрі зі стерильним МПА залишають відкритими протягом 10–30 хв. Потім їх закривають, надписують і інкубують у термостаті при 37°C протягом 24 год. Потім посіви витримують 24 год за кімнатної температури для виявлення цвілевих грибів. Таким чином, через 48 год підраховують сумарну кількість колоній, що виростили на чашках. Виходять з того, що за 5 хв на поверхню 100 см<sup>2</sup> щільного середовища осідають бактерії з 10 л повітря (Омелянський В.А.).

Для виявлення санітарно-показових мікроорганізмів використовують спеціальні живильні середовища. Аспіраційний метод заснований на ударній дії повітряного струменя об поверхню живильного середовища, на яку осідають мікроорганізми. Його проводять з використанням апарату Кротова або його сучасних модифікацій. Для виявлення цвілевих грибів посів повітря роблять на середовище Сабуро і культивують 3–5 діб при 20–22°C [27].

Для знезараження повітря використовують ультрафіолетове і кварцове опромінювання, аерозолі дезінфікуючих розчинів.

### **1.3.4. РОСЛИНИ ЯК СЕРЕДОВИЩЕ ІСНУВАННЯ МІКРООРГАНІЗМІВ. ЕВОЛЮЦІЯ І ТИПИ ПАРАЗИТИЗМУ**

Переважає більшість хвороб рослин пов'язана з впливом на них патогенів. Патогени зустрічаються серед грибів, бактерій, вірусів, мікоплазмових та інших організмів, які викликають патологічні зміни в рослині. Вони вступають у контакт з рослиною, проникають в її органи і тканини або розвиваються на поверхні і своєю життєдіяльністю порушують фізіологічні

## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

процеси в рослині, тобто викликають хворобу. Характерна особливість цих хвороб – вони передаються від хворих рослин до здорових, спричиняючи їх ураження.

Інфекція хвороб передається: через контакт хворих рослин із здоровими; від мертвих рослин, які раніше були заражені патогеном, а також заражених рослинних решток через ґрунт; у період вегетації рослин – за допомогою вітру, дощу, комах та інших представників тваринного світу, сільськогосподарських знарядь тощо (рис. 1.11).



**Рис. 1.11. Хвороби рослин ячменю ярого (паразитуючі патогени)**

Такі хвороби рослин отримали назву інфекційних (паразитичних). Усі паразитичні взаємовідносини визначаються певним типом живлення мікроорганізмів [30].

**Способи живлення організмів.** Зелені організми синтезують органічні речовини із неорганічних – вуглекислого газу, води, мінеральних солей. Такий тип живлення, коли організм не потребує готових органічних сполук називається **автотрофним**.

Автотрофним живленням володіють майже виключно організми, які містять хлорофіл, а інші є гетеротрофами, які для свого існування використовують готові органічні сполуки. **Гетеротрофи**, які здатні живитися органічним субстратом відмерлих рослин (наприклад, рослинними рештками), називаються сапрофітами. На відміну від сапрофітів паразити можуть живитися тільки за рахунок живого організму. Між двома вказаними групами є велика кількість перехідних форм. Існує

## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

велика група грибів, які ведуть сапрофітне життя в ґрунті. Під час відмирання окремих корінців ці гриби можуть поселятися на них, а потім перейти і на здорові частини коріння. Так здійснюється перехід від сапрофітного до паразитичного способу існування. При цьому багато з подібних грибів не можуть подолати опір живих клітин і попередньо вбивають їх своїми токсинами. За відсутності сприйнятливих рослин такі організми можуть тривалий час житися сапрофітно, тому їх називають факультативними (не обов'язковими) паразитами. Інша група мікроорганізмів значно тісніше пов'язана з живими рослинами. Наприклад, збудник парші яблуні частину свого циклу розвитку проходить на живих листках як паразит, а частину – на опалому листі як сапрофіт. Багато грибів і бактерій (збудники сажки злаків, чорної ніжки картоплі) можуть розвиватися в стерильному ґрунті, але в природних умовах не витримують конкуренції інших мікроорганізмів, тому зустрічаються тільки на живих рослинах як паразити. Мікроорганізми, які зазвичай ведуть паразитичний спосіб життя, але за певних умов можуть розвиватися на мертвих органічних субстратах, називають **факультативними сапрофітами**. Гриби, які поза рослини існують тільки у стадії спокою і зовсім не здатні рости на мертвому субстраті, називають **облігатними (обов'язковими) паразитами**. До облігатних паразитів відносяться іржасті, борошністороссяні і пероноспоріві гриби, а також віруси. Облігатні паразити і факультативні сапрофіти об'єднуються в групу справжніх паразитів, тому що паразитизм для них є нормальним типом живлення, а сапрофітна фаза або зовсім відсутня, або відіграє підрядну роль у циклі розвитку (наприклад, для перезимівлі). На відміну від факультативних паразитів, які зазвичай вражають ослаблені рослини і проникають через ділянки відмерлої тканини, справжні паразити здатні вражати здорові рослини, проникаючи через пори або активно продавлюючи покривні тканини [9].

### **Еволюція і типи паразитизму**

**Паразитизм** – форма взаємовідносин між організмами, із яких один, називається паразитом або патогеном, використовує другого як джерело живлення і як середовище свого існування,



**АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ  
МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

тобто рослиною-живителем. Паразитами (патогенними) називають гетеротрофні організми, які розвиваються все своє життя або хоча б частину його на поверхні або всередині інших живих організмів і живляться поживними речовинами не з мертвих, а із живих клітин. Ступінь агресивності патогена значною мірою визначає характер протікання захворювання і його шкодочинності для рослини [30].

Агресивність визначається такими елементами:

- 1) кількістю інфекції (спор), необхідної для зараження рослини: чим менша доза інфекційного матеріалу необхідна для зараження, тим вища агресивність патогена;
- 2) швидкістю закріплення патогена в рослині: чим коротший період зараження, тим агресивніший патоген;
- 3) тривалістю інкубаційного періоду, тобто часом від моменту зараження до появи перших симптомів хвороби: чим коротший період інкубації, тим агресивніший патоген.

Агресивність одного й того ж патогена залежить від багатьох причин: температури, живлення, стану патогена тощо. Наприклад, гриб *Botrytis cinerea* Pers. значно легше уражує живі тканини листків, якщо переходить на них з багатими живильними речовинами мертвого субстрату.

Отже, **патогенність** – це здатність викликати захворювання, тобто спричиняти шкоду рослині-живителю. Облігатні паразити слабопатогенні, тому що вони можуть житися тільки вмістом живих клітин і не викликають своїм впливом швидкої їх загибелі. Навпаки, факультативні паразити високопатогенні, їх токсини призводять до отруєння і загибелі клітин рослини. Не завжди висока патогенність збудника хвороби пов'язана з його високою агресивністю. Наприклад, у деяких хвороб, які викликають чорноту листків і стебел (*Fumago*), хотя і володіють великою агресивністю, тобто здатністю швидко заражати і поселятися на рослині, патогенність досить незначна і, навпаки, збудник вертицильозного в'янення за своєю природою слабкоагресивний збудник – відрізняється високою патогенністю, викликаючи загибель рослин [25].

**АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ  
МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

Вірулентність поєднує поняття патогенності й агресивності і виражає шкодочинність даного збудника хвороби. Так, збудники іржі злаків слабопатогенні. Однак висока агресивність призводить до того, що майже всі спори здатні заражати рослини і розмножуватися з утворенням великої кількості нових спор. Тому слабка патогенність одиничного зараження компенсується великою кількістю заражень, що призводить часто всю рослину до загибелі. Здатність патогена викликати хворобу часто називають вірулентністю. Це поняття близьке до патогенності [12].

**Вірулентність** – це хвороботворна активність патогена, тобто його висока агресивність і висока патогенність не по відношенню до даного виду рослини взагалі (наприклад, бурої іржі на пшениці), а до певних її сортів. Вірулентність патогена – властивість стала і змінюється лише при зміні генотипу, а це своєю чергою, досягається під час статевого процесу, мутацій, гетерокаріозі, парасексуального процесу. Більшість патогенів складається із тієї чи іншої кількості рас, які розрізняються вірулентністю, ступінь якої залежить від стадії розвитку патогена. Наприклад, вірулентність вища у свіжовиділених із рослин бактерій і грибів і часто знижується у міру їх росту у штучних умовах, наприклад на елективних середовищах. Вірулентність патогена можна відновити шляхом проведення (пасажування) його через організм рослини-живителя. Відомі також і слабкі вірулентні мікроорганізми. Наприклад, бульбочкові бактерії високоагресивні, тому що здатні заражати коріння здорових рослин. Однак вони майже зовсім не патогенні і, відповідно, не вірулентні. Тому бульбочкові бактерії рідко викликають захворювання рослин. Гриби із роду *Penicillium* є поширеними ґрунтовими сапрофітами. Вони слабоагресивні і вражають живі рослини дуже рідко. Тому, не зважаючи на високу патогенність (здатність утворювати токсини, які отруюють клітини рослин), їх вірулентність незначна [29].

**Механізм патогенності.** Щоб поселитися на живильній рослині, гетеротроф повинен володіти низкою особливих властивостей, які роблять його здатним до паразитичного способу

**АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ  
МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

життя. Першою такою властивістю, напевне, має бути хемотропізм, тобто для зараження рослини патоген має володіти подібністю з нею. Наприклад, збудник борошнистої роси огірків не може уразити цукровий буряк. В основі цього, як вважають окремі вчені [21], лежить думка про те, що взаємовідносини між патогеном і рослиною-живителем певним чином залежать від наявності у рослини факторів росту, необхідних для патогена. За відсутності у рослини необхідних для патогена живильних речовин або низької їх концентрації розвиток затримується, внаслідок чого проявляється стійкість до нього рослини. Сучасний рівень знань якоюсь мірою дозволяє пояснити генетичні механізми взаємовідносин рослин і патогена. Існує гіпотеза, що кожному гену стійкості рослини відповідає ген вірулентності патогена. На основі цих досліджень була сформульована теорія «**ген на ген**». Сутність її полягає в тому, що той чи інший тип взаємовідносин рослини і патогена залежить від наявності у рослини комплементарних (викликають розвиток будь-якої ознаки тільки спільно) генів, які контролюють механізм захисту і нападу [39].

Заслуговує на увагу гіпотеза «**неповного середовища**», згідно з якою патоген може розмножуватись у рослині, якщо у рослини є набір специфічних генів, які контролюють утворення ферментів, білків та інших речовин, необхідних патогену. Будь-яка мутація рослини, що знижує синтез речовини, необхідної для патогена, підвищує імунітет, тобто сприяє неспроможності патогену розвиватися в цій рослині. Такий імунітет зберігається до появи серед патогенів мутантів, здатних використовувати речовину, що випала із живлення. Друга необхідна властивість патогена полягає в здатності його нападати на живильну рослину, тобто заражати її, жити в ній, долати її супротив, використовувати її для живлення і розмножуватись в ній або на ній. Ця здатність патогена називається агресивністю і складає основу його паразитичної діяльності. Чим вищий ступінь паразитизму, тим вища агресивність. Наприклад, збудники іржі злаків (*Puccinia*) відрізняються високою агресивністю, тому що одна спора паразита може викликати зараження рослини-

## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

живителя. Навпаки, факультативні паразити (наприклад, деякі гриби роду *Fusarium*), які спочатку повинні вбити тканину і тільки потім можуть заселити її, малоагресивні, тому що вони не здатні подолати супротив живих клітин. У цьому випадку для зараження потрібна велика кількість спор (10000 спор і більше) факультативних паразитів, тому що кількість токсину, що виділяється однією спорою, недостатня для отруєння тканин рослини. Третя властивість, якою володіють багато патогенів, полягає в здатності спричинити шкоду рослині-живителю і викликати у неї патологічні процеси, тобто хворобу [33].

**Типи паразитизму.** Паразитизм існує різноманітний, і може бути: частковий, повний, облігатний (справжній), факультативний (умовний) сапрофітизм, факультативний (умовний) паразитизм, повний сапрофітизм.

**Частковий паразитизм.** Цією властивістю зазвичай володіють ті організми, які мають хлорофіл і самі виробляють органічні речовини, отримуючи від рослини-живителя тільки воду і мінеральні солі. До часткових паразитів відноситься омела (*Viscum album* L.), що паразитує на деревах (рис. 1.12). Не зважаючи на частковий паразитизм, ці квіткові рослини приносять істотну шкоду рослинам-живителям [40].

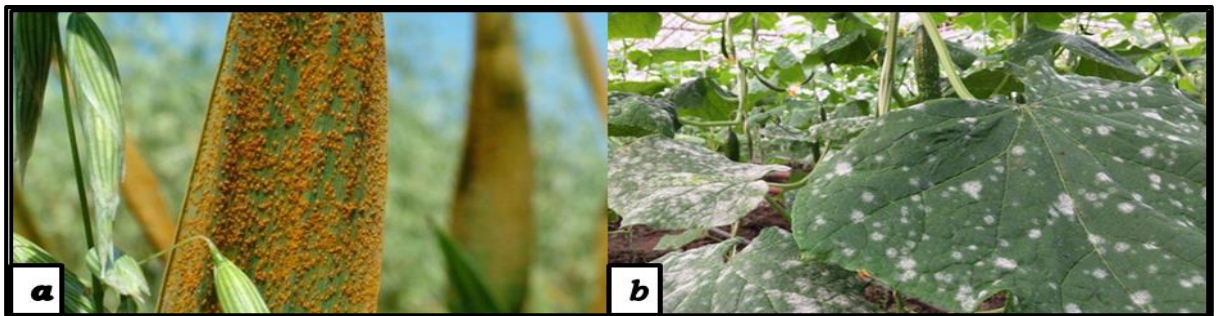


**Рис. 1.12. Омела (*Viscum album* L.), що паразитує на деревах**

**Повний паразитизм.** Ця властивість належить усім тим організмам, які повністю живляться за рахунок рослини. До них відносяться багато грибів, бактерій, усі віруси, мікоплазми, деякі нематоди і квіткові паразити. Повні паразити, своєю чергою,

## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

діляться на такі основні групи: **Облігатні (справжні) паразити** – це організми, здатні засвоювати поживні речовини, які містяться тільки в живих клітинах рослин і втрачають свою життєздатність у випадку ослаблення або загибелі рослини –живителя. Такий тип паразитизму називають ще біотрофним, тобто паразит проникає у живу тканину і спочатку не викликає пригнічення рослини-живителя. Ці паразити найчастіше зустрічаються і успішно розвиваються на добре розвинутих, життєздатних рослинах і не ростуть на селективних та штучних живильних середовищах. На таких середовищах до сих пір не вдається культивувати більшість іржастих грибів, борошнисто-росяних, деякі вищі пероноспоріві, які відносяться до родів *Plasmospora*, *Peronospora*, *Pseudoperonospora*, *Albugo*, внутрішньоклітинні паразити із хітридіоміцетів (рис. 1.13). До облігатних паразитів належать також віруси.



**Рис. 1.13. Облігатні (справжні) паразити: а – стеблова іржа (*Puccinia graminis* Pers.f.tritici Eriks. et Henn);  
b – борошниста роса (*Erysiphe graminis* DC. f. tritici Em.Marcha)**

**Факультативні (умовні) сапрофіти або напівпаразити** – це організми, які протягом вегетації ведуть переважно паразитичний спосіб життя, розмножуються в живих клітинах і тканинах рослин безстатевим шляхом. Водночас вони здатні засвоювати живильні речовини із селективних середовищ і із мертвих тканин рослин, закінчуючи свій розвиток і утворюючи статеві форми спороношення зазвичай на опалих і відмерлих листках, стеблах, плодах та інших частинах рослин. До факультативних сапрофітів відносяться багато збудників захворювань рослин, наприклад парші яблуні (*Venturia inaequalis*

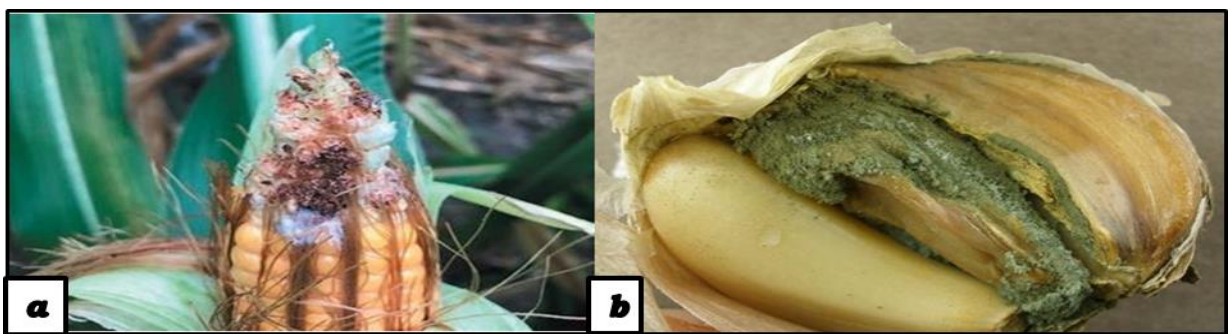
## АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

Wint.), груші (*V. pirina* Adern.), антракноз смородини (*Pseudopeziza ribis* Kleb.) (рис. 1.14).



**Рис. 1.14. Факультативні (умовні) сапрофіти:**  
**a – антракноз смородини (*Pseudopeziza ribis* Kleb.);**  
**b – парша яблуни (*Venturia inaequalis* Wint.)**

**Факультативні (умовні) паразити або напівсапрофіти** – це організми, які ведуть переважно сапрофітний спосіб життя, тобто живляться в основному за рахунок засвоєння відмерлих частин рослин. Такий тип живлення для них основний. До паразитичного живлення вони переходять за відповідних умов і викликають пліснявіння і загибель насіння (кукурудзи, пшениці), плоди і коренеплоди під час зберігання, а також викликають хвороби, які призводять до пригнічення сходів і послабленню дорослих рослин. Прикладом факультативних паразитів слугують деякі види грибів із родів *Aspergillus*, *Botrytis*, *Penicillium* (рис. 1.15).



**Рис. 1.15. Факультативні (умовні) паразити:**  
**a – *Aspergillus* spp.; b – *Penicillium* spp.**

Як різновидність факультативних паразитів виділяють пертофітів або токсинуотворюючих сапрофітів, які не можуть проникнути в живу тканину перш ніж вб'ють її своїми отруйними виділеннями (токсинами). Тільки після попередньої обробки

**АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ  
МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

тканини пертофіт може використати її для свого живлення. Рослинна тканина, що поступово відмирає може слугувати поживним середовищем для збудника хвороби. Серед пертофітів є види, які заражають рослини через рани, а також види, здатні до прямого нападу. Сюди відносяться різні види *Nectria*, які є збудниками ракових хвороб деревних рослин [19; 34].

**Справжні сапрофіти** – це організми, здатні засвоювати живильні речовини тільки із відмерлих рослинних і тваринних тканин і легко рости на штучних живильних середовищах. Основне місце існування сапрофітів – ґрунт, мертві частини рослин та інші субстрати. Багато сапрофітних грибів і бактерій у процесі своєї життєдіяльності здатні виділяти антибіотики та згубно діють на багатьох паразитів, виступаючи їх антагоністами. У межах окремих видів патогенів – грибів, бактерій – можуть існувати штами справжніх сапрофітів, факультативних паразитів і сапрофітів [9].

Хвороботворними речовинами патогенів є ферменти і токсини. Проходження всіх життєвих процесів в організмі грибів і бактерій обумовлюється і спрямовується складними і пов'язаними між собою впливами багаточисельних ферментів або ферментних систем. Ферменти, які виробляються патогенами, можуть бути поділені на:

1) конститутивні, тобто ферменти, що виробляються постійно і незалежно від складу живильного середовища;

2) адаптивні, тобто ферменти, що виробляються у присутності відповідного субстрату.

Вважається, що адаптивні ферменти виробляються мікроорганізмами при контакті їх з рослиною додатково до тих ферментів, які патогени утворюють у штучних середовищах.

**Адаптивні ферменти** називають індукованими ферментами. Склад ферментів і їх активність залежать від патогенного мікроорганізму і від типу його живлення. Майже всі факультативні паразити і сапрофіти містять широкий набір гідролаз і естераз, в число яких входять ферменти пектинової групи, тобто пектолітичні ферменти (пектаза, пектиназа, протопектиназа, пектинметилестераза та ін.), інвертаза, інулаза,

**АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ  
МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

амілаза та інші ферменти, які розщеплюють компоненти клітинної стінки (геміцелюлаза і целюлаза), а також різні глікозидази, ферменти білкового обміну тощо. Багато патогенних мікроорганізмів виробляють ферменти, які порушують (розчиняють шляхом гідролізу) пектин, викликаючи тим самим розм'якшення тканин, характерне для зав'янення. Тканини рослини перетворюються в масу більш або менш ізольованих клітин, оточених великою кількістю світло-забарвленої рідини. Цей процес називається мацерацією. Пектин у тканинах організму знаходиться у формі лабільної сполуки із целюлозою і називається протопектином. Крім протопектинази пектин розщеплюють два інших ферменти: пектаза і пектиназа. Існує досить різка відмінність у пектолітичній активності у різних видів і навіть штамів патогенних мікроорганізмів [36].

**Токсини** – це отруйні речовини, які утворюються в клітинах патогенного мікроорганізму і виділяється ним у процесі життєдіяльності або при посмертному автолізі організму. Токсини – побічні продукти обміну речовин патогену. Токсини ділять на екзотоксини, які надходять у тканини рослини-живителя безпосередньо після свого виникнення, і ендотоксини, які вивільняються лише після розкладання клітин патогенного мікроорганізму. Серед токсинів грибів велике значення мають полісахариди, білкові сполуки і продукти їх розкладання, зокрема тіосечовина, аміак і деякі амінокислоти. Деякі токсини підвищують проникність цитоплазми і пошкоджують структуру клітини. Наприклад, фузаринова кислота інгібує окислювальне фосфорильовання мітохондрій томатів. Друга властивість – здатність токсинів утворювати з металами хелатоподібні комплекси [31].

Особливого значення мікробіологічні методи дослідження набувають у випадку вирішення саме екологічних проблем. В даний час активно розробляються та впроваджуються способи раціонального використання біохімічної активності мікроорганізмів для підвищення родючості ґрунтів, використання корисних копалин, відновлення енергетичних ресурсів. Можливості ж мікроорганізмів щодо очистки



## **АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

навколишнього середовища від різноманітних забруднюючих речовин та ксенобіотиків широко використовуються та мають високий потенціал для екологізації існуючих процесів та технологій. Отже, коло проблем, що потребує поглибленого вивчення ауतेкологічних основ життєдіяльності мікроорганізмів в умовах навколишнього середовища є досить широким, саме тому знання основ мікробіології є обов'язковою умовою підготовки фахівців-екологів.

### **ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ**



1. Предметом вивчення ауतेкології як науки є?
2. Основні закони ауतेкологічного дослідження життєдіяльності мікроорганізмів?
3. Назвіть екологічні чинники впливу на життєдіяльність мікроорганізмів?
4. Вкажіть екологічні групи організмів за екологічною валентністю.
5. Охарактеризуйте зміст поняття «середовище існування мікроорганізмів». Які середовища існування мікроорганізмів Ви знаєте?
6. Охарактеризуйте типи паразитизму мікроорганізмів?

### **ЛІТЕРАТУРА ДО РОЗДІЛУ 1**

1. Білоконська О.М. Вплив ультрафіолетового випромінювання на життєздатність вегетативних клітин і цист *Azotobacter chroococcum*. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2018. Вип. 28. С. 86–91. DOI:<https://doi.org/10.35868/1997-3004.28.86-91>
2. Білявський Г.О. Основи екології: теорія та практикум. Львів, 2006. С. 368.
3. Бойчук Ю.Д., Солошенко Е. М., Бугай О.В. Екологія і охорона навколишнього середовища: навч. посібн. Суми: Університетська книга, 2012. 284 с.
4. Борщук Є.М. Екологічні основи економіки. Львів: Інтелект-Захід, 2005. 306 с.
5. Бровдій В.М. Закони екології: навч. посіб. рек. Київ: МОНУ. Освіта України, 2007. 230. с.

**АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ  
МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

---

6. *Васянович О.М., Корзуненко О.Ф., Ображей А.Ф.* Моніторингові дослідження мікобіоти кормів з різних регіонів України. *Ветеринарна біотехнологія*. 2003. Вип. 4. С. 27–30.
7. *Гудзь С.П., Гнатуш С.О., Білінська І.С.* Мікробіологія. Львів: Вид. центр ЛНУ імені Івана Франка, 2009. 359 с.
8. *Гудзь С.П., Гнатуш С.П., Білінська І.С.* Мікробіологія: підруч. Львів: Видавничий центр ЛНУ імені Івана Франка, 2009. 360 с.
9. *Дикий І.А., Холуняк І.Ю., Шевельова Н.Ю.* Мікробіологія: підр. для студ. Харків: Професіонал, 2006. 433 с.
10. *ДСТУ 4287: 2004.* Якість ґрунту: Вибірка проб. [Набирає чинності з 07.07.2005]. Державний стандарт України. Київ, 2005. 6 с.
11. *Дудник С.В., Євтушенко М.Ю.,* Водна токсикологія: основні теоретичні положення та їхнє практичне застосування: моногра. Київ: Вид-во Українського фітосоціологічного центру, 2013. 297 с.
12. *Заверуха Н.М., Серебряков В.В., Скиба Ю.А.* Основи екології: навч. посіб. Київ: Каравела, 2006. 368 с.
13. *Загорський В.С., Борщук Є.М.* Екологічні основи економіки: навч. посіб. Львів: „Інтелект-Захід“, 2005. 306 с.
14. *Запольський А.К.* Основи екології: підруч. Київ: Вища школа. 2005. 285 с.
15. *Злобін Ю.А., Кочубей Н.В.* Загальна екологія: навч. посіб. Суми: ВТД „Університетська книга“, 2003. 416 с.
16. *Карпов О.В.* Сучасні напрями в мікробіології: конспект лекцій. Київ: НУХТ, 2004. 84 с.
17. *Клименюк О.І., Ситник І.О., Творко М.С., Широбоків В.П.* Практична мікробіологія: посіб. Тернопіль: Укрмедкнига, 2004. 440 с.
18. *Козар С.Ф., Євтушенко Т.А., Нестеренко В.М.* Вплив речовин різного хімічного складу на життєздатність діазотрофів на насінні сільськогосподарських культур. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2017. Вип. 27. С. 10–17.
19. *Кривцова М.В., Ніколайчук М.В.* Екологія мікроорганізмів: навч. посіб. Ужгород: ДВНЗ "Ужгородський національний університет", 2011. 184 с.

**АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ  
МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

20. *Малінін О., Куцан О., Шевцова Г., Семеріна О.* Мікотоксикологічний моніторинг концентрованих кормів Лісостепу України. *Тваринництво України*. 2003. № 12. С. 26–28.
21. *Марков І.Л., Башта О.В., Гентош Д.Т., Глим'язний В.А., Дерменко О.П., Черненко Є.П.* Фітопатологія: підруч. за ред. І.Л. Маркова. Київ, 2017. 548 с.
22. *Мельничук М.Д., Кляченко О.Л., Бородай В.В.* Екологія біологічних систем (екологія мікроорганізмів): навчал. посіб; за ред. М.Д. Мельничук. Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2014. 248 с.
23. *Микитюк О.М., Грицайчук В.В., Злотін О.З.* Основи екології: навч. посіб за ред. О.М. Микитюк. Харків: ОВС, 2004. 144 с.
24. *Назарук М.М., Койнова І.Б.* Екологічний менеджмент. Запитання та відповіді: навч. посіб. Львів: Еней, 2004. 216 с.
25. *Пересипкін В.Ф.* Сільськогосподарська фітопатологія: підруч. Київ: Аграрна освіта, 2000. 415 с.
26. *Потіш А.Ф., Медвідь В.Г., Гвоздевський О.Г., Козак З.Я.* Екологія: основи теорії і практикум: навч. посіб. для студ. вищ. навч. закл. Львів: Новий Світ. 2000. 296 с.
27. *Рудаєвська Г.Б., Голуб Б.О., Мандрика В.І.* Мікробіологія. Київ: НТЕУ, 2010. 296 с.
28. *Тарабас О., Мороз О., Гнатуш С., Яворська Г., Звір Г., Ковальчук М.* Еколого-трофічні групи мікроорганізмів води озера Яворівське. *Вісник Львівського університету*. 2017. № 76. С. 166–178.
29. *Царенко О., Несветов О., Кадацький М.* Основи екології та економіка природокористування :навч. посіб. для студ. вузів. Суми: Університетська книга, 2004. 399 с.
30. *Ямборко Г.В., Єлинська Н.О., Зінченко О.Ю., Васильєва Н.Ю.* Мікробіологія з основами вірусології: метод. вказівки до лаб. занять для студентів хім. ф-ту. Одеса: Одес. нац. ун-т ім. І.І.Мечникова, 2018. 52 с.
31. *Agrios G.N.* Plant pathology. 5th ed. Elsevier Academic Press, 2005. 922 p.
32. *Aislabie J.A.* Soil microbes and their contribution to soil services. Ecosystem services in New Zealand—condition sand trends. *Manaaki Whenua Press*. New Zealand. 2013. P. 143–161.

**АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ  
МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

33. *Blackwell M., Hibbett, D.S., Taylor J.W., Spatafora J.W.* Research coordination networks a phylogeny for kingdom Fungi (Deep Hypha). *Mycologia*. 2006. Vol. 98. P. 37–829.
34. *Dyer T.D.* Bioprotection of the built environment and cultural Heritage. *Microb. Biotechnol.* 2017. P. 10. DOI: <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12750>.
35. *Demyanyuk O.S., Patyka V.P., Sherstoboeva O.V., Bunas A.A.* Formation of the structure of microbiocenoses of soils of agroecosystems depending on trophic and hydrothermal factors. *Biosystems Diversit.* 2018. Vol. 26(2). P. 103–110. DOI: <https://doi.org/10.15421/011816>.
36. *Giovannoni S.J., Cameron T.J., Temperton B.* Implications of streamlining theory for microbial ecology. *ISME J.* 2014. Vol. 8. P. 1553–65. DOI: <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.60>.
37. *Hirota T.* Nosocomial infection in dentistry. *Journal of the Osaka Odontological Society.* 2001. Vol. 64(1). P. 57–65. DOI: [https://doi.org/10.18905/shikaigaku.64.1\\_57](https://doi.org/10.18905/shikaigaku.64.1_57).
38. *Karpagam T., Nagalakshmi P.K.* Isolation and Characterization of phosphate solubilizing microbes from agricultural soil. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences.* 2014. Vol. 3(3). P. 601–614.
39. *Kryvtsova M., Bobrik N., Sabov M., Sabov M.* Microbiological indication of soils in zone of influence of Perechin timber and chemical plant. Agrobiodiversity for Improving Nutrition. *Health and Life Quality.* 2017. No 1. P. 258–263. DOI: <https://doi.org/10.15414/agrobiodiversity.2017.2585-8246.258-263>
40. *Lesovoy N., Fedorenko V., Viger S., Chumak P., Kliuchevych M., Strygun O., Stoliar S., Retman M., Vagaliuk L.* Biological, Trophological, Ecological and Control Features of Horse-Chestnut Leaf Miner (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic.) *Ukrainian Journal of Ecology.* 2020. Vol. 10(3). P. 24–27.
41. *Murray P.R., Rosenthal K.S., Pfaller M.A.* Manual of Clinical Microbiology. 8th Ed– Washington: ASM Press, 2015. 848 p.
42. *Nannipieri P.* Microbial diversity and soil functions. *European Journal of Soil Science.* 2003. P. 655–670.

**АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ  
МІКРООРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

---

43. *Negi A., Sarethy I.P.* Microbial Biodeterioration of Cultural Heritage: Events, Colonization, and Analyses. *Microb. Ecol.* 2019. Vol. 78. P. 1014–1029.
44. *Savenko M.V., Kryvtsova M.V.* Urban aquatic ecosystems as a factor of the spread of antibiotic resistant microorganisms and resistance genes. *Transylv. Rev. Syst. Ecol. Res. "The Wetlands Diversity"*. 2021. Vol. 23(2). P. 1–12. DOI: <https://doi.org/10.2478/trser-2021-0009>.
45. *Uricchio V.F.* Toxicological database of soil and derived products (BDT). *Ann Ist Super Sanita.* 2008. Vol. 44. № 1. P. 81–87.

## **АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

**Адаптивні біологічні ритми** – це регулярні зміни життєдіяльності біологічних систем, що збігаються за періодом із зовнішніми геофізичними циклами. Адаптивні біологічні ритми виникли як адаптації живого до регулярних змін основних екологічних чинників і збігаються за тривалістю з ритмами зовнішнього середовища. Це і є їхньою загальною відмінністю від функціональних ритмів, що підтримують регулярний перебіг процесів життєдіяльності, сталість параметрів внутрішнього середовища. Адаптивні біоритми властиві для всіх біосистем та відбуваються на всіх рівнях життя [1].

Адаптивні біологічні ритми пов'язані з обертанням Землі навколо Сонця, Землі навколо своєї осі та Місяця навколо Землі.

За сучасними уявленнями, основою адаптивних ритмів є внутрішня (ендогенна) програма. За це відкриття лауреатами Нобелівської премії з фізіології і медицини у 2017 р. стали Д. Холл, М. Росбаш і М. Янг. Виявилось, що добові ритми мають молекулярно-генетичну природу, і за їхню періодичність відповідають, які назвали часовими [2].

Отже, будь-який адаптивний біологічний ритм має внутрішню спадкову програму і генетичну регуляцію, на які впливає складний комплекс зовнішніх та внутрішніх чинників – синхронізаторів [3].

### **Шляхи пристосування організмів:**

1) активний шлях адаптації, для якого характерно посилення спротиву, розвиток регуляторних процесів, що дає змогу здійснювати життєві функції (наприклад, розвиток терморегуляторних процесів для протікання біохімічних процесів в клітинах)[4];

2) пасивний шлях адаптації – це підпорядкування життєвих функцій організму змінам чинників середовища (наприклад, стан анабіозу);

3) уникнення несприятливого впливу – це вироблення організмом таких життєвих циклів і поведінки, які дозволяють уникнути впливу несприятливих чинників (наприклад, сезонні міграції птахів) [5].

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ****Типи адаптації:**

**1) Фізіологічні адаптації** — це сукупність процесів, які відбуваються в тілі у відповідь на зовнішні впливи та внутрішні потреби організму. До них належать процеси життєзабезпечення, всі форми їх регуляції залежно від умов довкілля, імунологічні, терморегуляторні, стресові та інші реакції (рис. 2.1) [6].



**Рис. 2.1. Накопичення підшкірного жиру та ущільнення шкіри в моржа – приклад фізіологічної адаптації до низької температури**

**2) Морфологічні адаптації (морфо-анатомічні)** – це зміна в будові організму. Морфологічні адаптації призводять до формування життєвих форм у живих організмів. До цього типу належать усі компоненти тіла, його контури, забарвлення, пристосування до руху, ловлі здобичі, закріплення в субстраті, розмноження тощо (рис. 2.2) [7].



**Рис. 2.2. Перетинки на ногах шпоркової жаби – приклад структурної адаптації до руху у воді**

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

**3) Поведінкові адаптації (етологічні)** – це зміни в поведінці тварин і людини до впливу біотичних, абіотичних та антропогенних екологічних чинників. Поведінкова реакція організму на вплив екологічного чинника є найшвидшою. До цього типу належать реакції полювання, втечі, агресії, турботи про потомство тощо (рис. 2.3) [8].



**Рис. 2.3. Токування глухаря – приклад поведінкової адаптації**

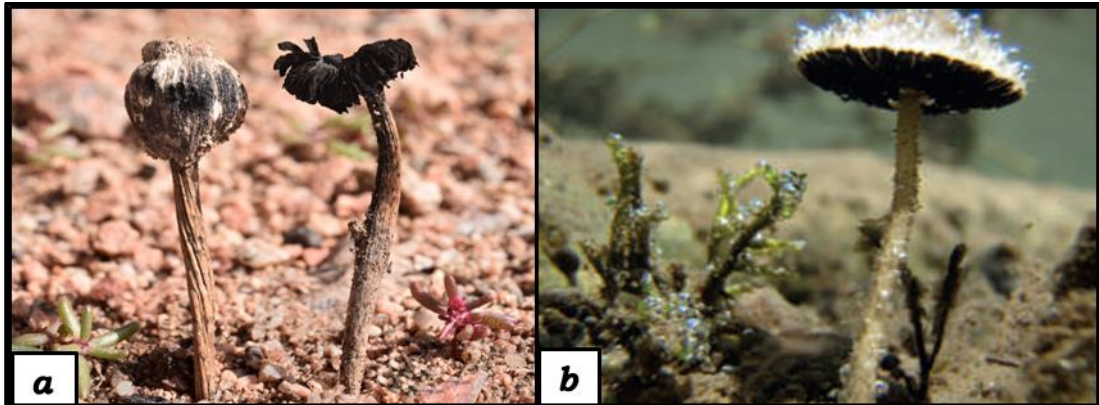
**4) Біохімічні (фенологічні) адаптації** проявляються при внутрішньоклітинних процесах. Такі адаптації є «крайнім методом» адаптації та «включаються» лише тоді, коли неможливі або неефективні інші типи адаптації. Наприклад, зміна активності ферментів при зміні їхньої кількості (рис. 2.4) [9].



**Рис. 2.4. Квітування пролісків у весняний період – приклад фенологічної адаптації до нестачі світла в літньому лісі**

**5) Онтогенетичні адаптації** – це прискорення або уповільнення індивідуального розвитку організму, що сприяє виживанню виду при критичній зміні умов (рис. 2.5) [10].



**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

**Рис. 2.5. a – *Montagne sp.* гриб що пристосувався до пустельної екосистеми Африки, b – *Psathyrella aquatica* гриб-підводник**

**Адаптивний комплекс** – це унікальний коадаптивний комплекс анатомо-морфологічних, фізіологічних, поведінкових та інших особливостей, властивий кожному конкретному організму [11].

### **2.1. АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

Відомо, що адаптація є важливим процесом пристосування організмів до несприятливих факторів навколишнього середовища з метою збереження життєздатності й оптимального розвитку при змінах умовах існування і розглядається як універсальне загальнобіологічне явище, властиве і мікроорганізмам і макроорганізмам. Адаптації виробляються під дією 3-х чинників: **спадковість, мінливість, природний або штучний відбір** [12].

Вплив сонячного світла на низку біологічних явищ відбувається за допомогою зміни інтенсивності освітлення протягом доби, зміни тривалості світлового дня та пов'язаного з цим чергування пір року. Важливим фактором, що задає періодичні зміни, є динаміка тяжіння Місяця, а також місячні фази. Ці та інші фактори призводять до виникнення у живих організмів адаптивних біологічних ритмів: добових, припливно-відливних, сезонних, багаторічних та інших.

**Добові біоритми** виникають унаслідок обертання Землі навколо своєї осі й характеризуються періодом  $24 \pm 4$  год. Так, добову періодичність мають процеси мітозу, світлової й темної

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

фаз фотосинтезу, періодичні рухи листків або квіток, періоди спокою – бадьорості у тварин, кровообігу або секреції гормонів у людини [13].

Здатність організмів відраховувати проміжки часу та регулювати залежно від них свою життєдіяльність отримала назву біологічного годинника. Наприклад, навіть за постійних умов у глибоких печерах для людей та представників інших видів характерні **циркадні**, або **циркадіанні** (близькі за тривалістю до доби) **ритми**. Біологічний годинник дає змогу проводити фізіологічні ритми у відповідність до ритму навколишнього середовища, а також передбачати добові, сезонні та інші періодичні коливання освітленості, температури, припливів тощо [14].

З добовими біоритмами пов'язано багато фізіологічних показників (пульс, артеріальний тиск, температура тіла, рівень гормонів у крові тощо), від яких залежить активність організму. Протягом доби відбуваються циклічні коливання інтенсивності різних фізіологічних процесів організму. Добові біоритми значно виражені у тварин і людини: час активної діяльності й відпочинку в різних видів змінюється по-різному. Прикладом циркадного ритму у тварин є цикл сон – неспання. Денні тварини добувають їжу вдень, для нічних (сови, кажани) період неспання настає з темрявою [15].

Ритми добової активності тварин є реакцією на умови освітленості протягом доби. Крім фізіологічних особливостей на них впливають і екологічні фактори, що формують умови життя та добування їжі організмами. Виняток становлять види, що мають однакову активність протягом усієї доби, незалежно від умов освітлення. У тварин виділяють три основні типи добової активності: денний, нічний та цілодобовий [16].

Добові біоритми рослин можуть виявлятися у рухах листків, змінах обміну речовин (рис.2.6).



**Рис. 2.6. Закриття й відкриття квіток упродовж доби**

Так, лотос вдень піднімає листки над поверхнею води, а вночі опускає їх у воду. Рослини з САМ-фотосинтезом фіксують вуглекислоту лише вночі тощо [17].

Особливості **сезонної життєвого циклу** пов'язані зі зміною пори року, яка є наслідком обертання Землі навколо Сонця, що супроводжується зміною пір року. У сезонному кліматі умови середовища сприяють зростанню чисельності популяцій лише у певні обмежені періоди часу. З певними сезонами року в організмів пов'язані періоди розмноження, розвитку, спокою (наприклад, сплячка), міграцій тощо [18].

Сезонні біоритми особливо виражені у тварин і рослин, що мешкають у регіонах зі значними сезонними змінами клімату. З порами року пов'язані ритми розмноження тварин та їх міграцій (насамперед перелітних птахів), настання фенологічних фаз розвитку рослин (цвітіння, плодоносіння, скидання листків на зиму). Тварини, що залишаються зимувати в умовах холодного клімату, реагують на зміни температури підвищенням ступеня теплоізоляції тіла (рис. 2.7) [19].



**Рис. 2.7. Зимове хутро рисі та зайця**

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

Так, теплоізоляційна здатність зимової «шуби» бурого ведмедя на 93 % вища за літню.

**Зимова сплячка та заціпеніння у тварин. Сплячка** – стан заціпеніння, або «глибокого сну», з істотним зниженням температури тіла й інтенсивності всіх фізіологічних процесів.

Сплячка може бути сезонною. Літня сплячка, або естивація, пов'язана із сезонним дефіцитом води. Найбільш відома зимова сплячка, або гібернація, що триває від осені до весни. У видів, що впадають у зимову сплячку, температура тіла зазвичай знижується нижче 10°C. [20]. Інтенсивність метаболізму знижується приблизно до 5% від рівня основного обміну. У зимову сплячку впадають переважно невеликі ссавці (їхня маса не перевищує 10 кг, а в більшості випадків становить від 10 г до 1 кг) (рис. 2.8).



**Рис. 2.8. Їжак у стані зимової сплячки**

**Заціпеніння** – стан різкого зниження життєвої активності, що настає в пойкилотермних тварин за нестачі вологи (літнє заціпеніння) або в разі зниження температури навколишнього середовища (зимове заціпеніння) [21]. Заціпеніння властиве, наприклад, протоптерам – дводишним риbam із пересихаючих водойм тропічної Африки. Цей процес має сезонний характер. Вони починають готуватися до сплячки з настанням посушливого сезону й у міру висихання тимчасових водойм. Протоптер проводить у стані заціпеніння 6–9 місяців, у періоди сильних посух – ще довше. У природних умовах протоптер виходить із

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

заціпеніння з настанням періоду дощів, коли водойми наповнюються водою (Рис. 2.9.) [22].



**Рис. 2.9. Земляна риба Протоптер**

**Міграції** – переміщення значної частини популяції між суттєво відмінними середовищами існування. Вони можуть відбуватись пасивно, під дією зовнішніх чинників (течій, вітрів тощо) або ж за рахунок цілеспрямованої рухової активності тварин. Активні міграції спричиняються необхідністю пошуку корму, оселищ (птахи), ділянок, придатних для сплячки (змії, кажани), розмноження та виведення потомства (лососі, ропухи, морські черепахи) [23].

**Регулярні міграції** відбуваються під впливом добових або сезонних явищ і мають чіткі напрямки. **Добові міграції**, наприклад вертикальні переміщення планктону в товщі океану, є, як правило, недалекокими та пов'язані зі змінами температури води [3].

А от **сезонні міграції**, як-от перельоти птахів, можуть охоплювати відстані у десятки тисяч кілометрів. Для здійснення таких міграцій тваринам необхідний механізм відчуття напрямку – біонавігація. Цей механізм дозволяє здійснювати орієнтацію за сонцем, зірками, магнітним полем землі, хімічними сигналами (запахами, складом води) [13].

Яскравим прикладом сезонних міграцій є перельоти птахів (рис. 2.10).



**Рис. 2.10. Дикі гуси під час міграції**

Перелітні птахи здійснюють регулярні сезонні переміщення між місцями гніздування й місцями зимівлі. Переселення можуть відбуватися як на близькі, так і на далекі відстані [26]. Для птахів помірних і арктичних широт північної півкулі типовим є переліт із півночі (там, де птахи гніздяться) на південь (там, де вони зимують), і назад. Улітку в північних широтах довжина світлового дня збільшується, що дає денним птахам більше можливості прогодувати своє потомство: порівняно з тропічними видами птахів кладка їхніх яєць більша. Восени, коли довжина світлового дня скорочується, птахи переселяються в більш теплі регіони, де кормова база менше залежить від сезонних коливань. Наприклад, великий строкатий дятел улітку харчується переважно комахами, а восени або взимку майже повністю переходить на рослинні корми — насіння хвойних дерев, горіхи й жолуді. Ще одним прикладом сезонної міграції є кочівлі оленів та інших копитних узимку в пошуках корму з північних районів до більш південних. Більшість видів, здатних змінювати склад кормів, веде осілий і напівосілий спосіб життя або здійснює недалеко перельоти в межах тих самих широт. Сезонні міграції відомі в багатьох видів метеликів. Найдовші перельоти здійснює метелик монарх, який кожної осені мігрує з Канади до Мексики, долаючи відстані до 4000 км (рис. 2.11).



**Рис. 2.11. Метелик монарх – рекордист із дальності перельоту серед комах**

Аналогічні міграції здійснюють і деякі бабки, наприклад дозорець зелений. А для деяких видів сарани характерні масові, але нерегулярні міграції на відстань до 300 км, спричинені нестачею корму. Міграції риб також можуть бути пов'язані із сезонними явищами. Так, тунці щороку мігрують із півночі на південь і назад слідом за змінами температури води. Деякі риби здійснюють міграції з метою розмноження, бо їхня молодь здатна розвиватися в умовах, дуже відмінних від тих, що сприятливі для дорослих. Так звані анадромні види живуть у морях, але розмножуються у прісній воді (горбуша, лосось, райдужна форель, європейський осетер) (рис. 2.12). У багатьох анадромних видів міграція до місця розмноження відбувається лише один раз у житті: подолавши величезні відстані, рухаючись до місця розмноження проти сильної течії, перестрибуючи річкові пороги і водоспади, знесилені риби гинуть відразу після нересту.



**Рис. 2.12. Горбуші (анадромні види риб) під час міграції до місць нересту**

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

У більшості областей помірного та арктичного поясів головним проявом зміни сезонів є температура. У тропіках сезонний цикл активності визначається періодом дощів. У багатьох організмів регуляція річних циклів здійснюється завдяки фотоперіодизму.

**Фотоперіодизм** – регуляція сезонного циклу залежно від довжини світлового дня. Він є способом регуляції, що поширений у помірній зоні (тобто там, де пори роки відрізняються за довжиною світлового дня та за іншими факторами середовища, що є важливими для сезонного циклу організмів). На відміну від циркадіанних ритмів, що регулюються зміною світла та темряви, річні (**циркануальні**) ритми контролюються довжиною світлового дня [24].

Довжина світлового дня – параметр, що задається астрономічними особливостями системи Земля–Сонце і тому змінюється досить закономірно. Зміна важливих для більшості організмів факторів (температури, вологості, доступності їжі тощо) залежить як від астрономічних причин, так і від дії багатьох випадкових причин. Довжина світлового дня – типовий сигнальний фактор.

Фотоперіодизм властивий для всіх систематичних груп, але не для всіх видів організмів. Світло не має провідного сигнального значення для екваторіальних видів, рослин-ефемерів, ендопаразитів, мешканців глибин морів, печер та ін [36].

Адаптивне значення фотоперіодизму полягає в світловій регуляції біологічних ритмів і можливості заздалегідь пристосовуватися до періодичних змін умов існування. Завдяки фотоперіодизму відбуваються: настання цвітіння, перехід до зимового спокою, листопад, ростові процеси, настання шлюбного періоду, перехід до сплячки, міграції, добова активність, линяння (рис. 2.13) [25].





**Рис. 2.13. Линяння зайця-біляка - сезонна фотоперіодична реакція**

Хоча людина досить давно перейшла до позасезонного розмноження, у неї зберігаються рудиментарні фотоперіодичні регуляторні механізми. Один із проявів їхньої дії — підвищення концентрації статевих гормонів у крові навесні (точніше, навіть, наприкінці зими), зі збільшенням тривалості світлового дня. Регуляція циркануальних ритмів здійснюється у хребетних системою гіпоталамус-гіпофіз. Істотне значення у цій регуляції має епіфіз (пінеальна залоза, рудиментарний світлочутливий орган) [17].

Рослини здатні узгоджувати свої життєві процеси із сезонними явищами, обираючи час для проростання, квітування, листопаду. «Календарем» для них зазвичай слугує тривалість світлового дня, що закономірно змінюється протягом року. Так звані рослини короткого дня (перець, кавун, кукурудза) квітують у період коротких днів. Рослини довгого дня (картопля, пшениця, шпинат), навпаки, потребують для квітування понад 12 год освітлення на добу. Деякі рослини квітують за будь-якої тривалості дня (томат, кульбаба).

**Приливно-відливні біоритми** є наслідком впливу Місяця, що обертається навколо Землі. Живі організми, що мешкають у припливно-відливній зоні, адаптувалися до місячної доби (24 год 50 хв), протягом якої відбувається по два припливи й відпливи. Максимальної висоти припливи досягають приблизно раз на 14 днів, коли Сонце і Місяць знаходяться на одній прямій із Землею і надають максимальний вплив на води океанів. Під час відпливу

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

мешканці цієї зони закривають раковини та будиночки або закопуються у пісок [26]. З ритмом припливів і відпливів пов'язано розмноження деяких риб і багатощетинкових черв'яків, а також мечохвостів, змінює забарвлення ваблячий краб тощо (рис. 2.14).



**Рис. 2.14. Ваблячий краб залежно від припливу або відпливу змінює своє забарвлення**

У багатьох організмів спостерігаються менш виражені багаторічні цикли, пов'язані з не періодичними змінами сонячної активності протягом багатьох років. Так, наприклад, із цим пов'язують масові розмноження перелітної сарани (рис. 2.15).



**Рис. 2.15. Масові розмноження перелітної сарани**

## **2.2. АДАПТИВНА МОРФОЛОГІЯ ОРГАНІЗМІВ – ЖИТТЄВІ ФОРМИ РОСЛИН ТВАРИН, ОСНОВНІ РИСИ, ОСОБЛИВОСТІ ТА ВІДМІННОСТІ**

Серед пристосувань тварин і рослин до середовища важливу роль відіграють морфологічні адаптації, тобто, такі особливості зовнішньої будови, які сприяють виживанню та успішній

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

життєдіяльності організмів у звичайних для них умовах. Ч. Дарвін, висуваючи теорію природного відбору як головного фактора еволюції, звернув увагу на те, що результатом природного відбору може бути не тільки наростання відмінностей між близькими видами, а й вироблення у неспоріднених форм зовнішньої подібності, якщо ці види ведуть подібний спосіб життя у близьких умовах середовища.

Цей процес отримав назву конвергенції. Конвергенція ознак у різних форм найбільше зачіпає ті органи, які у безпосередньому зіткненні із довкіллям. Внутрішні риси будови організмів, їх загальний план будови залишаються у своїй незмінними, відбиваючи кривність і походження видів.

Формотворча роль факторів середовища, тобто вплив їх на морфологію організмів, наочно виступає під час вивчення ролі вологості, температури, руху води і повітря, щільності середовища, обсягу придатного для життя простору та ін. Чим жорсткіші фізичні умови середовища, тим обмежені шляхи пристосування до неї. Однакові принципи освоєння середовища ведуть до вироблення подібних морфологічних адаптацій у різних видів, навіть сильно різняться за своєю будовою.

На форму тіла, що швидко рухається в рідині, накладають жорсткі обмеження законів фізики. На нього діє лобовий опір, який залежить від природи рідини, швидкості руху, площі проєкції тіла перпендикулярно до напрямку руху і довжини тіла в напрямку потоку. Хороші плавці серед тварин мають саме такі пропорції, хоча досягають цього різними засобами.

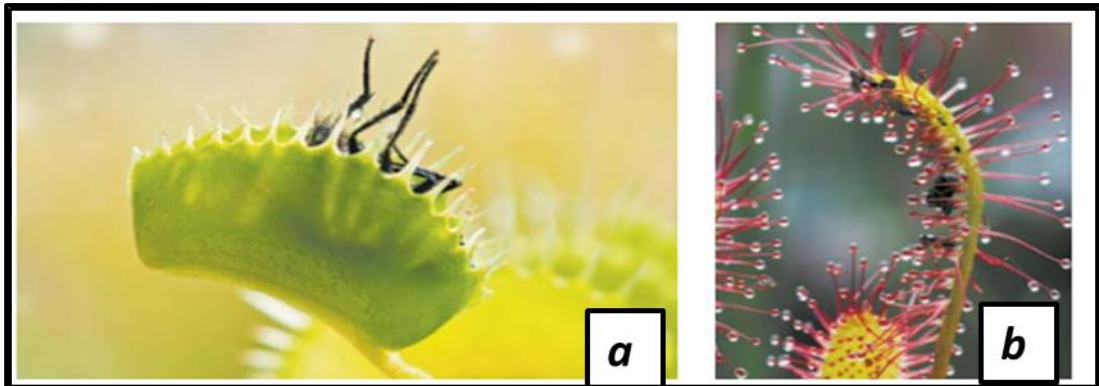
Отже, загальна кількість можливих морфологічних пристосувань до одного і того самого середовища диктується як його властивостями, так і способами її освоєння.

Морфологічний тип пристосування тварини або рослини до основних факторів місце перебування та певного способу життя називають життєвою формою організму [27].

Рослини, що розвиваються в умовах нестачі Нітрогену (на болотяних ґрунтах, у водоймах, на стовбурах інших рослин), компенсують дефіцит цього елемента, полюючи на комах та інших дрібних тварин. Деякі комахоїдні рослини використовують пасивне полювання: їхні листки утворюють пастку, з якої комахи

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

просто не можуть вибратися назовні. Більш досконалий, активний спосіб використовують венерина мухоловка та росичка (рис. 2.16).



**Рис. 2.16. Закриття листка в хижих рослин: венериної мухоловки (a) та росички (b)**

Розташовані на поверхні ловчого листка цих рослин клітини містять куполоподібні виступи, що реагують на дотик. Це стимулює проникнення іонів Кальцію в цитоплазму, наслідком чого стає виникнення електричного імпульсу. Імпульс поширюється по клітинах листка і викликає майже миттєве закриття пастки.

Вплив як низьких, так і високих температур на рослину призводить до майже однакових результатів: руйнування органів та втрати води. Тож пристосування до низьких і високих температур мають багато спільного і полягають у зменшенні площі листових пластинок для обмеження випаровування води (хвойні, вересові, кактуси) та посиленні захисту поверхні через потовщення клітинних стінок епідермісу й утворення воскової кутикули (ялиця, алое). Рослини полярних широт часто набувають приземистої, подушкоподібної або сланкої форми, щоб захиститись від холодних вітрів (полярні види верби та берези) (рис. 2.17) [28].

Листки рослин, що мешкають в умовах нестачі вологи, вкриті щільним багатошаровим епідермісом, а іноді й численними волосками, на яких уранці збирається роса. Продихи в таких рослин розташовані лише на нижній поверхні листка і заглиблені у спеціальні ямки, щоб завадити надлишковому випаровуванню води. Листки посухостійких рослин стають дрібними і жорсткими

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

(чебрець, самосил), закручуються у трубочку (типчак, ковила), а іноді зовсім зникають (віничник) (рис. 2.18).



**Рис. 2.17. Сланка форма полярної верби (пристосування до сильних вітрів)**



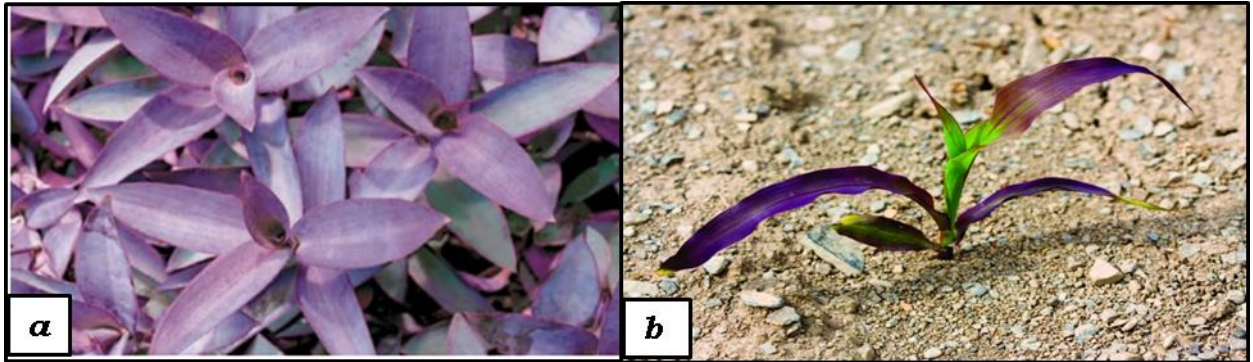
**Рис. 2.18. Втрата листків у віничника (пристосування до нестачі води)**



**Рис. 2.19. Здуті листки, що накопичують воду (пристосування очитки до нестачі води)**

Кореневі системи в таких рослин сягають значної глибини (верблюжа колючка) або, навпаки, залягають поблизу поверхні, щоб збирати дощову вологу та росу (кактуси). Особлива група рослин, сукуленти, розвивають водоносні тканини і набувають «здутого» вигляду (кактуси, очитки, тропічні молочаї) (рис. 2.19). У рослин, що мешкають в умовах надлишку вологи, листки широкі й мають тонкий епідерміс, а продихи розташовуються на опуклих ділянках поверхні. Зайву вологу ці рослини можуть виділяти в рідкому вигляді шляхом гутації (приворотень).

Тіньовитривалі рослини компенсують нестачу світла збільшенням площі листової пластинки та кількості хлорофілу, тому їхні листки зазвичай темно-зелені (копитняк, щитник). Інша стратегія полягає в тому, щоб проходити фазу активного розвитку рано навесні, поки листки дерев і ще не розкрилися і не затінили лісову підстилку (проліски, підсніжники, анемони). Рослини, які потерпають від зайвої кількості світла, розташовують хлоропласти вздовж клітинних стінок, що розміщуються перпендикулярно до променів світла. Деякі види рослин накопичують у клітинах пігменти антоціани, що захищають хлорофіл від «перевантаження» (сектріазія, колеус) (рис. 2.20) [29].

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

**Рис. 2.20. Накопичення антоціанів, що надають листкам пурпурового кольору, – пристосування до надлишку світла: *a* – сектріазія; *b* – кукурудза**

У сидячих або вільно дрейфуючих у складі планктону тварин вимоги до сприйняття подразнень також не дуже високі, хоча і більші, ніж у рослин. Адже їм ще доводиться забезпечувати власне живлення. Однак такий спосіб життя примушує очікувати дію подразників з усіх боків приблизно з однаковою ймовірністю. Саме тому в цих тварин так поширена радіальна симетрія тіла, а рецептори розташовані рівномірно по всьому тілу.

**Регенерація**, тобто відновлення втрачених органів та частин тіла, властива рослинам навіть більше, ніж тваринам. У лабораторних умовах ціла рослина може бути відновлена з єдиної клітини (звичайно, якщо ця клітина має ядро) (рис. 2.21).



**Рис. 2.21. Мікроклональне розмноження рослин у культурі**

Важливу роль у житті рослин відіграє регенерація після травм та ушкоджень. Як правило, зруйнована ділянка рослини заповнюється калусом – клітинами, позбавленими диференціювання. Далі вони перетворюються на тканини

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

відновленої ділянки. Деякі пошкодження можуть заповнюватися не калусом, а пробкою або іншими тканинами. А після втрати цілих пагонів на певній відстані від рани утворюються нові пагони, що закладаються зі сплячих або нових (адвентивних) бруньок.

Серед рослин значно поширене розмноження рослин відрізками кореня, кореневища, слані, стебловими і листковими живцями (рис. 2.22).



**Рис. 2.22. Вегетативне розмноження полуниці вусами**

Фізична терморегуляція у тварин здійснюється завдяки особливим анатомічним і морфологічним рисам їхньої будови.

Густе хутро ссавців, пір'яний і пуховий покриви тіла птахів дають змогу зберігати навколо тіла прошарок повітря і зменшують тепловіддачу. У тварин, що мешкають у холодних кліматичних умовах, розвинений підшкірний прошарок жиру, бо жир – гарний теплоізолятор [30].

Багато тварин здатні підтримувати оптимальну температуру тіла за рахунок роботи м'язів. Наприклад, джмелі розігрівають тіло спеціальними м'язовими скороченнями, бджоли посилено махають крилами, щоб збільшити температуру у вулику. Таке підтримання температури потребує великих витрат енергії, тому тваринам потрібна більша кількість їжі. У разі нестачі їжі взимку такий тип терморегуляції не вигідний. Деякі тварини взимку впадають у сплячку. Під час сплячки всі хімічні процеси в організмі сповільнюються і потреба в їжі зменшується. Існують і біохімічні адаптації до низьких температур. Наприклад, пойкилотермні тварини пристосовані до підтримання постійного рівня обміну незалежно від температури. Це забезпечується

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

ферментами, які в разі зниження температури змінюють конформацію, і реакції відбуваються активніше. Також одні ферменти можуть заміщуватися іншими, що працюють за низьких температур.

Такі адаптації потребують часу, оскільки відбуваються на рівні генетичної регуляції: інактивуються одні гени й активуються інші.

Тварини краще витримують вплив негативних температур тоді, коли в їхньому тілі менше води. Бо за негативних температур вода перетворюється на лід. Тому зимою відносний уміст води в тілі пойкилотермних тварин зменшується. Деякі тварини накопичують у біологічних рідинах антифризи – речовини, що знижують температуру замерзання розчинів. Наприклад, у багатьох полярних комах у гемолімфі дуже високий рівень гліцеролу, тому вони витримують температуру нижче за  $-10^{\circ}\text{C}$ . В арктичних риб спостерігається висока концентрація солей у плазмі крові, що також знижує температуру замерзання [11].

Ефективним механізмом зниження температури тіла є випаровування шляхом потовиділення або крізь вологі слизові оболонки порожнини рота і верхніх дихальних шляхів. У собаки випаровування здійснюється тільки через слизові оболонки рота. До того ж частота його дихання сягає 300–400 вдихів на хвилину. Багато рептилій за критичних температур важко дихають або тримають рот відкритим. Бджоли, що літають у жарку погоду, виділяють із рота краплю рідини, випар якої видаляє надлишок тепла. Збільшення поверхні тіла забезпечує інтенсивнішу віддачу тепла в навколишнє середовище. Як правило, поверхня тіла у ссавців – мешканців жарких регіонів – збільшується за рахунок більш довгих вух, хвостів, кінцівок. У сильну жару тварини ховаються в тіні, норах, щілинах. У пустелях удень деякі види ящірок і змії зариваються в менш нагріті шари піску (рис. 2.23).





**Рис. 2.23. Ящірки стрімко перебігають гарячі поверхні, зменшуючи контакт із ґрунтом**

У високогірних районах атмосфера розряджена і вмісту кисню в повітрі недостатньо для нормального дихання. За таких умов виникає гіпоксія. У разі екстреної адаптації до гіпоксії збільшуються частота і глибина подиху, посилюється серцебиття, розширюються судини головного мозку й серця. Посилюється ефективність процесів енергетичного обміну, особливо гліколізу. Стимулюється вихід еритроцитів із кров'яних депо (селезінки) [31]. Якщо гіпоксія триває досить довго, формуються механізми тривалої адаптації. Відбувається гіпертрофія легень і серцевого м'яза, збільшується кількість альвеол у легенях. Активується утворення еритроцитів. У клітинах збільшується число мітохондрій, у тканинах підвищується ефективність метаболізму. У корінних мешканців високогір'їв Південної Америки й Гімалаїв наявні генетичні зміни молекули гемоглобіну, який добре насичує артеріальну кров киснем. Така адаптація характерна і для людей, і для тварин (рис. 2.24.).



**Рис. 2.24. У лам із високогір'я Південної Америки насиченість артеріальної крові киснем навіть на висоті понад 3000 м залишається вищою за 92%**

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

Ефективні адаптації до нестачі кисню формуються в пірнаючих тварин. Так, морські змії можуть перебувати під водою 2,5 год, морські черепахи – 6 год, кашалоти – до 2 год (рис. 2.25).

Пірнаючі тварини мають збільшений об'єм легень і високий вміст гемоглобіну в крові. Вміст міоглобіну в м'язах пірнаючих ссавців у 4 рази більший за наземних тварин.



**Рис. 2.25. Кашалоти здатні зупиняти подих на 2 год, занурюючись на глибину понад 1000 м**

Під час занурення частота серцевих скорочень знижена, кровоток уповільнений і перерозподілений так, що насамперед кров'ю забезпечується головний мозок. Окрім того, кисень дуже заощаджується. Частина клітин може тимчасово переходити до анаеробного гліколізу [32].

Зі збільшенням глибини у водоймах знижуються концентрація їжі і вміст кисню. На великих глибинах немає сонячного світла, низька температура і величезний тиск. Відомо, що під час збільшення глибини на кожні 10 м тиск збільшується на 1 атмосферу. Тобто живі істоти, що живуть на глибині океану до 10000 м, зазнають надзвичайного тиску. В усіх глибоководних риб слабо розвинені кістяк і мускулатура. Завдяки проникності тканин м'язи й кістки глибоководних риб просочені водою так, що риба відчуває однаковий тиск і зсередини, і ззовні. Чим глибше середовище існування, тим більш желеподібним є тіло риб і меншою частка кісткової структури. Такі характеристики роблять мешканців глибин повільними й менш рухливими порівняно з рибами, які живуть поблизу поверхні води. Глибоководним риbam притаманний своєрідний баланс

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

метаболічних реакцій. У них відбуваються такі біохімічні реакції, в яких об'єм продуктів менший за об'єм субстратів. Адже реакції, що спричиняють збільшення об'єму, будуть гальмуватися тиском. Відсутність сонячного світла на глибині робить фотосинтез неможливим, тому джерелом енергії для глибоководних риб є органіка, яка опускається зверху. Мізерні запаси їжі – причина малих розмірів глибоководних тварин. Багатьом глибоководним мешканцям властива біолюмінесценція. За допомогою світла вони шукають корм, спілкуються, відволікають хижаків.

Ті тварини, які ведуть достатньо рухливий спосіб життя, зазвичай мають двобічну симетрію тіла. Їхні органи чуття розташовані переважно на голові або в передній частині тіла. Таке розміщення є найбільш вигідним, бо саме передня частина тіла найчастіше першою зазнає дії подразника. Однак і серед рухливих тварин розвиток сенсорних систем може істотно різнитися. Так, хижаки, які полюють на активну здобич, що швидко рухається в умовах гарного освітлення, мають добре розвинений зір. А тим, хто полює на малорухливу здобич у мутній воді або в місцях, де мало світла, дісталися маленькі очі й поганий зір, але дуже гарна дотикова сенсорна система (рис. 2.26) [33].



**Рис. 2.26. Органи зору у тварин, які полюють на малорухливу здобич (планарія) – *a*; та на здобич, яка швидко рухається (бабка) – *b***

У багатьох фітофагів еволюційно сформувався гризучий тип ротового апарату й різного роду пристосування до подрібнення, перетирання їжі. У різних рослиноїдних ссавців – це зубна система гризучого типу або зубний апарат, що перетирає їжу, у комах – це ротовий апарат, що гризе. Деякі тварини пристосовані до харчування соком рослин або нектаром квіток. Ротовий апарат у таких видів сформований у вигляді трубочки, за допомогою якої

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

всмоктується рідка їжа. Пристосування до харчування рослинами виявляються й на фізіологічному рівні. Особливо виражені вони у тварин, які харчуються грубими тканинами рослин, що містять велику кількість клітковини. Для розщеплення клітковини необхідний фермент целюлаза, якого немає в хордових. В організмі більшості тваринних розщеплення клітковини здійснюється симбіотичними бактеріями й деякими найпростішими в кишечнику. На переробці клітковини спеціалізовані жуйні копитні, шлунок яких має складну будову. У першому відділі – рубці – рослинна їжа зазнає впливу ферментів симбіотичних бактерій і найпростіших [12]. Потім їжа потрапляє в сітку, звідки відригається й удруге пережовується. У наступному відділі – кишці – їжа механічно подрібнюється. В останньому відділі шлунка – сичузі – їжа зазнає дії шлункового соку й далі переміщується в кишечник. Рослинна їжа розщеплюється набагато повільніше, ніж тваринна, тому в рослиноїдних хребетних довжина шлунково-кишкового тракту в 6–10 разів більша за довжину тіла. В інших ссавців основним місцем переробки клітковини є товста кишка, особливо її сліпий виріст – апендикс. Хімічно ці процеси подібні до процесів травлення в рубці. Перетравлення клітковини за участі бактерій і найпростіших поширене й серед безхребетних тварин. У термітів, наприклад, ця функція здійснюється за допомогою найпростіших (джгутикових) і бактерій [34].

Зоофаги мають специфічні пристосування до особливостей харчування. Їхній ротовий апарат часто пристосований до захоплення й утримання жертви (рис. 2.27).



**Рис. 2.27. Зуби акул, китовий вус, ікла хижака, різці гризуна**

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

В активних хижаків дуже розвинені нервова система, органи руху й органи чуття. Травний тракт коротший, ніж у фітофагів. У разі харчування тваринами, які мають щільні захисні покриви, формуються пристосування для їх руйнування. Наприклад, хижі молюски, які харчуються представниками того самого типу, «просвердлюють» їхні раковини за допомогою концентрованих мінеральних кислот, що виробляють спеціальні залози. Спеціалізовані зуби скатів («тертка») роздавлюють панцири голкошкірих і раковини молюсків. На фізіологічному рівні адаптації зоофагів виявляються у специфічності дії ферментів, «налаштованих» на перетравлювання їжі тваринного походження. Наприклад, у деяких комахоїдних ссавців і птахів, амфібій, рептилій і в деяких водних хребетних у шлунку є фермент хітиназа, що гідролізує хітин [14].

**Відповідність будови тіла до умов існування та способу життя організмів.** Особливості будови тіла визначаються тим, у яких умовах тварина живе, як добуває їжу, яким чином рухається тощо. Наприклад, для швидкохідних водних мешканців – риб і китоподібних – характерна обтічна форма тіла. У придонних риб тіло, навпаки, плоске (рис. 2.28).



**Рис. 2.28. Форма тіла і життєві форми**

У літаючих тварин сформувалися такі частини тіла, які дають можливість їм літати, – це крила у птахів і кажанів, складки тіла у білок-летяг. У тварин, що пристосовані до швидкого бігу у степу, розвинулися копита, що амортизують стрибки по твердій поверхні. У приматів кінцівки пристосовані до того, щоб чіплятися за віття, у підземних тварин – щоб рити. Різниця в будові щелеп у рослиноїдних і хижих тварин характеризує

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

особливості їхнього харчування. Хижі тварини отримали засоби нападу на жертву, тоді як жертви — засоби пасивного захисту від хижаків – хітиновий покрив, раковини, кісткові панцири, голки. Різні види, що ведуть більш-менш однаковий спосіб життя, мають схожі типи будови й поєднуються в групи, що називаються життєвими формами. Одні й ті ж життєві форми можуть виникати в дуже віддалених видів: дельфінів і риб, птахів і кажанів, хробаків і змій [35].

**Пристосувальне забарвлення. Захисне забарвлення** маскує особин під тло навколишнього середовища (рис. 2.29).



**Рис. 2.29. Захисне забарвлення полярної сови**

Наприклад, яйця птахів, які гніздяться в траві, мають пігментовану шкаралупу. У місцевостях зі сніжними зимами тварини білють (заєць, горностай, біла куріпка). Деякі тварини можуть швидко (за кілька хвилин) змінити колір тіла (хамелеон, камбала). Особливим типом захисного забарвлення є забарвлення, що розчленовує, – це коли на тілі тварини чергуються темні і світлі плями та смуги (тигри, зебри) (рис. 2.30).



**Рис. 2.30. Забарвлення, що розчленовує, у тигра та зебри**

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

Таке забарвлення розмиває контури тіла, робить тварину непомітною серед рослин, під час гри світла й тіні [36].

**Маскування** – пристосування, за якого не тільки забарвлення, але й форма тіла зливається з навколишнім середовищем. Наприклад, богомоли нагадують гілочки, листки, квіти (рис. 2.31), а метелики схожі на листки рослин.



**Рис. 2.31. Маскування богомола**

**Застережливе** забарвлення попереджає про небезпеку і відлякує. Дуже яскраве забарвлення зазвичай характерне для отруйних видів, а також таких, що жалять (оси, бджоли, отруйні змії). Воно попереджає хижака про те, що потенційна жертва неїстівна. Застережливе забарвлення часто поєднується з демонстративною поведінкою (рис. 2.32).



**Рис. 2.32. Застережливе забарвлення**

**Мімікрія** – це подібність не захищених організмів за забарвленням і формою тіла із захищеними. Наприклад, смуги на тілі неотруйних мух дзюрчалок роблять їх схожими на бджіл та ос, забарвлення тропічних вужів нагадує отруйних змії. Така схожість виникла в ході еволюції як захисна: хижаки приймають незахищений вид за небезпечний і уникають його (рис. 2.33) [37].

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

**Рис. 2.33. Мімікрія: осоподібна муха імітує забарвлення ос**

У більш широкому сенсі під мімікрією розуміють будь-які випадки забарвлення і форми тіла тварин, що маскують їх під середовище проживання.

**Автотомія.** Оригінальним захисним прийомом у тварин є автотомія – здатність відкидати певну частину тіла в разі нервового подразнення. Така реакція характерна, наприклад, для багатьох ящірок. Коли нападник хапає ящірку за хвоста, вона залишає його ворогу, а сама тікає. Така реакція відбувається рефлекторно, під впливом нервового подразнення. Певні м'язи різко скорочуються, і хвіст відкидається. Ще якийсь час хвіст продовжує ворухитися, привертаючи увагу нападника.

Подібне явище відбувається і в інших тварин. Восьминоги відкидають щупальці, паличники, раки й краби — кінцівки. У багатьох тварин після автотомії відбувається регенерація втраченого органа (рис. 2.34).



**Рис. 2.34. Репаративна регенерація хвоста у ящірки**

**Регенерація.** Регенерація (від латин. *regeneratio* відродження) – процес відновлення організмом втрачених або пошкоджених структур. Розрізняють два види регенерації:



**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

фізіологічну й репаративну. Фізіологічна регенерація – це відновлення структур, утрачених у процесі життєдіяльності організму. Репаративна регенерація – це відновлення структур після травми або інших пошкоджуючих факторів (рис. 2.35) [38].



**Рис. 2.35. Регенерація морської зірки з одного променя**

Під час регенерації відбуваються процеси, які властиві ембріональному розвитку: клітинний поділ, диференціювання, інтеграція в тканині.

У молодих личинок аксолотлів кінцівка може регенерувати за три тижні, у дорослих тритонів і аксолотлів – за один-два місяці, а наземним амбістомам для цього потрібно близько року.

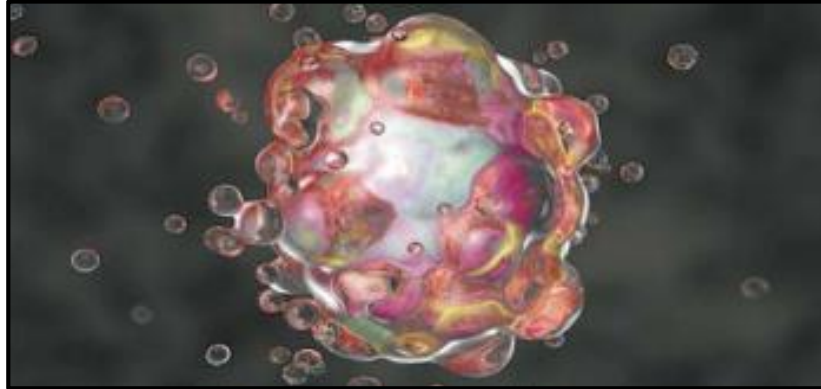
Фізіологічна регенерація є нормальним процесом відновлення функціонуючих структур організму. Вона не пов'язана з пошкодженнями або втратами.

Фізіологічна регенерація на внутрішньоклітинному рівні є відновленням субклітинних структур – ядра, мітохондрій, хлоропластів, рибосом, ендоплазматичної сітки та ін. Значення такої регенерації особливо велике для тканин, дорослі клітини яких не діляться, зокрема нервової [39].

**Клітинні механізми адаптації.** Попри різноманіття організмів, клітинні механізми фізіологічної реакції на зміну умов довкілля багато в чому є спільними, бо мають однакову мету: компенсацію можливих порушень обміну речовин, захист клітинних мембран і ферментів, усунення порушень обміну води й електролітів тощо. Усе це досягається шляхом активації синтезу сигнальних та регуляторних молекул: протеїнкіназ, цитокінів, білків теплового шоку тощо. У критичних умовах клітина може запустити механізм апоптозу (запрограмованої загибелі), щоб

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

уберегти сусідні клітини від зараження патогеном або розвитку пухлини (рис. 2.36).



**Рис. 2.36. Апоптоз є прикладом клітинного механізму адаптації**

Для клітинної і тканинної форм регенерації характерне інтенсивне розмноження клітин. Прикладами фізіологічної регенерації на клітинному рівні є відновлення епідермісу шкіри, кишкового епітелію, клітин крові (рис. 2.37).

Завдяки фізіологічній регенерації птахи періодично відрощують нове пір'я, ссавці змінюють шерсть. У рослин відбувається постійне заповнення клітин кореневого чохла, що злуцуються. У листопадних дерев листя щороку опадають і замінюються новими [40].



**Рис. 2.37. Утворення рубця на шкірі людини (завдяки високій швидкості розмноження клітини пухкої сполучної тканини заповнюють ушкоджену ділянку, формуючи рубцеву тканину)**

У багатьох тканинах існують спеціальні клітини, які забезпечують таке відновлення. Це, наприклад, стовбурові

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

клітини кісткового мозку, що дають початок форменим елементам крові, проліферативні зони в епітелії шкіри і тонкої кишки, твірні тканини рослин (меристеми). Інтенсивність клітинного оновлення в цих тканинах дуже велика. Наприклад, у людини епітелій тонкої кишки повністю змінюється за дві доби, усі еритроцити – за два-чотири місяці.

**2.3. АДАПТАЦІЯ МІКРООРГАНІЗМІВ ДО УМОВ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

В основі адаптації живих організмів лежать процеси регуляції гомеостазу, що характеризують здатність підтримувати сталість свого внутрішнього середовища для оптимальної життєдіяльності. Адаптація може проявляється на різних рівнях організації живих організмів: генетичному, біохімічному, фізіологічному, популяційному, біоценозному. Різноманітність і досконалість адаптаційних механізмів дала змогу організмам, зокрема і бактеріям, заселити різні екологічні ніші з досить малоприсадибними для існування умовами. Завдяки адаптації мікроорганізмів до різних забруднювачів у природі здійснюються процеси самоочистки навколишнього середовища від шкідливих відходів діяльності людини.

Прокаріоти (бактерії та археї) – перші клітинні організми Землі. Протягом понад трьох мільярдів років свого існування вони пережили чимало катастроф і глибокі зміни довкілля. Завдяки цим випробуванням прокаріоти навчилися заселяти фактично всі куточки планети та сформувавши чисельні унікальні пристосування. Особливо різноманітними є фізіологічні адаптації прокаріотів. Лише ці організми можуть здійснювати більшість типів бродіння, азотфіксацію, фотосинтез без виділення кисню, процеси утворення метану, анаеробне дихання на основі відновлення сполук Сульфуру, Феруму, Мангану, Хлору, Стибію, Арсену тощо [41].

У природних екосистемах мікроорганізми своєю життєдіяльністю значною мірою впливають на процеси, що відбуваються в ґрунті, воді, на поверхні рослин, у тваринних та людському організмах, утворюючи при цьому передумови для розвитку тих або інших біогеоценозів. Вони є дуже чутливими

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

індикаторами, які чітко реагують на різноманітні зміни в середовищі. Відповідно мікроорганізми, як будь-який живий організм, залежно від інтенсивності впливу й тривалості несприятливих факторів середовища дають на них адекватну відповідь. Оскільки пошкоджуючих факторів може бути досить багато, то й виникає ціла низка засобів захисту від них: від метаболічних механізмів до морфологічних пристосувань. А наявність «стаціонарного» джерела пошкодження постійно підсилює існування та розвиток таких пристосувань. Іншими словами – мікроорганізми постійно адаптуються до умов свого мінливого існування, зокрема й організму людини. Тобто, вивчення механізмів виживання бактерій має дуже важливе значення для медицини, ветеринарії, фармакології. Стійкість мікроорганізмів до різних факторів середовища порушує питання про спеціальні, нові методи стерилізації та зберігання продуктів, що відіграє найважливішу роль для харчової промисловості [22].

Так, наприклад, ксенобіотики антропогенного походження змінюють процеси адаптаціогенезу в мікроорганізмів, які піддаються їх впливу. Поява полірезистентності в широко розповсюджених патогенних мікроорганізмів пов'язують із тим фактом, що зростає надходження в навколишнє середовище органічних сполук, здатних у низьких дозах активувати процеси адаптаціогенезу. Останнє може стати причиною того, що препарати, які використовуються в медицині та сільському господарстві, стають неефективними, що, своєю чергою, впливає на розвиток мікробіологічної й фармакологічної промисловості. Окрім того, це може посилювати забруднення навколишнього середовища цим препаратами. Саме тому увага екологів звернена на дослідження адаптаціогенезу до антропогенних факторів [42].

З іншого боку, адаптація мікроорганізмів до антимікробних речовин, які використовує людина для боротьби з небажаною мікрофлорою, завдає великої шкоди в промисловості, медицині й інших сферах. Підвищення резистентності мікроорганізмів робить неефективними використовувані лікарські препарати й захисні антимікробні засоби. Це призводить до прискорення процесів біодеструкції матеріалів, виробів, порушення здоров'я

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

людини й викликає необхідність постійного пошуку нових антисептичних засобів і підвищення їх ефективності.

Деякі види патогенних мікроорганізмів – *Listeria monocytogenes* і *Yersinia pseudotuberculosis* – збудники сапрозоонозів у процесі еволюції виробили механізми адаптації до мінливих умов середовища, зокрема до температури, що дозволяє їм зберігати метаболізм у межах фізіологічної норми. Однією із ключових стратегій адаптації у них є синтез ферментів з іншою структурою активної поверхні. При цьому низька температура є чинником, що забезпечує сапрозоонозам незалежно від ступеня живлення конкурентоспроможність при існуванні в різних об'єктах навколишнього середовища, що має велике еколого-епідемічне значення [22].

Бактерії мають досить складні механізми молекулярних адаптацій, про існування яких ще відносно недавно не можна було навіть припустити.

Деякі мікроорганізми, зокрема дріжджеподібні гриби, функціонують у природі в складі багатоклітинних співтовариств – «біологічних плівок». Наприклад, *Candida albicans* широко поширена в природі та належить до унікальних мікроорганізмів, що демонструють при цьому широкий діапазон адаптаційних можливостей. У різних екологічних нішах даний вид може бути як коменсалом, так і «успішним» опортуністом.

Теорія адаптації також припускає зміни властивостей мікроорганізму, що адекватні змінам навколишнього середовища. Відповідно до цієї теорії, розвиток лікарської стійкості в мікобактерій туберкульозу (*Mycobacterium tuberculosis*) вважається проявом однієї з форм мінливості бактеріальної клітини під впливом антибіотиків. Тобто виникнення стійкості мікобактерій до антибіотиків зумовлено самим лікуванням, оскільки співвідношення популяцій чутливих і стійких форм мікобактерій становить: 90% – чутливих і 10% – стійких, але в процесі лікування, у разі підбору неправильної схеми антимікобактеріальної терапії, значна кількість чутливих мікобактерій гине, внаслідок чого співвідношення порушується і

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

кількість стійких мікобактерій у мікробній популяції перевищує частку чутливих.

Отже, адаптаційні процеси притаманні мікроорганізмам є важливою складовою еволюціонування останніх, а також одним із головних механізмів їх виживання та пристосування до змінних умов середовища. І, що саме головне, це стосується і адаптації до антисептиків, дезінфектантів та антибіотиків і створює суттєві перешкоди в боротьбі з інфекційними захворюваннями.

Усі чинники зовнішнього середовища, які впливають на розвиток прокариотів, можна розподілити на три основні групи: фізичні, хімічні і біологічні. До фізичних факторів належать: волога, температура, концентрація розчинених речовин, світло та інші форми променистої енергії, радіохвилі, ультразвук. Серед хімічних чинників розрізняють рН середовища, отруйні речовини, кисень тощо. До біологічних – належать різного типу взаємозв'язки між бактеріями та іншими організмами довкілля (симбіоз, метабіоз, коменсалізм, синергізм, антагонізм, паразитизм тощо) [43].

**Хімічні фактори.** Хімічний склад середовища істотно впливає на ріст і розвиток прокариотів. Від нього залежить надходження поживних речовин, і він визначає реакцію середовища, її окислювально-відновний потенціал. Реакція середовища (рН). Ступінь кислотності або лужності середовища справляє великий вплив на життя мікроорганізмів. Фізіологічно діючою основою в кислих і лужних субстратах є концентрація гідроксильних і водневих іонів (ОН<sup>-</sup> і Н<sup>+</sup>). До найбільш кислих природних середовищ належать гарячі кислі джерела і оточуючі їх ґрунти, рН у яких іноді може сягати 1. З цих місць виділено бактерії, які водночас є ацидофілами і термофілами. У природі також трапляються такі лужні джерела і озера, рН яких може сягати 8–11. З них виділено бактерії, які можуть добре рости при рН = 8 ... 10 (ціанобактерії та інші). Від реакції середовища залежить активність ферментів, яка є основою біохімічної активності мікробів. Наприклад, відомо, що ті самі дріжджі у кислому середовищі утворюють під час зброджування цукру багато етилового спирту і незначну кількість гліцерину. В

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

лужному субстраті, натомість, вони утворюють із цукру велику кількість гліцерину і дуже мало етанолу. Більшість бактерій краще розвиваються в нейтральному або слаболужному середовищі. Добре витримують кислотність оцтової кислоти, молочнокислі та деякі інші види бактерій. Дуже чутливі до високої кислотності гнильні бактерії. Мікроорганізми, які добре розвиваються в лужному середовищі, дістали назву алкаліфільних. Наприклад холерний вібріон добре розмножується при  $pH = 9$ . Прокаріоти, які краще ростуть у кислому середовищі, називаються ацидофільними. На вивченні ставлення різних мікробів до  $pH$  середовища ґрунтується низка важливих практичних заходів щодо зберігання деяких харчових продуктів у квашеному й маринованому вигляді [44].

**Ступінь аеробності** або анаеробності середовища можна кількісно охарактеризувати за допомогою окисно-відновного потенціалу, який виражається символом  $gH_2$ . Цей індекс аналогічний  $pH$ . Тільки  $pH$  виражає ступінь кислотності і лужності середовища, а  $gH_2$  – ступінь аеробності і анаеробності. У водному розчині, повністю насиченому киснем,  $gH_2 = 41$ , а при повному насиченні середовища воднем  $gH_2 = 0$ . Отже, шкала від 0 до 41 характеризує будь-який ступінь аеробності. Кисень трапляється в природі як у вільному, так і в зв'язаному стані; є обов'язковим компонентом будь-якої клітини. Переважна більшість живих організмів використовують обидві форми кисню. За відношенням до молекулярного кисню серед мікроорганізмів розрізняють: облігатні аероби, облігатні анаероби, факультативні анаероби і мікроаерофіли. Різне відношення бактерій до кисню залежить від їхніх фізіологічних особливостей.

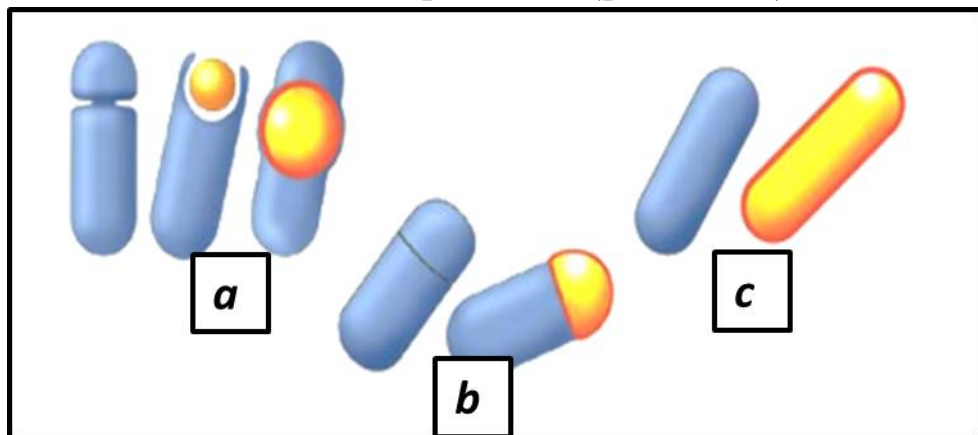
**Хімічні речовини.** Залежно від хімічного складу, концентрації, температури, тривалості дії, виду прокаріотів хімічні речовини можуть чинити на мікроорганізми стимулюючу, бактеріостатичну (пригнічуючу) і бактерицидну дію. Речовини, які діють на мікроби токсично, називають антисептиками, їх дуже широко використовують проти різних шкідливих мікроорганізмів.

Бактерицидна дія важких металів може бути проілюстрована на прикладі срібла. Концентрація солей срібла в розведенні

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

1:100000 згубно діє на різні види мікробів. У садівництві, наприклад, розчини солей міді, цинку й заліза застосовують для сприскування плодових дерев у випадку зараження їх бактеріальними і грибовими хворобами. Окислювачі (хлор, пероксид водню, йод, перманганат калію та інші) широко використовують для дезинфекції питної води, в медицині, сільському господарстві тощо [45].

Зважаючи на розмір типової бактеріальної клітини, її здатність накопичувати запаси поживних речовин є вкрай обмеженою. Якщо умови середовища різко погіршуються, бактерії просто немає звідки взяти ресурси для продовження існування. Тому найкращим виходом стає анабіоз — тимчасове призупинення життєдіяльності. Бактерія може підготуватися до анабіозу заздалегідь, утворивши спори або цисти — спеціальні клітини з потовщеними стінками, зменшеним вмістом води і невеликим запасом поживних речовин (рис. 2.38).



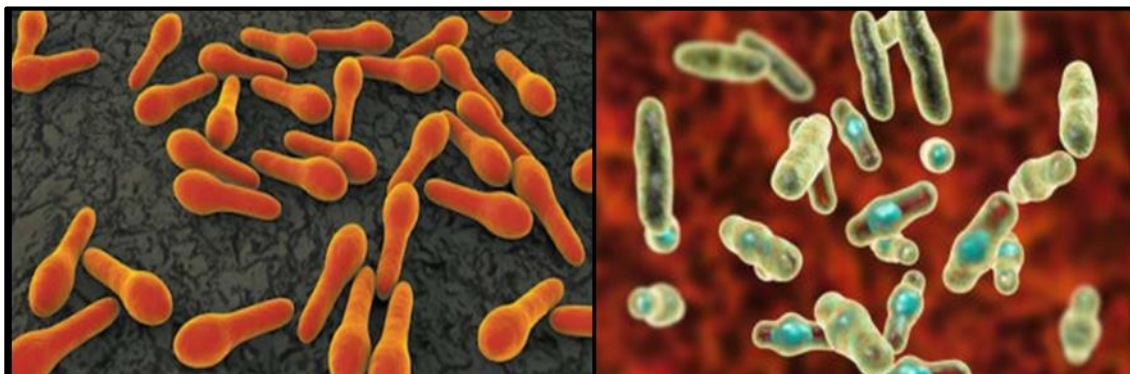
**Рис. 2.38. Утворення ендоспори (а), екзоспори (b) та цисти (с) у бактерій**

**Бактеріальна спора** утворюється з частини цитоплазми активної бактеріальної клітини. Якщо оболонка спори формується в цитоплазмі клітини, таку спору називають ендоспорою (бактерії з родів *Бацилюс* і *Клостридіум*) (рис. 2.39). Якщо ж спорова оболонка утворюється з частини оболонки активної клітини, перед нами екзоспора (бактерії з родів *Стрептоміцес* і *Нокардія*). Відомі випадки, коли спори бактерій зберігали життєздатність понад 1000 років! А 1995 року



**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

палеонтологи знайшли в бурштині спори, вік яких сягав 25–40 млн років [46].



**Рис. 2.39. Клітини бактерії роду Клострідіум *Clostridium perfringens* з ендоспорами всередині (ендоспори помітні за здуттями на кінцях клітин)**

Потрапивши у сприятливі умови, деякі з них проросли, і вчені одержали живі бактерії віком 40 млн років!

**Бактеріальна циста** утворюється з цілої активної клітини, яка оточується додатковими шарами захисної оболонки, росте, накопичує поживні речовини тощо. Цисти відомі в ціанобактерій, міксобактерій, азотобактерій тощо. Процес утворення цист називається *інцистуванням* [8].

**Міжорганізмova передача сигналів у прокариотів, протистів і грибів.** Прокариоти та нижчі еукаріоти здатні здійснювати міжклітинну комунікацію – обмін інформацією між окремими клітинами. Цей механізм дає змогу їм:

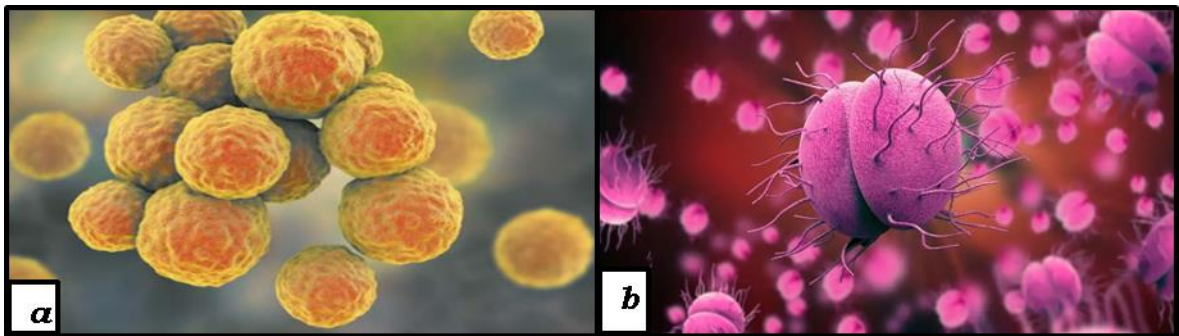
1) консолідовано реагувати на дію зовнішніх умов, наприклад присутність поживних речовин або антибіотиків (бактерії); 2) обмінюватися генетичною інформацією (бактерії, гриби); 3) утворювати скупчення – біоплівки, псевдоплазмодії, плодові тіла (міксобактерії, деякі слизовики; рис. 2.40).



**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

**Рис. 2.40. Плодове тіло заввишки 1мм, яке утворили міксобактерії, що зібрались разом завдяки міжклітинній комунікації**

**Формування резистентності до антибіотиків.** Протягом останніх 70 років бактеріальні інфекції лікують за допомогою антибіотиків. Під тиском природного добору хвороботворні бактерії утворили численні адаптації, спрямовані на виживання у присутності цих речовин. Одні з них навчилися розкладати молекули антибіотиків, інші перебудували свій метаболізм так, що блоковані антибіотиками реакції стали неважливими. Ці властивості з'явилися в результаті випадкових мутацій (рис. 2.41).



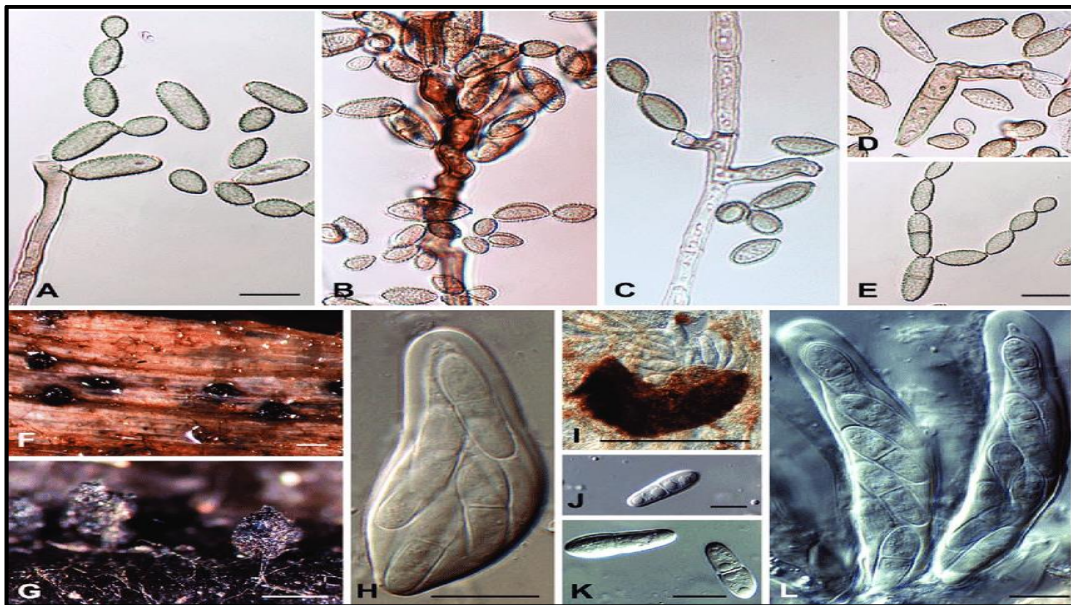
**Рис. 2.41. a - Золотистий стафілокок (*Staphylococcus aureus*); b – гонококи (*Neisseria gonorrhoea*) – бактерії, що набули стійкості до багатьох антибіотиків**

Колосальна перевага, яку надали ці мутації, сприяла їх поширенню. Більш того, бактерії навчилися передавати гени стійкості до антибіотиків не лише своїм нащадкам, але й іншим клітинам свого або навіть іншого виду. Стійкість, або резистентність, до антибіотиків сама по собі є серйозною проблемою сучасної медицини. Однак додатково її посилює безсистемне застосування цих препаратів. Тому антибіотики слід приймати лише за призначенням лікаря [47].

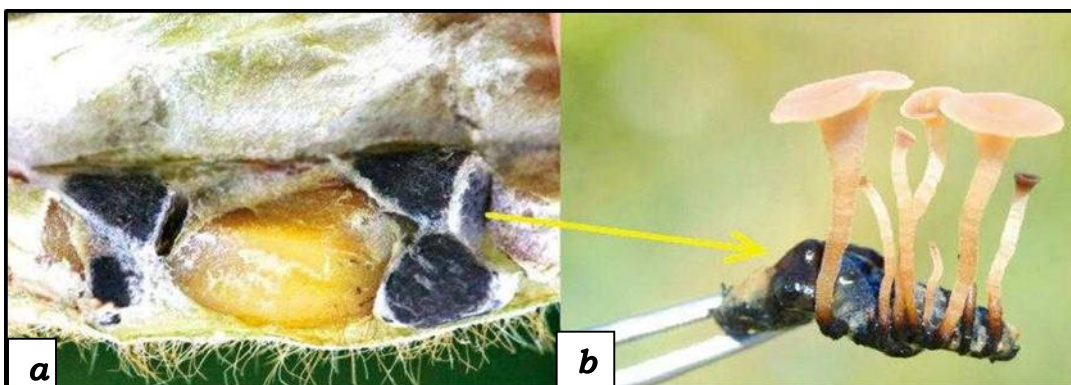
Мікроміцети розповсюджені в різних природних середовищах життя, де на них впливають різноманітні, часто агресивні екологічні чинники, де вони постійно конкурують з іншими мікроорганізмами за доступ до поживних речовин. Здатність цих організмів виживати і рости за таких умов значною мірою зумовлюється їхньою метаболічною універсальністю й

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

високою здатністю до адаптацій. За різних несприятливих умов життя міксоміцети формують різні морфологічні структури, такі як: хламідоспори, склероції, ризоморфи, темнозбарвлені та жосткостінні спори, коремії, геми (рис. 2.42 – рис. 2.46). Спори грибів, які мають оболонку, зберігають життєздатність декілька діб. Чим товстіша оболонка і чим більше в ній пігментів, тим довше зберігається спора в природному середовищі. Впродовж декількох років або місяців мають здатність зберігатись спори, які містяться в плодових тілах типу пікнід, клейстотеціїв, перитеціїв; від 3 до 5 років і більше зберігають життєздатність хламідоспори, цисти, ооспори, зигоспори, які мають товсті оболонки і великий запас поживних речовин [15].



**Рис. 2.42. Темнопігментовані спори *Cladosporium brunnei* та його телеоморфна стадія *Davidiella allicina***



**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

**Рис. 2.43. *a* – склероції на бобах сої, що розвинулися замість насіння; *b* – проросла склероція та плодове тіло гриба *Sclerotinia sclerotiorum***

Склероція зимує у ґрунті та проростає з настанням тепла та сприятливих умов.



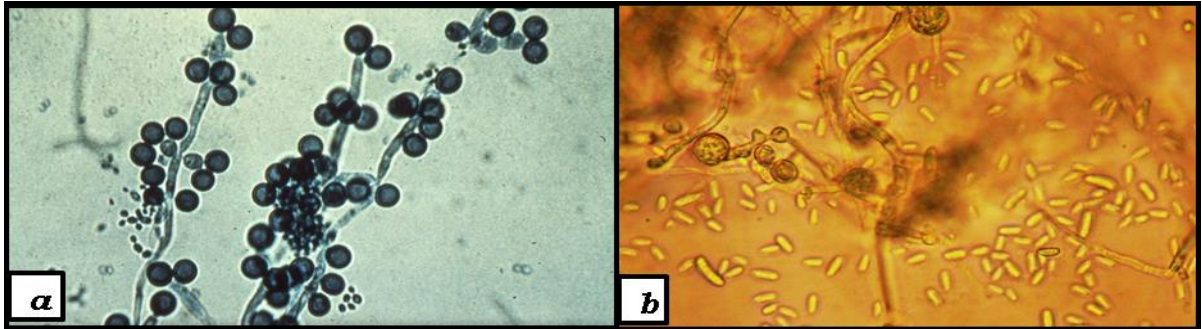
**Рис. 2.44. Коремії (невеликі групи конідиєносців, що зрослися між собою по довжині, на верхівках яких утворюються конідії) *Penicillium clavariiformis***



**Рис. 2.45. Ризоморфа – різновид безплідної стадії спокою в деяких грибів у вигляді шнуро- або коренеподібних відростків**

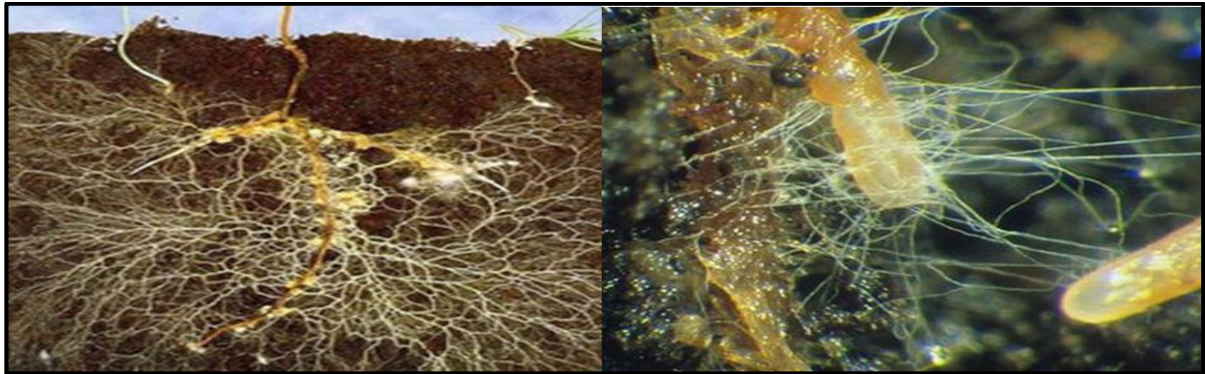
Можуть створювати цілі мережі між корою та стовбуром дерева (рис. 2.45).

## АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ



**Рис. 2.46. Хламідоспори – товстостінні клітини, що утворюються поодинокі або групами a – *Candida albicans*, b – *Fusarium proliferatum***

**Мікориза** – результат симбіотичних взаємин між грибом і кореневою системою рослин (рис. 2.47). Рослини отримують поживні речовини і воду, а гриби – вуглеводи.



**Рис. 2.47. Мікориза на коренях сої**

У формуванні мікоризи беруть участь, з одного боку, всі голонасінні рослини і деякі квіткові, а з іншого, – такі групи грибів, як базидіоміцети, зигоміцети, аскоміцети, ін. Завдяки грибам, збільшується поверхня всмоктування кореневої системи, також з'єднання мінеральних речовин надходять всередину кореня в легкозасвоюваній формі. Гриб, у свою чергу, харчується вуглеводами, фітогормонами, амінокислотами, які отримуються з кореня вищої рослини [27].

Існує три види мікоризи: ендотрофна, ектотрофна, ектоендотрофна. Під час утворення ектотрофної (зовнішньої) мікоризи міцелій гриба огортає кінці молодих корінців, формуючи подобу чохла, і проникає в міжклітинні простори, не руйнуючи клітини. При цьому кореневі волоски відсутні, а кореневий чохлак перетворюється в один-два шари клітин. Корінь виявляється розділеним гіфами гриба на відділи. Таку

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

мережу гіф називають мережею Гартіга. Можливе формування клубків гіф у клітинах периферичних шарів кореневої системи та фагоцитозу у внутрішніх при еуміцетній ектомікоризи. Ектотрофна мікориза спостерігається у багатьох дерев (ялина, дуб, береза), чагарників (верба), зрідка у трав (живородна гречка). Цей тип мікоризи утворюють у більшості випадків гриби гіменоміцети, іноді гастероміцети. На кореневій системі однієї рослини формувати мікоризу можуть один або кілька видів грибів. Але частіше якомусь виду вищої рослини у рослинних угрупованнях відповідає певний гриб-симбіонт [36].

Ендотрофна мікориза характеризується тим, що форма коренів залишається постійною, кореневі волоски зберігаються, немає мережі Гартіга та грибного чохла. Гіфи гриба пронизують безпосередньо клітини кореневої паренхіми. Мікориза практично непомітна на поверхні кореня рослини у зв'язку з тим, що значна частина міцелію гриба проникає всередину клітин кореневої системи. У клітинах кореня нагромаджуються грибні гіфи у формі клубків і розгалужених ниток. Мікориза такого типу формується у рослин брусничних, орхідних, шікшевих, вересових, грушанкових, тощо. Найбільш поширені у багатьох трав'янистих рослин, чагарників і дерев різних видів гриби, що утворюють мікоризу, – фікоміцети (пологи *Endogone*, *Pythium*), в деяких випадках – базидіальні та недосконалі гриби. Гіфи фікоміцетів, пронизуючи клітини епідермісу кореня, зосереджені у міжклітинниках і клітинах серединних шарів паренхіми кореня.

При ектоендотрофному типі мікоризи поєднуються властивості екто- та ендомікориз. Можливо переважання ектотрофного або ендотрофного типу. Така мікориза спостерігається у трав'янистих рослин, чагарників, наприклад, арктоуса арктичного, грушанки крупноквіткової. У цьому випадку гіфи гриба пронизують і клітини кореня, і міжклітинні простори.

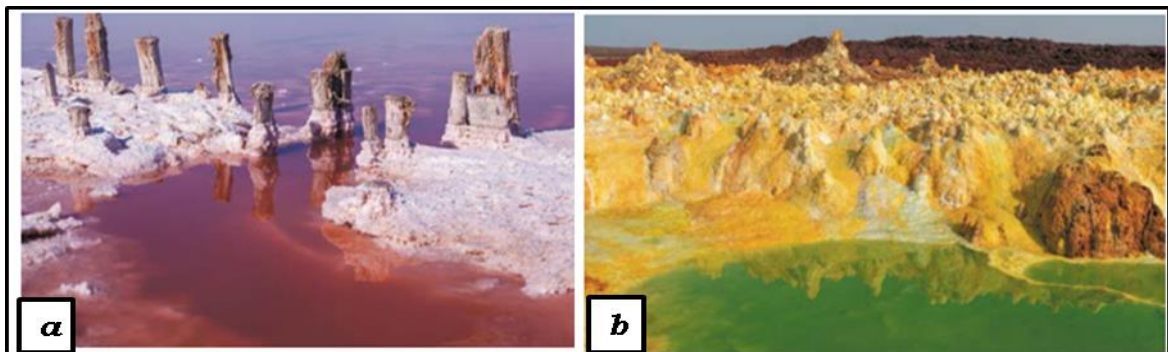
Таким чином, значення мікоризи в життєдіяльності як гриба, так і вищої рослини надзвичайно велике. Рослина добре засвоює мінеральні солі та воду, завдяки міцелію гриба. У свою чергу, гриб отримує з кореня вищої рослини готові органічні речовини, які не в змозі синтезувати самостійно через відсутність хлорофілу.

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

Вкрай важливі для рослин мікроелементи (фосфор, азот, калій, кальцій) містяться в ґрунті у формі сполук, недоступних для поглинання рослинами. Гриби у мікоризі перетворюють ці сполуки та постачають у кореневу систему рослин. У посушливих регіонах мікориза виконує функцію забезпечення вологою деревних рослин. Слід зазначити, що гриби, які беруть участь в мікоризі, захищають рослини від патогенних організмів, зокрема від ураження іншими шкідливими грибами [48].

**Пристосування архей до екстремальних умов існування**

**Археї** — стародавня група організмів. Багато з них досі пристосовані до умов, що були типові для Землі 2–3 млрд років тому, а сьогодні трапляються достатньо рідко. Тому серед архей поширені так звані екстремофіли — види, адаптовані до екстремальних умов. Окремі археї здатні до життєдіяльності за температури 123°C, переживають нагрів до +400°C, витримують кислотність на рівні рН = 0,06, лужність до рН = 12, солоність до 32 % тощо. Завдяки таким адаптаціям архей можна зустріти в гарячих, насичених отруйними газами геотермальних джерелах, кислих шахтних водах, надсолоних водоймах, зокрема в Мертвому морі та інших подібних місцях (рис. 2.48) [40].

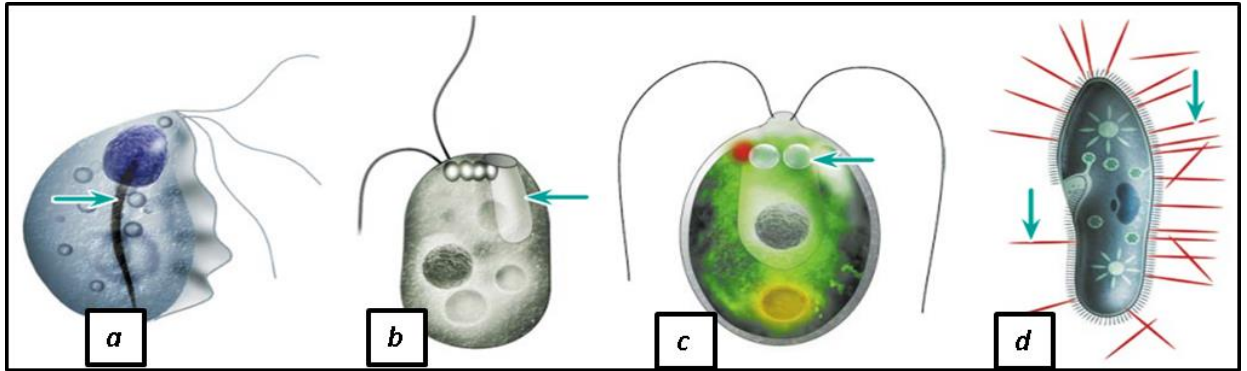


**Рис. 2.48. Місця мешкання архей (а – Солоне озеро в Херсонській області; б – Сірчане озеро в Ефіопії)**

**Особливості адаптацій протист.** Протисти або **нижчі еукаріоти**, – умовна група еукаріотичних організмів, яких об'єднує відсутність глибокої диференціації клітин та переважно одноклітинний рівень організації. В одноклітинному організмі всі життєві функції забезпечуються клітинними органелами. Саме тому в клітинах протистів, на відміну від клітин тварин, рослин та грибів, присутні органи опори (осьовий шип – аксостиль)

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

(рис. 2.49, *a*), руху (джгутики, аксоподії, псевдоподії), живлення (цитостом – клітинний рот) (рис. 2.49, *b*), екскреції (скоротливі вакуолі) (рис. 2.49, *c*), активного захисту (жалкі ампули – трихоцисти) (рис. 2.49, *d*), фоторецепції (стигма – світлочутливе вічко) (рис. 2.49, *a*) тощо [43].



**Рис. 2.49. Спеціалізовані органели протистів: *a* – аксостиль, органелла опори у трихомонади, *b* – цитостом, органелла живлення у гоніомонади, *c* – скоротливі вакуолі, органели виділення у хламідомонади, *d* – трихоцисти, органели захисту в інфузорії (у вивільненому стані)**

Так само, як і прокаріоти, нижчі еукаріоти в несприятливих умовах переходять до анабіозу, утворюючи цисти. Це типово для більшості одноклітинних водоростей, амеб, гетеротрофних джгутиконосців, інфузорій тощо. У ході інцистування клітина протистів стискається, набуває кулястої форми і виділяє на своїй поверхні щільну оболонку. Покриви цисти переважно складаються з полісахаридів, але можуть також містити мінеральні солі й оксиди. Цисти деяких протистів здатні зберігати життєздатність протягом 5–15 років.

Після потрапляння у сприятливі умови цисти проростають. Живий протопласт виходить з оболонки і набуває своєї типової форми. Зазвичай це відбувається з настанням теплого сезону або ж просто після дощу: для багатьох протистів сприятливим середовищем є звичайні калюжі [29].

У деяких паразитичних протистів (споровики, мікроспоридії) одна вегетативна клітина здатна утворювати численні стадії спокою, які призначені для поширення і зараження нових господарів. Такі клітини переважно називають спорами (зверніть

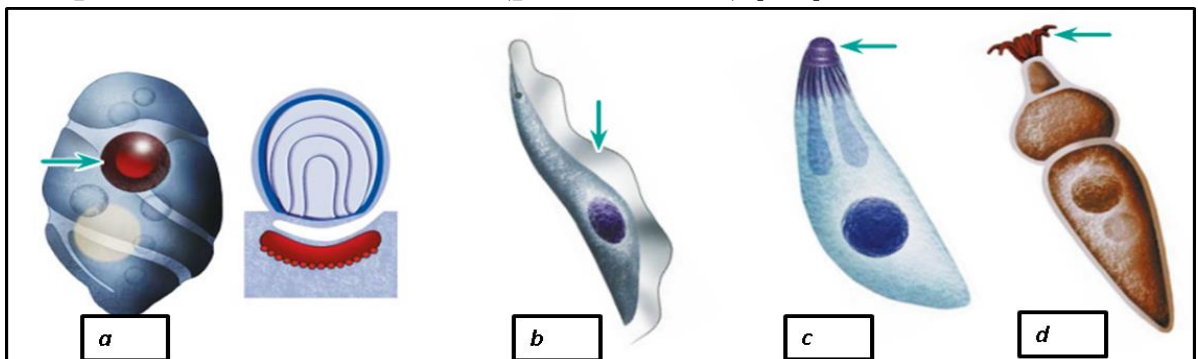


**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

увагу, що значення понять «спора» і «циста» стосовно про- та еукаріотів суттєво різняться).

**Пристосування паразитичних та мутуалістичних одноклітинних до співіснування з організмом хазяїна**

У багатьох гетеротрофних протистів поширений паразитичний спосіб життя. Вони можуть мешкати в порожнинах травної системи тварин (лямблії), у м'яких тканинах (лейшманії), у крові (трипаносома, дизентерійна амеба) або навіть усередині клітин хазяїна (малярійний плазмодій). Опинившись у тілі багатоклітинних організмів, вони можуть втратити здатність до світлочутливості, активної ловлі здобичі, руху, аеробного дихання. Їхні мітохондрії часто деградують аж до повного зникнення. Для пересування в густому внутрішньому середовищі (плазмі, секреті слизових оболонок) трихомонади і трипаносоми утворюють ундулюючі мембрани – пов'язані з джгутиком складки мембрани, схожі на плавці (рис. 2.50, *a*) [12].



**Рис. 2.50. Спеціалізовані органели протистів:**  
***a* – стигма, органела світлочутливості у варновії**  
**(ліворуч – загальний вигляд клітини, праворуч –**  
**поперечний переріз стигми), *b*– ундулююча мембрана у**  
**трипаносоми – пристосування до руху у в'язкому**  
**середовищі, *c* – апікальний комплекс у малярійного**  
**плазмодія – пристосування до проникнення у клітину**  
**господаря, *d* – гачки у грегарини – пристосування до**  
**закріплення в тілі господаря**

Внутрішньоклітинні паразити мають спеціальні пристосування до занурення у клітини хазяїна. Малярійний плазмодій утворює для цього так званий апікальний комплекс – органелу у вигляді конуса, що ніби втягує спору паразита до

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

еритроциту людини (рис. 2.50, с). Спори плазмодіофорид пробивають стінки рослини-хазяїна величезним шипом, який щосили вистрелюється з клітини. А мікроспоридії потрапляють до клітин кишечника через спеціальну еластичну трубку. Паразити, що живуть поза межами клітин хазяїна, закріплюються на поверхні його органів за допомогою присосок (лямблії), гачків (грегарини) (рис. 2.50, d), скоротливих тяжів (оксимонади) (рис. 2.50, b). Протисти, що співіснують із господарем на основі мутуалізму (взаємовигідного симбіозу), зазвичай мають менш вузькоспеціалізовану будову, ніж паразити. Наприклад, головною особливістю гіпермастигін, що живуть у кишечнику термітів і допомагають їм розщеплювати целюлозу, є величезна кількість джгутиків, потрібних для пересування у в'язкому середовищі [22].

**ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ**

1. Яку роль відіграють адаптації у природі?
2. Назвіть найбільш поширені адаптації?
3. Що є основними механізмами адаптації на рівні організму?
4. Яке значення мають біологічні ритми для життя організмів?
5. Наскільки тривалий процес вироблення адаптацій організмів до природних ритмів?
6. Що таке адаптивні біоритми? Наведіть приклади адаптивних біоритмів.
7. Що таке фотоперіодизм? Наведіть приклади фотоперіодичних реакцій.

**ЛІТЕРАТУРА ДО РОЗДІЛУ 2**

1. Алев Ю.Г. Экоморфология. Київ: Наукова думка, 1986. 424 с.
2. Адаменко О.М., Коденко Я.В., Консевич Л.М. Основи екології: навч. посіб. для вищ. навч. закл.: Ін-т менеджменту та економіки "Галицька академія". 2-е вид. Київ: Центр навчальної літератури, 2005. 314 с.
3. Антоняк Г.Л., Влізло В.В., Іскра Р.Я., Панас Н.Є., Коцюмбас І.Я. Кальцій в організмі тварин і людини: моногр. Київ: Аграрна наука, 2019. 245 с.

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

4. Антоняк Г.Л., Калинець-Мамчур З.І., Дудка І.О., Бабич Н.О., Панас Н.Є. Екологія грибів: моногр. Львів: ЛНУ ім. Івана Франка (Серія «Біологічні студії»), 2013. 600 с.
5. Антоняк Г.Л., Панас Н.Є., Мамчур З.І., Жилищич Ю.В. Біохімічна екологія: навч. посіб. Львів: ЛНУ ім. Івана Франка (Серія «Біологічні студії»). 2019. 425 с.
6. Бровдій В.М., Гаца О.О. Екологічні проблеми України (проблеми ноогеніки). Київ: НПУ. 2000. 110 с.
7. Білявський Г., Фурдуй Р., Костіков І. Основи екології: підручник для студентів вищих навчальних закладів. Київ: Либідь, 2004. 406 с.
8. Барна М.М. Ботаніка. Терміни. Поняття. Київ. Персоналії, 1997. 271 с.
9. Бойчук Ю., Шульга М., Цалін Д., Дем'яненко В. Основи екології та екологічного права: навч. посіб. Суми: Університетська книга. 2004. 351 с.
10. Галанін А.В. Вплив фітогенного поля на розподіл рослин. Екологія. 1980. № 6. С. 76–78.
11. Гетьман А.П., Шульга М. Екологічне право України. Харків: Право, 2005 с.
12. Голубець М. А. Екосистемологія. Львів: Поллі. 2000. С. 315.
13. Горіла М.В. Біохімічні основи адаптації: навч посіб. Дніпро: РВВ ДНУ, 2016. 98 с.
14. Грачова Л.В., Лукацька О.О., Пахомов О.Є. Вплив діяльності кроту, що риє (*Talpa europaea*) у формуванні біотичного розмаїття в аренних борах степового Придніпров'я: Уч. зап. Таврій. ун-ту. 2001. Т. 14 (53). С. 95–102.
15. Гродзинський А.М. Алелопатія в житті рослин та їх угруповань. Київ: Наукова думка, 1965. С. 200.
16. Гроховська Ю.Р. Фітоіндикація антропогенного забруднення водних екосистем: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. сільськогосп. наук: спец. 03.00.16 «Екологія». Київ, 2002. 19 с.
17. Джигирей В.С. Екологія та охорона навколишнього середовища. Київ: Знання, 2000. 203 с.
18. Дідух Я.П. Популяційна екологія. Київ: Фітоцентр. 1998. 191 с.

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

19. *Дорошенко В.В., Коцюба І.Г., Єльнікова Т.О.* Водні ресурси та їх охорона: навч. посіб. Житомир: ЖДТУ, 2017. 262 с.
20. *Дідух Я.П.* Проблеми розвитку фітоєкології в Україні: Ботаніка та мікологія на шляху до третього тисячоліття: міжд. зб. наук. статей, присвячених 70-річчю від дня народження академіка К. М. Ситника. Київ: Інститут ботаніки НАНУ. 1996. С. 129–140.
21. *Дідух Я.П., Плюта П.Г., Чумак К.В.* Фітоіндикація екологічних режимів рослинних угруповань урочища Холодний Яр (Черкаська область). *Український ботанічний журнал*. 1992. Т. 49. № 1. С. 17–22.
22. *Дідух Я.П., Плюта П.Г.* Фітоіндикація екологічних факторів. Київ : Наук. Думка, 1994. С. 280.
23. *Докучаєв В.В.* Лекції про ґрунтознавство. *Хуторянин*, 1900. № 25–30. С. 363–445.
24. *Ємельянов І.Г.* Різноманітність та її роль у функціональній стійкості та еволюції екосистем. Київ, 1999. 168 с.
25. *Заверуха Н., Серебряков В., Скиба Ю.* Основи екології: навч. посіб. для вищ. навч. закл. Київ: Каравела, 2006. 365 с.
26. *Задорожний К.М., Утевська О.М., Леонтьєв Д.В.* Біологія і екологія (профільний рівень): підруч. для 11 кл. закл. загал. серед. освіти. Харків: Вид-во «Ранок», 2019. 240 с.
27. *Запольський А., Салюк А.* Основи екології: підруч. для студ. техн.-техн. спец. вищ. навч. закл. Київ: Вища школа, 2003. 357 с.
28. *Кучерявий В.П.* Екологія. Львів: Світ, 2000. 256 с.
29. *Кияк В.Г.* Життєвість (віталітет) як інтегральний показник стану популяції у рослин. *Біологічні Студії*. 2014. Т. 8. № 3–4. С. 273–284.
30. *Колупаєв Ю.Є.* Фізіолого-біохімічні механізми формування адаптивних реакцій рослин: роль активних форм кисню та іонів кальцію: дис. д-ра наук: 03.00.12. ІФРГ. Київ, 2008. 320 с.
31. *Корсак К., Плахотнік О.* Основи екології : навч. посіб. 3-те вид., перероб. і доп. Київ: МАУП, 2002. 294 с.
32. *Леонтьєв Д.В., Акулов О.Ю.* Загальна мікологія : підруч. для вищ. навч. закл. Харків: Основа, 2007. 228 с.

**АДАПТИВНІ БІОЛОГІЧНІ РИТМИ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ**

33. Лихолат Ю.В. Конспект лекцій із курсу «Фізіологія адаптації рослин». Дніпро: РВВ ДНУ, 2013. 32 с.
34. Малиновський А.К., Царик Й.В., Кияк В.Г., Білонога В.М., Нестерук Ю.Й. Оцінювання стану популяцій видів рослин міжнародних червоних списків в Українських Карпатах: наукові праці Лісівничої академії наук України : зб. наук. пр. РВВ НАТУ України. 2010. Вип. 8. С. 130–135.
35. Мамчур З.І. Антропогенна трансформація епіфітної бріофлори м. Львова та його околиць : Вісник Львівського університету. Сер: біол. 2003. Вип. 34. С. 135–141.
36. Мамчур З.І. Біоіндикація забруднення повітря у місті Львові та на околицях: Вісник Львівського університету. Сер: Біол. 2005. Вип. 40. С. 59–67.
37. Мамчур З.І., Проць Б.Г. Поведінка вищих рослин в умовах урбанізації (на прикладі урбоекосистеми м. Львова). Український ботанічний журнал. 1996. Т. 53. № 5. С. 611–614.
38. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. Київ: Либідь, 2005. 808 с.
39. Олексів І.Т., Ялинська Н.С., Брагінський Л.П. Гідроекологічна токсикометрія та біоіндикація забруднень (теорія, методи, практика використання). Львів: Світ. 1995. 440 с.
40. Сухомлінов А.І., Сухомлінов І.А., Микитюк О.М. Екологія та здоров'я людини. Харків: ХДПУ, 1992. 128 с.
41. Царенко О., Несветов О., Кадацький М. Основи екології та економіка природокористування: навч. посібн. для студ. вузів– 2-е вид., стереотипне. Суми: Університетська книга, 2004. 399 с.
42. Шабанов Д.А., Кравченко М.А. Матеріали для вивчення курсу загальної екології з основами середознавства та екології людини. Харків: ХНУ імені В.М. Каразіна, 2009. 292 с.
43. Основи системної біології. Київ. Либідь, 2005. 358 с.
44. Atkinson N.J., Urwin P.E. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field: *Journal of Experimental Botany*. 2012. Vol. 63 (10). P. 3523–3543. DOI:<https://doi.org/10.1093/jxb/ers100>.
45. Von R.S. Bioindication in terrestrischen Ökosystemen. Fischer. Jena, 1991. 338 p.

46. *Raju N.J., Gossel W., Ramanathan A., Sudhakar M.* Management of Water, Energy and Bio-resources in the Era of Climate Change. Emerging Issues and Challenges, 2015. 393 p. DOI:<https://doi.org/10.1007/978-3-319-05969-3>.
47. *The Mycota.* A comprehensive Treatise on Fungi as Experimental Systems for Basis and Applied Research. *Systematics and evolution.* 2001. Vol. 4. P. 258–362.
48. *Wrzesień M., Denisow B., Mamchur Z., Chuba M., Resler I., Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A.* Composition and structure of the flora in intra-urban railway areas Acta Agrobot: Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi. CAB International. Wallingford, 2008. 640 p.

## **ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

Популяція розглядається різними біологічними дисциплінами як власний об'єкт дослідження і вивчення. Генетики вивчають локальні особливості конкретної популяції. Фізіологи досліджують особливість еволюцій сухих чи зволжених місць зростання, також морфологію і анатомію організмів. Сьогодні популяція є об'єктом досліджень систематиків. Кожна популяція виконує певну функцію в біоценозі, водночас взаємодіючи із популяціями того ж виду, які перебувають за межами даного біоценозу. На стан і самодіяльність популяції значною мірою впливають не лише ті явища, які відбуваються всередині даної популяції, але і в сусідніх популяціях також, що вимагає нових знань і досліджень [6].

### **3.1. ВИЗНАЧЕННЯ, ОСНОВНІ ПОНЯТТЯ, ІСТОРІЯ ВИНИКНЕННЯ ТА ОСНОВНІ ВІХИ ДОСЛІДЖЕННЯ ПОПУЛЯЦІЇ**

Поняття «популяція» досить давнє і походить від латинського *populus* – народ. Хоча давно зрозуміло, що популяції – це існуючі структури і одиниці виду. В науці існують різні підходи до її вивчення – екологічний, генетичний та ін. І тому різні автори, намагалися дати найбільш повне і загальне визначення, що стосувалось би всіх типів популяцій [3].

Деякі визначення терміну «популяція», запропоновані різними авторами:

1) **Популяція** – сукупність особин одного виду, що мають спільний генофонд і займають спільну територію (Гіляров А. М.).

2) **Популяція** – група особин, що пов'язані між собою родинними та шлюбними зв'язками (Айала Ф.).

3) **Популяція** – група організмів певного виду, що заселяють певну територію і розмножуються ізольовано від інших груп особин того ж виду (Тоцький В. М.).

4) **Популяція** – група організмів певного виду, що здатні вільно обмінюватись генетичною інформацією (Ч. Лі).

5) **Популяція** – сукупність особин, що протягом багатьох поколінь займають певний ареал, у середині якого в тій чи іншій

Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

---

мірі здійснюється панміксія і якій притаманним певний рівень ізоляції (Свірежев Ю., Пасєков В.).

Вчення про популяцію як наукова концепція зародилось ще наприкінці XVIII ст. на основі демографічних досліджень. Першою теорією популяції було вчення **Томаса Роберта Мальтуса** (1788–1834) – перший з науковців спробував створити математичну модель популяцій. Він зауважив, що чисельність популяції зростає в геометричній прогресії, тоді як ресурси, що забезпечують популяцію, обмежені. Наслідком цього є певні катастрофічні процеси, в результаті яких відбувається різке скорочення чисельності популяції. Хоча вчення Мальтуса було доволі поверхневим і не враховувало такі явища і процеси як гомеостаз популяцій, без нього навряд чи можна було очікувати появу вчення Чарльза Дарвіна, теорії Генрі Чарльза Флемінга Дженкіна (1833–1985), на які вчення Мальтуса справило серйозний вплив. Однак як наука популяційна біологія почала формуватись тільки після перевідкриття законів Менделя. Сам термін «популяція» запропонував **Вільгельм Людвіг Йогансен** у 1903 році. Він під популяцією розумів неоднорідну в генетичному відношенні групу особин (на відміну від чистих ліній). На початку XX ст довгий час тривала дискусія між дарвіністами і морганістами з приводу мікроеволюційних процесів [2].

Тільки у 1930 р. С. С. Четвериков розробив синтез цих двох вчень, що лягло в основу синтетичної теорії еволюції. Цей синтез він здійснив у своїй праці *«Про деякі аспекти еволюційного процесу з точки зору сучасної генетики»*. У 1908 р. були опубліковані роботи Кастла, Гарді, Вайнберга, в яких були сформовані основні ідеї, що лягли в основу популяційної генетики. Пізніше сформувались дві різні течії, два різних підходи до вивчення проблем популяційної біології [22].

**I-й підхід** – «детерміністичний» – був розроблений у роботах Дж. Холдена, Р. Фішера. При цьому підході популяції вважаються достатньо великими, флуктуаціями фазових змінних нехтують і весь процес мікроеволюції в популяціях описується зміною середніх величин цих змінних у часі. Як фазові змінні використовуються концентрації або частоти як самих генів, так і



Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

---

деяких їх комбінацій у популяції. Моделі описують зміни цих концентрацій або частот під дією таких факторів, як добір, міграція, порушення панміксії та ін. Самі фактори задаються параметрами, що входять у праві частини диференціальних рівнянь моделей. Наприклад, коефіцієнти добору є параметрами, що задають тиск добору на різні генотипи. По суті, детерміністичні моделі є динамічними моделями, де популяція представлена деякою динамічною системою, поведінка якої як під дією різних зовнішніх сил, так і при зміні внутрішніх закономірностей функціонування системи описується траєкторією в фазовому просторі частот – одиничним симплексом, що розташований у позитивній ортанті.

**II-й підхід** – «стохастичний» – починається з робіт С. Райта. При цьому підході зміна частот генів або їх комбінацій у популяції розглядаються як марківський процес. Тут вже не потрібно уявлень про достатньо велику популяцію, і стохастичні моделі успішно застосовуються для аналізу генетичних процесів у малих популяціях (точніше, в популяціях кінцевої чисельності), де флуктуації за рахунок випадкової вибірки (так звані «генетично-автоматичні процеси» і «генетичний дрейф») можуть бути значними.

Ці два підходи відрізняються один від одного як за структурами моделей, так і за використаним математичним апаратом. Якщо в детерміністичному підході застосовуються якісна теорія інтегральних диференціальних рівнянь і теорія стійкості, то в стохастичному підході застосовуються методи теорії випадкових процесів (методи ланцюгів Маркова і дифузного наближення). Проблема співвідношення детерміністичного і флуктуаційного в еволюції є однією з основних проблем еволюційної теорії.

У 40–50-х рр. ХХ ст. існували дві конкуруючі моделі природних популяцій: класична і балансова.

**Класична модель.** Згідно з цією моделлю більшість локусів містить алелі так званого «дикого типу» з частотою, що дуже близька до одиниці, генетична мінливість популяцій мала, в генофонді популяцій є невелике число шкідливих алелів, що

**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

виникають у результаті мутацій і підтримуються природним добром на низькому рівні. Відповідно, типова особина гомозиготна по алелях дикого типу майже по всіх локусах і лише в деяких локусах може бути гетерозиготною по мутантному алелю і алелю дикого типу. «Нормальний» або ідеальний генотип особини гомозиготний по алелях дикого типу по всіх локусах. Еволюція відбувається завдяки тому, що час від часу в результаті мутацій з'являється якийсь вдалий алель, частота якого під дією природного добору зростає. Це призводить до того, що новий алель стає алелем дикого типу, повністю або частково витісняє старий алель дикого типу.

**Балансова модель.** Згідно з цією моделлю генетична мінливість популяцій дуже велика, не існує якогось одного алеля дикого типу. У багатьох, навіть у більшості локусів присутня низка алелів з різними частотами. Особини, що складають популяцію гетерозиготні по цих алелях в більшості локусів. При цьому якийсь «нормальний» чи «ідеальний» генотип відсутній. Популяція містить 21 сукупність багатьох генотипів, що відрізняються за багатьма локусами, і тим не менш, в більшості випадків пристосовуються до тих умов, з якими доводиться зіштовхуватись популяції. Еволюція є процесом одночасної зміни частот і типів алелів у багатьох локусах. Алелі діють не ізольовано один від одного, вплив того чи іншого алеля на адаптивність організму залежить від присутності чи відсутності в його генотипі інших генів. Набір алелей кожного локусу коадаптивний з набором алелів в інших локусах. Однак балансова модель теж визнає, що багато алелів безумовно шкідливі для їх власників. Ці шкідливі мутації елімінуються або підтримуються при низькій частоті шляхом добору, хоча грають лише другорядну роль в еволюції [14].

На сьогодні прийнято вважати, що в природних популяціях спостерігається велика генетична мінливість. Природні популяції поліморфні по переважній більшості локусів. Однак прямі докази цього факту були отримані лише у 60-х р. ХХ ст. Було виявлено, що мінливість у генетичних локусах набагато вища ніж морфологічна. Шляхом інбридингу було продемонстровано, що

Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

---

генотип практично кожної дрозофіли містить рецесивні алелі, які викликають в гомозиготі відхилення від нормального фенотипу.

У сучасній екології популяція розглядається як елементарна одиниця процесу мікроеволюції, що здатна реагувати на зміни середовища перебудовою свого генофонду. Про зміни, що відбуваються в генетичній структурі популяції, свідчить зміна частот і склад алелів, і тому для розпізнавання деяких використовують специфічні маркери (білки, ділянки ДНК та ін.). Для генетичної характеристики використовують поняття середньої пристосованості (адаптивності) і генетичного вантажу. Будь-яка популяція є, насамперед, генетичною системою [11].

**Популяція** – це мінімальна самовідтворююча група особин одного виду, що протягом еволюційно довгого часу населяє певний простір, утворює самостійну генетичну систему і формує власний екологічний гіперпростір.

### **3.2. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ ТА ОСНОВНІ ЇЇ ХАРАКТЕРИСТИКИ**

Відомо, що спадкова інформація зберігається в хромосомах у вигляді нуклеїнових кислот, молекули яких або їх окремі частини, названі генами, визначають спадкові ознаки. Сукупність усіх генів утворює генотип, а сукупність усіх особин, що зберігають і передають у спадок генетичну інформацію, формує генетичний фонд, або генофонд, популяції.

#### **Основні характеристики популяцій:**

1. **Чисельність популяції** – загальна кількість особин на відокремленій території;

2. **Густота (або щільність) популяції** – середня кількість особин на одиницю площі або обсягу зайнятого популяцією простору; крім того, щільність її визначають як масу членів популяції на одиницю простору;

3. **Народжуваність** – кількість нових особин, які з'явилися за одиницю часу в результаті розмноження;

4. **Смертність** – показник, який відображає кількість загиблих у популяції особин за визначений період часу;

Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

---

5. **Приріст популяції** – різниця між народжуваністю та смертністю; він може бути позитивним і від'ємним;

6. **Темп приросту** – середній приріст за одиницю часу. Подібно до відмінностей, що існують між окремими особинами, є відмінності й між популяціями, оскільки кожна популяція пристосована до умов тієї місцевості, в якій вона мешкає.

Завдяки властивості пристосування (адаптації) до умов навколишнього середовища популяція займає певне середовище існування за наявності відповідного клімату, поживних речовин і джерела енергії. Тому кожній популяції притаманна низка ознак, яких немає в окремих її видів. Такими відмінними ознаками є місце мешкання, яке за температурою, вологістю, харчовими ресурсами та іншими параметрами відповідає її потребам. Подібно до того як окремі особини не можуть існувати в природі поза популяцією, так і популяції не можуть існувати у певному місці відособлено від популяцій інших видів, тобто поза біогеоценозом. У межах одного біотопу кожен вид займає різні ділянки території, які забезпечують цьому виду біотичні й абіотичні умови, необхідні для існування популяції.

Розглянемо ґрунтове середовище і ґрунтові популяції мікробіоти (рис. 3.1). Взаємовідносини рослин із ризосферною мікробіотою мають характер роздільного симбіотрофізму, тобто вони є корисними і для рослин, і для мікроорганізмів. Мікроорганізми використовують виділення рослин як трофічний ресурс і, розмножуючись на коренях, впливають на живлення рослин [20].



Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

---

**Рис. 3.1. Ґрунтові популяції мікробіоти**

Рослини забезпечують угруповання мікроорганізмів середовищем проживання, яке поділяють на такі категорії, як ризосфера, філосфера та ендосфера.

**Ризосфера** – це вузька зона навколо кореня, пов'язана між собою кореневими ексудатами (білками та цукрами), диханням та біогеохімічними реакціями. Ризосфера характеризується великим мікробним різноманіттям, є ланкою між рослинами та ґрунтом. Ризосфера є середовищем, що містить до  $10^{11}$  мікробних клітин на 1 г маси коренів та до 30000 видів прокариотів [13].

Популяція мікроорганізмів ґрунту є однією із найскладніших, найрізноманітніших і найбільш поширених типів просторово-функціональної організації живих угруповань педосфери. Вони виконують важливі екологічні функції деструктора органічних речовин і одночасно є природним антагоністом ґрунтових патогенів. Під впливом корневих виділень рослин, екзометаболітів ризосферних мікроорганізмів у ґрунті формується складний комплекс біологічно активних сполук. Стимулююча дія ризосферних мікроорганізмів на ріст рослин пов'язана з активізацією асоціативної та симбіотичної азотфіксації, покращенням мінерального (зокрема азотного та фосфорного) живлення, накопиченням біологічного азоту.

Рослина і рослинні субстрати утворюють як відносну стабільність, так і динамічність середовища ґрунту. Склад корневих виділень і рослинні депозити змінюються не тільки циклічно, а й залежно від пори року. При цьому різне використання субстрату впливає не тільки на зміну видового складу мікроорганізмів ґрунту, але і на розвиток вегетативних клітин, проростання спор, ріст, розмноження й життєздатність окремих видів [18].

Структура рослинного мікробіому визначається біотичними та абіотичними факторами. Мікробіота ризосфери відрізняється високою специфічністю, навіть між різними сортами одного і того ж виду рослин [25].

Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

---

Кожен вид рослини має специфічний мікробіом ризосфери, залежний від наявного ґрунтового угруповання. Чисельність видів, що населяють ризосферу, перебуває в залежності від віку та фізіологічного стану рослин.

У процесі вегетації рослин та їх активного росту інертні рослинні залишки: ділянки коренів, кореневі фрагменти (волоски, чохлаки, епідермальні клітини тощо) та кореневі екsudати, включаючи неорганічні та органічні речовини, є важливими джерелами поживних речовин та енергії для мікроорганізмів [24].

Кореневі екsudати в зоні ризосфери можуть контролювати захворювання та грати важливу роль у кругообігу поживних речовин. Різні біоактивні сполуки, що виділяються коренями рослин у ґрунт ризосфери, виконують декілька функцій. Широкий спектр важливих органічних сполук, що виділяються коренями рослин у ризосфері, є джерелом поживних речовин для мікроорганізмів, що підвищують мікробну популяцію та активність ризосфери порівняно з ризопланою [27].

Активна секреція клітинами кореня різних речовин забезпечує поживними субстратами мікроорганізми, що утворюють з ним міцні асоціації як всередині кореневих тканин, так і на поверхні коренів (ризоплана), а також у ґрунті, безпосередньо навколо коренів (ризосфера) (рис. 3.2). Основну частину ризосферного мікробного угруповання становлять грам-негативні бактерії родів *Pseudomonas*, *Klebsiella*, *Enterobacter*. Мікроорганізми, що живуть у цій зоні, представлені видами, які інтенсивно продукують вітаміни, амінокислоти, гетероауксин і ферменти і тому позитивно впливають на розвиток організму рослини-господаря [28].

Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

---



**Рис. 3.2. Ризосферне мікробне угруповання**

В агроecosистемах мікробіота виступає одним із факторів ґрунотворного процесу. Родючість ґрунтів тісно пов'язана з діяльністю ґрунтових мікроорганізмів, оскільки мікробіота активно функціонує та формує верхній ґрунтовий горизонт, в якому зосереджений найбільший запас органічних форм поживних елементів [9]. У працях українських науковців Kurdysh I.K., Volkogon V.V., Iutynska G.O. (Kurdysh I.K., 2009; Volkogon V.V., 2018; Iutynska G.O., 2006) викладено теоретичні основи формування структури і функціонуванню мікробних ценозів ґрунту [1]. Ґрунтова мікробіота є одним із найважливіших чинників, що визначає процеси формування та біологічні властивості ґрунту, і є складною мікробіологічною системою, за даними Патики В. П. [17], вміст мікроорганізмів в 1 г ґрунту становить мільярди клітин, що характеризується надзвичайно високою різноманітністю видового складу. А от на думку Demirel [16], ґрунтові мікроскопічні гриби в більшості є суворими аеробами, що заселяють верхні шари ґрунту (від 0 до 20 см), де їх чисельність може коливатися в досить широких межах (від 50 до 350 і вище КУО тис/г ґрунту). В шарах нижче 20 см кількість грибів знижується на 40–60%, що зумовлено не тільки недостатністю аерації, але і низьким умістом органічних речовин [10; 21].

Мікробні угруповання значною мірою визначають родючість ґрунту, а також ріст і розвиток сільськогосподарських рослин, беручи участь у таких важливих процесах, як трансформування

Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

---

рослинних решток та формування гумусу, забезпечення рослинного організму поживними речовинами [26]. Тому, наявність у ґрунтових екосистемах найрізноманітніших груп мікроорганізмів, які відрізняються за біологічною та біохімічною специфічністю, зумовлює їх важливу роль у ґрунтових процесах [29].

Найнебезпечніші захворювання сільськогосподарських рослин пов'язані саме зі змінами ґрунтової мікробіоти на яку впливають не лише технології вирощування, ґрунтово-кліматичні умови, а і кореневі виділення рослин. Кореневі виділення є харчовим субстратом для інших компонентів біоценозу ґрунту, передусім, для мікроорганізмів, які інтенсивно розмножуються у кореневій зоні рослин, особливо в тій частині, яка безпосередньо прилягає до поверхні коріння у радіусі від нього не більше 2 мм, – ризосфері [15]. До складу корневих виділень входять вуглеводи, органічні кислоти, амінокислоти, пептиди, алкалоїди, глюкозиди, вітаміни, речовини фенольної природи тощо. Серед органічних кислот виділено яблучну, бурштинову, винну, лимонну, фумарову, щавлеву та інші кислоти. Кореневі виділення, у свою чергу, є харчовим субстратом для інших компонентів біоценозу ґрунту, зокрема, грибів-мікроміцетів, які інтенсивно розмножуються в кореневій зоні рослин [5; 21]. Ризосфера рослин є динамічним середовищем, у якому діє багато факторів, що визначають структуру і склад мікроорганізмів, які колонізують ризосферу рослин [12; 4]. У зв'язку з цим їх можна використовувати для оцінювання ступеня і характеру забруднення ґрунтового середовища.

### **3.3. ДИНАМІКА, ЧИСЕЛЬНІСТЬ ТА ЩІЛЬНІСТЬ ПОПУЛЯЦІЇ МІКРООРГАНІЗМІВ**

Чисельність популяцій у біосфері сильно змінюється як у часі, так і в просторі, залежить від умов місця проживання і дій людини. Вона коливається від декількох десятків до десятків тисяч особин (у мікроорганізмів до мільярдів особин).

**Чисельність популяції** – одна з її найважливіших характеристик, що дає змогу екологам судити про ступінь



Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

---

сприятливості умов існування як для самої популяції, так і для біогеоценозу загалом.

**Щільність популяції** – це її чисельність, віднесена до одиниці займаного нею простору, або середнє число особин на одиницю площі (об'єму). Чисельність популяції може зростати з двох причин: в результаті міграції із сусідніх популяцій або за рахунок розмноження. Зменшення чисельності популяції може відбуватися також з двох причин: у результаті смертності або міграції особин в інші сусідні популяції. Смертність означає вірогідність смерті й визначається як частка (у відсотках) померлих особин до загального їх числа в популяції [7].

Статичні і динамічні показники популяції – характеризують стан популяції на даний момент часу.

**Дисперсія популяції** – це обмін особинами з сусідніми популяціями або заселення нових територій. Теоретично будь-яка популяція здатна до необмеженого зростання чисельності, якщо відсутні лімітуючі чинники. В такому випадку швидкість зростання популяції залежить від біотичного потенціалу виду.

*Наприклад*, бактерії діляться кожні 20 хв упродовж 36 год. Однак, у природних умовах ріст чисельності популяції лімітується екологічними чинниками.

**Чисельність популяції регулюється екологічними чинниками:**

- вплив абіотичних чинників;
- біотичні чинники;
- поява великої кількості хижаків або паразитів;
- дефіцит харчового ресурсу.

У регуляції чисельності популяції важлива роль належить живленню.

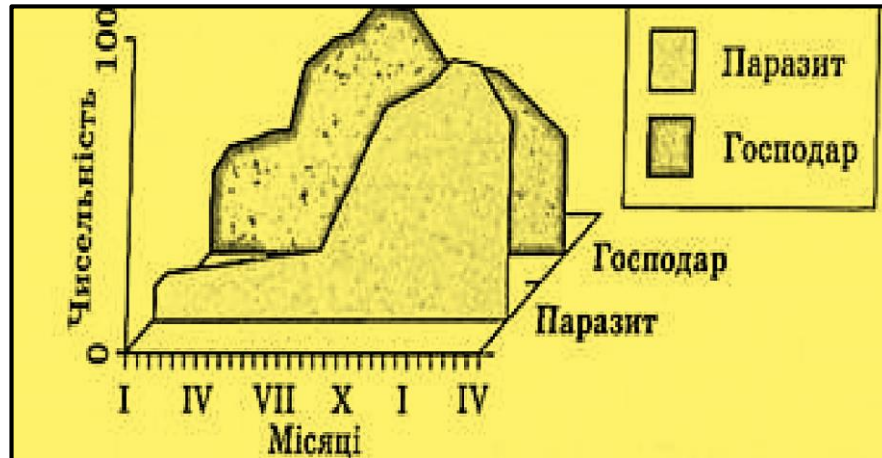
Вплив антропогенних чинників знижує резистентність мікроорганізмів, в результаті чого їх чисельність зростає, однак при високому ступені забруднення чисельність мікроорганізмів знижується. Сукупність лімітуючих чинників, що сприяють зниженню чисельності популяції називають **опірністю середовища**.

Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

**Гомеостаз популяції** – це підтримання певної чисельності особин, що залежить від опірності системи, біотичного потенціалу та інших чинників.

Часові коливання чисельності популяції:

- **періодичні** (коливання з періодом декілька років; сезонні коливання) (рис. 3.3.);



**Рис. 3.3. Сезонні коливання чисельності популяції**

- **неперіодичні** – носять непередбачуваний характер і пов'язані зі спалахами чисельності популяції.

Найчастіше непередбачувані коливання чисельності популяції відмічають в тих випадках, коли вид вселяється (інтродукується) на нову територію, де є невикористані ресурси та відсутні негативні взаємодії.

Зазвичай регуляція чисельності видів у природних умовах забезпечується множинними типами зв'язків.

Під впливом біотичних факторів відбувається регуляція чисельності та щільності популяції. Водночас, залежно від рівня чисельності популяції регулюючі механізми принципово різні (рис. 3.4).

Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**



**Рис. 3.4. Механізм біотичного регулювання чисельності популяції**

**1. Функціональна реакція** характерна для неспеціалізованих хижаків (хижаки-поліфаги) і базується на здатності змінювати свою активність за зміни (переважно зниженні) чисельності жертви.

**2. Чисельна реакція** – явище притаманне спеціалізованим хижакам (хижаки-олігофаги) — у випадку зростання чисельності жертви вони впливають на неї регулююче в ширшому діапазоні, ніж поліфаги.

**3. Епіфітотії** виникають при досягненні популяції жертви настільки високої чисельності, що виходить за межі впливу хижаків. Наприклад, хвороби, спричинені мікроорганізмами або паразитами в популяції рослинного організму [8].

**Динамічні показники популяції** відображають процеси, що протікають у ній за певний проміжок часу:

**1. Народжуваність** визначають як кількість нових особин за певний проміжок часу на одну особину:

• **фізіологічна (максимальна)** – це максимально реалізована можливість народження за відсутності лімітуючих чинників;

• **екологічна (реалізована)** – дійсна народжуваність за конкурентних умов.

**2. Смертність** – кількість померлих особин за певний проміжок часу:

Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

---

- мінімальна (фізіологічна) – це мінімально можлива величина смертності за відсутності конкурентних умов;
- реалізована (реалізована) – реальна величина смертності.

**Розрізняють три типи смертності:**

I тип – однакова на всіх стадіях життя і зустрічається вкрай рідко;

II тип – підвищена смертність за короткий період часу;

III тип – висока у кінці життєвого циклу.

**3. Тривалість життя** – це період існування особини від народження до смерті. Розрізняють тривалість життя:

- фізіологічну, яка залежить від генетичних можливостей організму, тобто за теоретичного виключення впливу на популяцію лімітуючих чинників;
- екологічну – це тривалість життя, яка можлива в реальних умовах середовища, тобто за впливу сприятливих та несприятливих чинників.

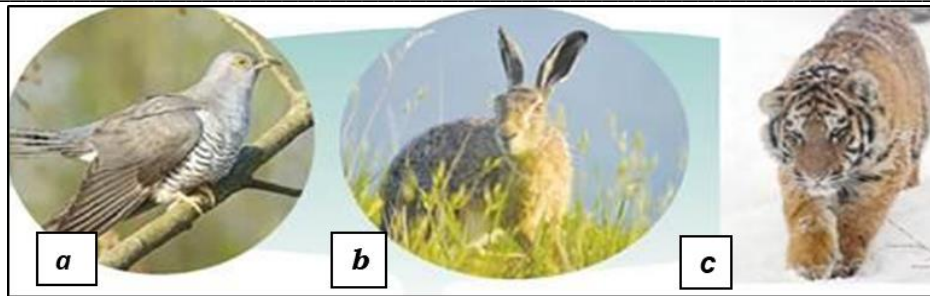
**4. Темп (швидкість) росту популяції** – це зміна чисельності популяції за одиницю часу. Швидкість росту популяції може бути позитивною, нульовою та негативною, залежно від народжуваності, смертності й міграції, а також пов'язана зі щільністю популяції (статичним показником) [2].

### **3.4. МІГРАЦІЇ ПОПУЛЯЦІЙ, ТИПИ ЖИТТЄВИХ СТРАТЕГІЙ**

Кожна популяція особин займає певний простір, який забезпечує засобами існування лише певну кількість особин. Розміщення особин у популяції може бути таким: випадковим (організми не намагаються об'єднатися у групи); рівномірним; нерівномірним (груповим). З урахуванням цього основними формами організації популяції тварин є такі:

**1. Поодинокий спосіб життя**, коли окремі особини існують практично незалежно одна від одної, лише на короткий період формуються репродуктивні пари (рис. 3.5).

## ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ



**Рис. 3.5. Тварини, які ведуть поодинокий спосіб життя: а – зозуля звичайна; b – заєць сірий; c – тигр амурський**

**2. Сімейний спосіб життя** властивий тваринам, у яких партнери, що беруть участь у розмноженні, утворюють пари на тривалий період. Вони не лише утворюються на період спарювання, але й зберігаються під час виведення, вигодовування та виховання молоді. У птахів відомі види (рис. 3.6), які схильні до збереження сімейних пар на все життя. При сімейному способі життя тварини, як правило, намагаються контролювати територію свого помешкання.



**Рис. 3.6. Птахи, які ведуть сімейний спосіб життя**

**3. Зграйний спосіб життя** полягає в об'єднанні тварин у групи чисельністю в декілька десятків або сотень особин. Зграї, як правило, існують цілорічно – на період розмноження особин можуть розбиватися на сімейні пари. У перелітних птахів зграї формуються на період міграцій. Зграї мають великі переваги в здобуванні їжі (вовки) або захисті від ворогів (копитні). Структура зграй може бути різною: іноді в них всі тварини рівноправні (риби), але частіше в зграї є лідер та складна ієрархія підпорядкування особин (рис. 3.7). Ієрархічна організація дає великі переваги, оскільки забезпечує спокійне існування тварин без зайвих витрат енергії. Ранг у зграї визначається зазвичай

Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

тільки один раз. Після його встановлення сутички між тваринами припиняються. Інформація про ранг повідомляється партнерам у зграї особливими сигналами або особливим типом поведінки. Ієрархія забезпечує відповідальність поведінки тварин зграї та збільшує шанси виживання всіх особин.



**Рис. 3.7. Тварини, які ведуть зграйний спосіб життя**

**4. Стадо.** Як найбільш стійку форму існування груп особин виділяють стадо. У стаді здійснюються всі функції популяції: пошук корму, розмноження, охорона та вирощування молоді. Розміри стада залежать від наявності корму. Для стада особливо характерна ієрархічна структура та наявність лідера. Лідер — це тварина, яка найбільш пристосована до даних умов існування, здатна до швидкого вироблення умовних рефлексів. У стаді зубрів лідером є найбільш сильний та досвідчений самець, а в стаді північних оленів лідирує група найбільш досвідчених самок (рис. 3.8).

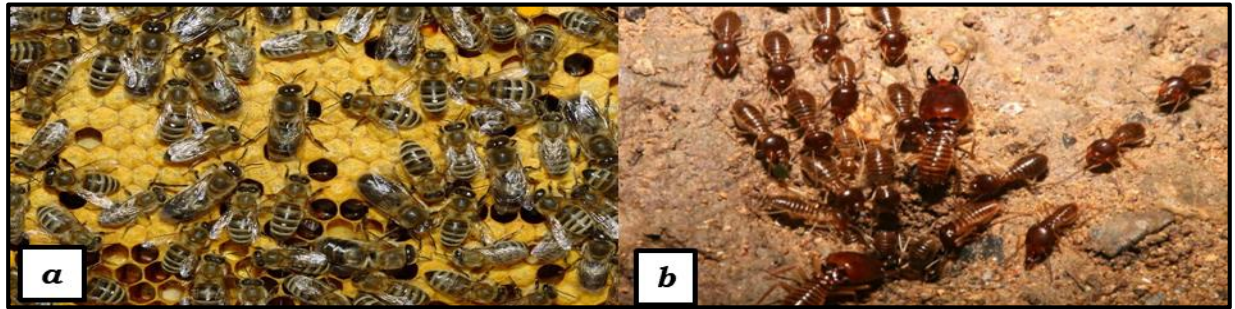


**Рис. 3.8. Тварини, які ведуть стадний спосіб життя**

**5. Колонії** – групові поселення тварин різного віку та статі. Такі колонії можуть бути постійними або виникати на період

Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

розмноження. Колоніальний спосіб життя полегшує захист від ворогів. Особливо характерні поселення деяких видів птахів та гризунів. Складну організацію мають колонії таких комах, як мурахи, бджоли та терміти.



**Рис. 3.9. Комахи, які ведуть колоніальний спосіб життя  
a – бджоли; b - терміти**

**6. Прайдами** живуть леви. Окремий прайд включає одного самця, двох-трьох самиць та декілька особин молодняка. Організація популяції у вигляді колонії, прайда, зграї або стада дає певні переваги: полегшується пошук корму, забезпечується захист від ворогів, у риб та птахів менше енергії витрачається на переміщення у просторі, оскільки основну роботу здолання опору води чи повітря виконують більш сильні тварини, що рухаються попереду зграї (рис.3.10).



**Рис. 3.10. Спосіб життя – прайдами**

У багатьох видів тварин наявне намагання жити на одній, освоєній колись території. Воно отримало спеціальну назву – **хомінг** (від англ. *home* – дім). Хомінг дуже корисний для тварин, він дозволяє притримуватися тієї території, яка їм добре відома та де вони легко знаходять їжу й укриття. Власна територія контролюється тваринами, особини свого виду на неї не

Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

допускаються й активно виганяються. Тут спрацьовує ціла система міток або звукових сигналів. Як мітки найчастіше використовуються пахучі виділення. В антилоп такий пахучий секрет виділяється біля краю ока, у сарн – біля основи рогів. Кішки та собаки мітять свою територію сечею. Ведмеді та інші тварини обдирають кору на деревах, що ростуть на межі їхньої території. У птахів контроль території здійснюється за рахунок звукових сигналів.

Популяції значно відрізняються за параметрами народжуваності й смертності, характером росту чисельності та кривими виживання. Не можна чітко встановити, що такий чи інший варіант відображає більшу чи меншу пристосованість популяції до умов довкілля. Різні варіанти динамічних параметрів популяції мають певні переваги за особливих обставин. Такі варіанти отримали назву «**життєві стратегії популяцій**».

Аналізуючи динаміку чисельності популяцій, Р. Макартур та Е. Вілсон у 1967 р. виділили дві протилежні стратегії існування популяцій, які отримали умовні назви *r*- та *K*-стратегії. Назви цих стратегій походять від коефіцієнта *r* логістичного рівняння – швидкості росту чисельності популяції або біотичного потенціалу; та *K* – ємкості середовища.

За цією теорією *r*-стратегіи характеризуються бурхливим темпом розмноження, швидким досягненням статевої зрілості, коротким життєвим циклом, здатністю до швидкого поширення в нових біотопах, а також здатністю до переживання несприятливих періодів у стані спокою. Ця стратегія характерна для більшості комах та однорічних рослин. *K*-стратегіи мають низький темп розмноження, але характеризуються тривалим терміном життя. Їм властива підвищена захищеність від хижаків, різні форми турботи про нащадків. Ця стратегія характерна для великих ссавців, деревних рослин. Якщо, проаналізувати основні популяційні параметри *r*- та *K*- життєвих стратегій, то можна побачити кардинальні відмінності (табл. 3.1).

**Таблиця 3.1. Характеристика життєвих стратегій популяції**

<b>Показники</b>	<b><i>r</i>-стратегія</b>	<b><i>K</i>- стратегія</b>
------------------	---------------------------	----------------------------



Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
 ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

Чисельність	Дуже мінлива, може бути ближче до <i>K</i> -	Близька до <i>K</i> -
Смертність	Катастрофічна	Невелика
Розмір популяції	Мінлива у часі	Відносно постійна
Конкуренція	Слабка	Гостра
Онтогенетичні особливості	Швидкий розвиток, невеликі розміри, моноциклічність, велика плодючість, короткий термін існування	Повільний розвиток, пізні розмноження, великі розміри, поліциклічність, незначна кількість нащадків, довго існуючі
Здатність до розселення	Пристосування до швидкого поширення	Повільне розселення

У жодному разі не можна стверджувати про переваги однієї стратегії над іншою, оскільки в різних екосистемах перевагу мають організми з різними стратегіями. При швидких змінах параметрів навколишнього середовища, порушенні його стабільності – більшу перевагу отримують *r*-стратегіи. В стабільних умовах краще пристосованими виявляються *K*-стратегіи. При цьому слід пам'ятати, що поділ організмів на *r*- та *K*-стратегів є умовним, оскільки певні параметри, можуть характеризуватися проміжним станом. Окремі популяції одного виду можуть за різних умов переходити від однієї життєвої стратегії, до реалізації іншої. Саме тому запропоновано інші варіанти класифікацій життєвих стратегій популяцій.

Пізніше Р. Уїттекер (1975) зробив висновок, що поділ живих організмів за двома типами стратегії не завжди правильний. Багато видів із різних місцезростань мають ознаки, за якими їх неможливо зачислити до якогось одного з двох типів стратегії. Отже, Р. Уїттекер уперше звернув увагу на те, що дуже важко однозначно стверджувати належність організмів лише до *r*- або *K*-стратегій. Для вирішення цієї проблеми він запропонував третій тип – *L*-стратегію.

За основу своєї системи стратегій Р. Уїттекер узяв закономірності коливань чисельності особин між двома рівнями:

*S* – верхнім, який відповідає максимальній щільності особин, і *L* – нижнім, якому властива така чисельність, яка не забезпечує виживання групи особин, хоча періодично може раптово

Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

---

збільшуватися. У видів  $r$ -стратегії чисельність особин коливається між  $S$ - і  $L$ -рівнями; чисельність  $K$ - і  $L$ -стратегів здебільшого знаходиться в межах  $S$ - і  $L$ -рівнів, відповідно. У групі  $L$ -стратегів природний добір спрямований на вдосконалення механізмів, які дають змогу їм витримувати несприятливі умови середовища [23].

Стратегію можна розглядати як комплекс пристосувань, спрямованих на виживання та відновлення організмів. Б.М. Міркін (1985) вважає, що стратегія визначає тріаду виживання: здатність популяції протистояти конкуренції, захоплювати той чи інший об'єм гіперпростору, переживати зумовлені біотичними та абіотичними чинниками стреси й відновлюватися після порушень. На думку Дж. Грайма і Ю.Є. Романовського стратегія зумовлена двома групами чинників – стресом і порушеннями. Стрес обмежує чисельність особин і продуктивність видів через ліміт ресурсів або вплив субоптимальних фізичних чинників; порушення пов'язані з відчуженням біомаси популяцій споживачами або зростанням смертності внаслідок дії екстремальних чинників. Уважають, що за сильного стресу та сильних порушень жоден вид не може існувати. Допускають три типи комбінації чинників, за яких види можуть існувати:

- **сильний стрес** – слабкі порушення;
- **слабкий стрес** – сильні порушення;
- **слабкий стрес** – слабкі порушення.

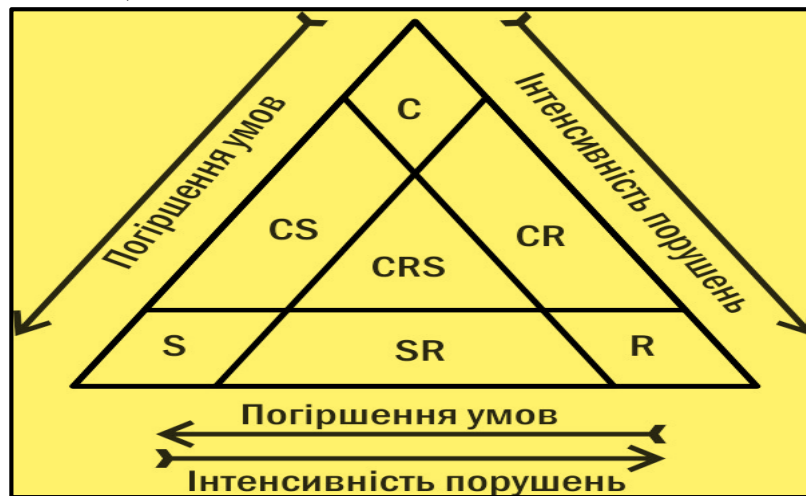
Ці три комбінації чинників і зумовлюють, відповідно, три типи стратегій. У розумінні типів стратегії Р. Уїттекера перша група комбінацій чинників призводить до формування  $L$ -стратегів, друга – до формування  $r$ -стратегів, третя – до формування  $K$ -стратегів.

Децю іншою є класифікація життєвих стратегій ботаніка Л.Г. Раменського (1938), який запропонував розрізняти три основні типи рослин, названі ним віолентами, пацієнтами і експлерентами. У 1979 р. британський еколог Філіп Грайм незалежно від Раменського запропонував поділ видів на

## ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ

competitive (конкурентів), stress tolerant (стійких) та ruderal (види порушених екосистем) [19].

Схематично систему Раменського-Грайма можна зобразити у вигляді рівностороннього трикутника, вершини якого зайняті крайніми типами (віоленти, пацієнти, експлеренти). Відносна наближеність до певної вершини (пацієнтної, експлерентної та віолентної) буде характеристикою життєвих стратегій даної популяції (рис. 3.11).



**Рис. 3.11. Класифікація життєвих стратегій рослин**

➤ **Тип C** (*competitor*, конкурент), **віолент** по Раменському; витрачає більшу частину енергії на підтримання життя дорослих організмів, домінує у стійких спільнотах. Серед рослин до цього типу найчастіше відносяться дерева, чагарники чи потужні трави (наприклад, дуб, очерет).

➤ **Тип S** (*stress-tolerant*, стрес-толерант); **пацієнт** по Раменському; завдяки спеціальним адаптаціям виносить несприятливі умови; використовує ресурси там, де з ним за них майже ніхто не конкурує. Зазвичай це повільно зростаючі організми (наприклад, сфагнум, лишайники).

➤ **Тип R** (від лат. *rudaris*, рудерал), **експлерент** по Раменському; заміщає віолентів у зруйнованих спільнотах чи використовує тимчасово не затребувані іншими видами ресурси. Серед рослин це однорічні або дворічні, які виробляють безліч насіння. Таке насіння утворює банк насіння в ґрунті або здатне ефективно поширюватися на значну відстань (наприклад,

Розділ 3.  
**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

---

кульбаба, іван-чай). Це дає змогу таким рослинам чекати на момент вивільнення ресурсів або вчасно захоплювати вільні ділянки. Багато видів здатні поєднувати різні типи стратегій.

Сосна належить до категорії *CS*, оскільки вона добре росте на бідних піщаних ґрунтах. Кропива – *CR*-стратег, бо вона домінує на порушених місцеперебуваннях. Стратегія виду може бути пластичною. Черешчастий дуб – віолент у зоні широколистяних лісів та пацієнт у південному степу. Японська технологія бонсай (вирощування карликових дерев у горщиках) може бути представлена як спосіб перетворення віолентів на пацієнти.

Порівнюючі стратегії за Мак-Артуром-Вілсоном і за Раменським-Граймом зрозуміло, що *r*-стратегам відповідають організми *r*-типу, експлеренти, а *K*-стратегам відповідають не лише організми *S*-типу, віоленти, а й ті, хто належать до *S*-типу, пацієнтів. Віоленти максимізують свою конкурентоспроможність (і ємність середовища) в умовах гострої конкуренції за сприятливі для споживання ресурси, а пацієнти – в умовах утрудненого споживання ресурсів. Іншими словами, у завданнях, які вирішує дуб, що конкурує за світло в умовах густого лісу, і папороть, що виживає при тьмяному освітленні в глибині печери, є багато спільного: необхідність оптимізувати споживання ресурсу, вдосконалювати індивідуальну пристосованість особини.

У більшості випадків життєва стратегія виду є його біологічною характеристикою. Проте, ступінь прояву окремих ознак таких стратегій відображає екологічну нішу виду в конкретному угрупованні. Тому пластичні види в різних угрупованнях можуть реалізовувати різні життєві стратегії.

### **ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ**



1. На чому базується Концепція фітосанітарної оптимізації агроєкосистем?
2. Назвіть найважливіший показник популяційної біології та охарактеризуйте його.
3. Які головні екологічні характеристики популяції?
4. Охарактеризуйте поняття щільність та чисельність популяції?

**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

---

5. Поясніть термін «життєві стратегії популяцій».
6. Назвіть класифікацію життєвих стратегій у рослин.
7. Які типи коливання чисельності популяції розрізняють?

**ЛІТЕРАТУРА ДО РОЗДІЛУ 3**

1. *Андреюк К.І., Іутинська Г.О., Антипчук А.Ф.* Основи екології ґрунтових мікроорганізмів. Наукова думка. Київ, 1992. С. 223.
2. *Волошина Н.О.* Загальна екологія та неоекологія: Навчальний посібник. НПУ імені М.П. Драгоманова. Київ, 2015. С. 335.
3. *Дідух Я.П.* Популяційна екологія. Фітосоціоцентр. Київ, 1998. С. 91.
4. *Корнійчук М.С.* Методи контролю фітосанітарного стану польових культур. Збірник наукових праць Національного наукового центру "Інститут землеробства НААН". Київ, 2015. Вип. 2. С. 152–163.
5. *Курдиш І.К.* Роль мікроорганізмів у відтворенні родючості ґрунту. *Сільськогосподарська мікробіологія*. Чернігів, 2009. С. 7–32. DOI: <https://doi.org/10.35868/1997-3004.9.7-32>
6. *Кучерявський В. П.* Екологія. Світ. Львів, 2001. С. 500.
7. *Лаврик В.І.* Методи математичного моделювання в екології. КМ Академія. Київ, 2002. С. 203.
8. *Мусієнко М.М., Серебряков В.В., Брайон О.В.* Екологія. Охорона природи: Словник-довідник. Товариство „Знання” КОО. Київ, 2002. С. 550.
9. *Патика Н.В., Патика В.Ф.* Сучасні проблеми біорізноманіття. *Корми і кормовиробництво*. Вінниця, 2013. Вип. 76. С. 10–109.
10. *Полянська Л.М., Суханова Н.І., Чакмязян К.В.* Особливості зміни структури мікробної біомаси ґрунтів в умовах покладу. *Ґрунтознавство*. Київ, 2012. № 7. С. 792–798.
11. *Юрчак Л.Д.* Аспекти взаємодії ароматичних рослин і мікроорганізмів в агрофітоценозах X з'їзд товариства мікробіологів України: тези доп. Астропринт. Одеса, 2004. С. 316.
12. *Banerjee S., Kirkby C.A., Schmutter D., Bissett A., Kirkegaard J.A., Richardson A.E.* Network analysis reveals functional redundancy

**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

and keystone taxa amongst bacterial and fungal communities during organic matter decomposition in an arable soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016. Vol. 97. P. 188–198. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.03.017>

13. Berendsen R.L., Pieterse C.M., Bakker P.A. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends Plant Sci.* 2012. P. 478–486. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>

14. Butt M., Jackson C., Magan N. Introduction of fungal biological control agents: progress, problems and potential. *Pestic. Outlook*, 2000. Vol. 11. P. 186–191.

15. Davey M.E., O'Toole G.A. Microbial biofilms: from ecology to molecular genetics. *Microbiology and molecular biology reviews: MMBR*, 2001. Vol. 64(4). P. 847–867. DOI: <https://doi.org/10.1128/membr.64.4.847-867.2000>

16. Demirel R., Lilhan S., Asan A. Microfungi in cultivated fields in Eskişehir province (Turkey). *Basic Microbiol.* 2005. Vol. 45. P. 279–293.

17. Demyanyuk O.S., Patyka V.P., Sherstoboeva O.V., Bunas A.A. Formation of the structure of microbiocenoses of soils of agroecosystems depending on trophic and hydrothermal factors. *Biosystems Diversity*, 2018. Vol. 26(2). P. 103–110. DOI: <https://doi.org/10.15421/011816>

18. Egamberdieva D., Kamilova F., Validov S. High incidence of plant growth-stimulating bacteria associated with the rhizosphere of wheat grown on salinized soil in Uzbekistan. *Environ Microbiol.* 2018. No 10(1). P. 1–9. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01424.x>

19. Grime J.P., Pierce S. *The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems*. Wiley-Blackwell, 2012. ISBN 0-470-67481-4

20. Hadar Y.K., Papadopoulou K. Suppressive Composts: Microbial Ecology Links Between Abiotic Environments and Healthy Plants. *Annual Review of Phytopathology*, 2012. Vol. 50. P. 133–153. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-081211-172914>

**ПІДХОДИ, КРИТЕРІЇ, СТРУКТУРА, ОРГАНІЗАЦІЯ  
ПОПУЛЯЦІЙ ТА СПОСОБИ ЇХ ФОРМУВАННЯ**

- 
21. *Hamp S.A., Sorenson W.G., Rice E.L.* Comparison of soil microfungi of two grassland areas in central Oklahoma *Proc. Olda. Acad*, 2001. № 42. P. 41–44.
22. *John M.W., Lumsden R.D.* Commercial use of fungi as plant disease biological control agents: Status and prospects, biocontrol agents progress, problems and potential, 2001. P. 401.
23. *Kirschbom M.U.* The temperature dependence of organic-matter decomposition is still a topic of debate. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006. Vol. 38(9). P. 2510–2518. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.01.030>
24. *Mendes R., Garbeva P., Raaijmakers J.M.* The rhizosphere microbiome: Significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS. Microbiol Rev*, 2013. Vol. 37(5). P. 634–663. DOI: <https://doi.org/10.1111/1574-6976.12028>
25. *Nannipieri P.J., Ascher J., Ceccherini M.T., Landi L., Pietramellara G., Renella G.* Microbial diversity and soil functions. *European Journal of Soil Science*, 2003. P. 655–670. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1351-0754.2003.0556.x>
26. *Pandey S.N.* Diversity, functions, and stress responses of soil microorganisms. Plant microbiome: Stress response. *Microorganisms for Sustainability*, 2018. Vol. 5. P. 1–19. DOI: [http://doi.org/10.1007/978-981-10-5514-0\\_1](http://doi.org/10.1007/978-981-10-5514-0_1)
27. *Paul E.A.* Soil microbiology, ecology and biochemistry. Academic Press. New York, 2007. P. 514.
28. *Srivastava V., Kumar K.* Biodiversity of mycoflora in rhizosphere and rhizoplane of some Indian. Herbs Biological Forum. *An International Journal*, 2013. P. 123 –125. DOI: <https://doi.org/10.34293/sijash.v8iS1-Feb.3928>
29. *Yang C.H., Crowley D.E.* Rhizosphere microbial community structure in relation to root location and plant iron nutritional status. *Applied and environmental microbiology*, 2000. Vol. 66(1). P. 345–351. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.66.1.345-351.2000>

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

Регуляція чисельності особин популяції здійснюється в межах тієї екосистеми, в яку вона входить. У простих за своєю структурою екосистемах, які піддаються впливу незвичайних або нерегульованих зовнішніх факторів, чисельність популяції залежить від погодних умов, стихійних явищ, забруднення середовища. В екосистемах зі складною структурою регуляція здійснюється за рахунок біологічних чинників і біоценотичних зв'язків [21].

Щільність популяції зазвичай має певний оптимум. При будь-якому відхиленні чисельності від цього оптимуму починають спрацьовувати механізми її внутріпопуляційної регуляції. Регуляція чисельності популяцій у різних видів здійснюється по-різному і в кожній з них певним шляхом встановлюється оптимум щільності. Зростання будь-якої популяції супроводжується зменшенням розмірів особин іншої популяції, зниженням їхньої плодючості, підвищенням смертності [7; 8].

Тенденція живих систем, зокрема і популяцій підтримувати внутрішню стабільність за допомогою власних регулюючих механізмів, що називається *гомеостазом*, а коливання чисельності популяцій – динамічною рівновагою. Всі біологічні системи характеризуються більшою чи меншою здатністю до саморегуляції (Г. Н. Шмальгаузен). Саморегулювання популяції здійснюється діючими в природі двома взаємно врівноваженими буферними силами. Це, з одного боку, властива організмам здатність до розмноження, з іншого, – залежні від щільності популяції реакції, що обмежують відтворення [15].

#### **4.1. ЕКСПОНЕНЦІЙНЕ ТА ЛОГІСТИЧНЕ ЗРОСТАННЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ. ПОЛІМОРФІЗМ ПОПУЛЯЦІЙ**

*«У 1536 р. іспанський аделантадо Педро де Мендоза, закладаючи місто Буенос-Айрес, привіз в аргентинські пампи 20 корів і 72 коней. Через три роки поселення було спалено дотла індіанцями, й іспанці його покинули. Коні та корови лишилися виживати самотужки. Вони розмножились у пампах, і безпосередньо до 1700 р. чисельність популяції корів та популяції коней досягли мільйона голів кожна. Іспанські мореплавці XVI і*



Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

*XVII ст. систематично завозили на океанічні острови кіз, щоб забезпечити собі прожиток на випадок аварії корабля. Один такий мандрівник, Хуан Фернандес, завіз пару кіз на острови Тихого океану поблизу узбережжя Чилі, — острова, які потім були названі його ім'ям. У 1704 р., коли Олександр Селкірк (послужив Даніелю Дефо прототипом Робінзона Крузо) був залишений на цих островах капітаном його корабля, чисельність стада кіз, яким дала початок ця пара, перевищувала 10 000, і стадо існує й досі» (О. Солбріг, Д. Солбріг, 1982) [20].*

Ймовірно, вперше проблема опису популяційного зростання поставлена у «Трактаті про рахунок» («Liber abaci») італійського вченого Леонардо Фібоначчі, датованому 1202 р. У книзі наводиться зібрання арифметичних та алгебраїчних завдань. Одне з них розглядає динаміку розмноження кроликів: «Хтось вирощує кролів у просторі, з усіх боків піднесеному високим муром. Скільки пар кроликів народжується в один рік від однієї пари, якщо через місяць пара кроликів дає життя іншій парі, а народжують кролики починаючи з другого місяця після свого народження». Рішенням завдання є ряд чисел: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55...

Отже, як було зрозуміло вже Фібоначчі, приріст популяції пропорційний її чисельності, і тому, якщо зростання популяції не обмежують жодні зовнішні чинники, приріст безперервно прискорюється. Наведемо це зростання математично.

Приріст популяції пропорційний її чисельності, і тому, якщо зростання популяції не обмежують жодні зовнішні чинники, популяція росте прискорено.

Опишемо це зростання математично.

Приріст популяції пропорційний чисельності особин у ній, тобто  $\Delta N \sim N$ ,

де  $N$  – чисельність популяції,

$\Delta N$  – її зміна за певний період часу.

Якщо цей період нескінченно малий, можна написати, що

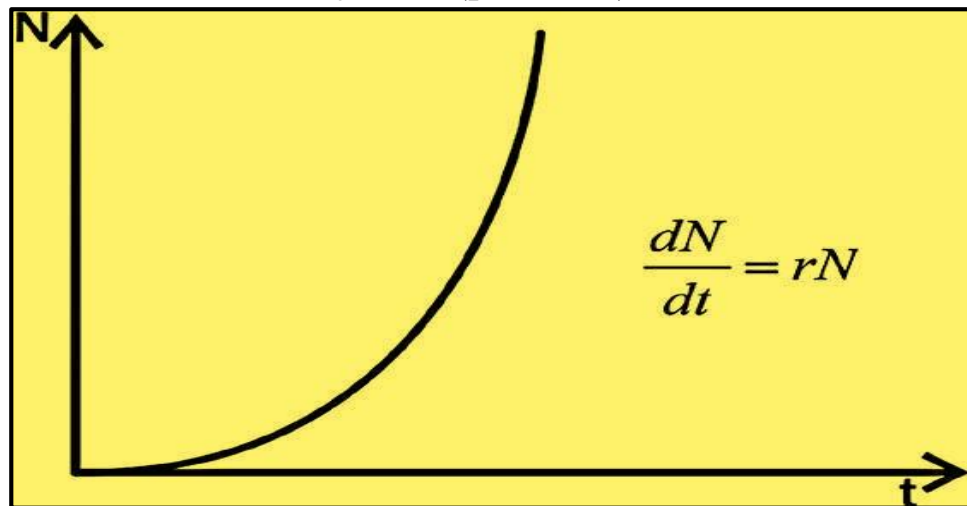
$$dN/dt = R \times N,$$

де  $dN/dt$  – зміна чисельності популяції (приріст),

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

$r$  – репродуктивний потенціал, змінна, що характеризує здатність популяції збільшувати свою чисельність.

Наведене рівняння називається експоненційною моделлю зростання чисельності популяції (рис. 4.1).



**Рис. 4.1. Експоненційне зростання**

Величину  $r$  називають іноді мальтузіанським параметром. Англійський священик Томас Мальтус був першим, хто звернув увагу на те, що чисельність популяції зростає в геометричній прогресії. Встановив, що з ростом часу чисельність популяції зростає дедалі швидше і досить скоро спрямовується до нескінченності. Природно, ніяке місцепребування не витримає існування популяції з нескінченною чисельністю. Тим не менш, існує цілий ряд процесів популяційного зростання, яке в певному часовому проміжку може бути описане за допомогою експоненційної моделі. *Нелімітоване зростання*, коли якась популяція заселяє середовище з надлишком вільного ресурсу [4].

Природно, експоненційний ріст популяції не може бути вічним. Рано чи пізно ресурс вичерпається, і зростання популяції загальмовується. Проста модель, що описує динаміку, називається логістичною і запропонована (для опису зростання чисельності популяції) французьким математиком Ферхюльстом ще в 1845 р. У 1925 р. аналогічна закономірність була знову відкрита американським екологом Р. Перлем, який припустив, що вона носить загальний характер.

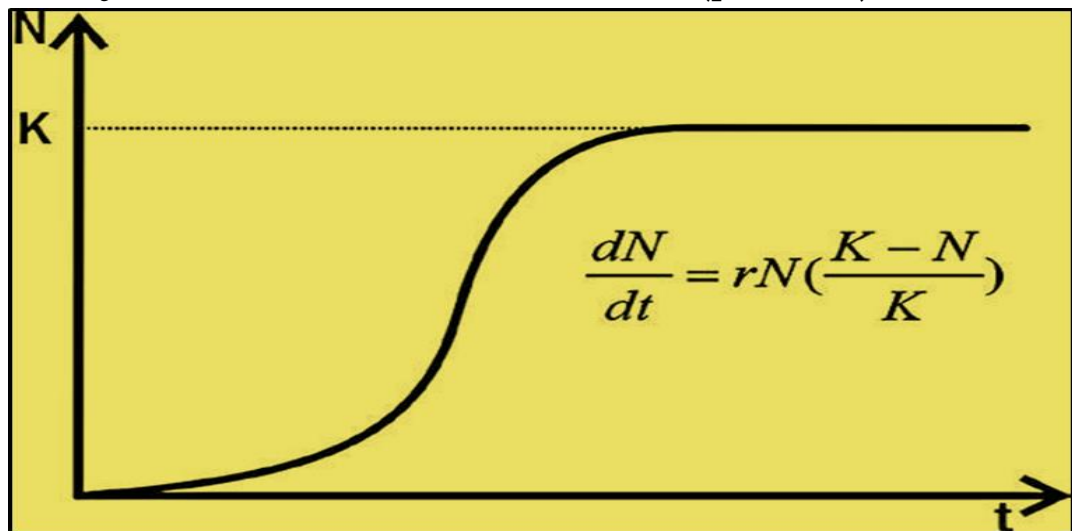
Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

У логістичну модель вводиться змінна  $K$  – ємність середовища, рівноважна чисельність популяції, при якій вона споживає всі наявні ресурси. Логістичний ріст моделі описується рівнянням:

$$dN/dt = r \times N \times (K-N)/K$$

Поки  $N$  є невеликим, на приріст популяції основний вплив справляє співмножник  $r \times N$ , і зростання популяції прискорюється. Коли стає досить високим, на чисельність популяції починає справляти основний вплив співмножник  $(K-N)/K$ , і зростання популяції починає сповільнюватися. Коли  $N=K$ ,  $(K-N)/K=0$ , зростання чисельності популяції припиняється. При всій своїй простоті логістичне рівняння задовільно описує багато спостережуваних у природі випадків і донині з успіхом використовується в математичній екології (рис. 4.2).



**Рис. 4.2. Логістичний приріст**

Завдяки вибору та побудові правильної моделі можна спрогнозувати динаміку зміни параметрів системи. Особливе значення має врахування не тільки внутрішніх чинників, характерних для певного процесу, а й зовнішніх впливів, які штучно створює людина. Різні чинники живої природи впливають на вибір математичного апарату для досліджень. Тому актуальність завдання математичного моделювання біологічних систем складно переоцінити [36].

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

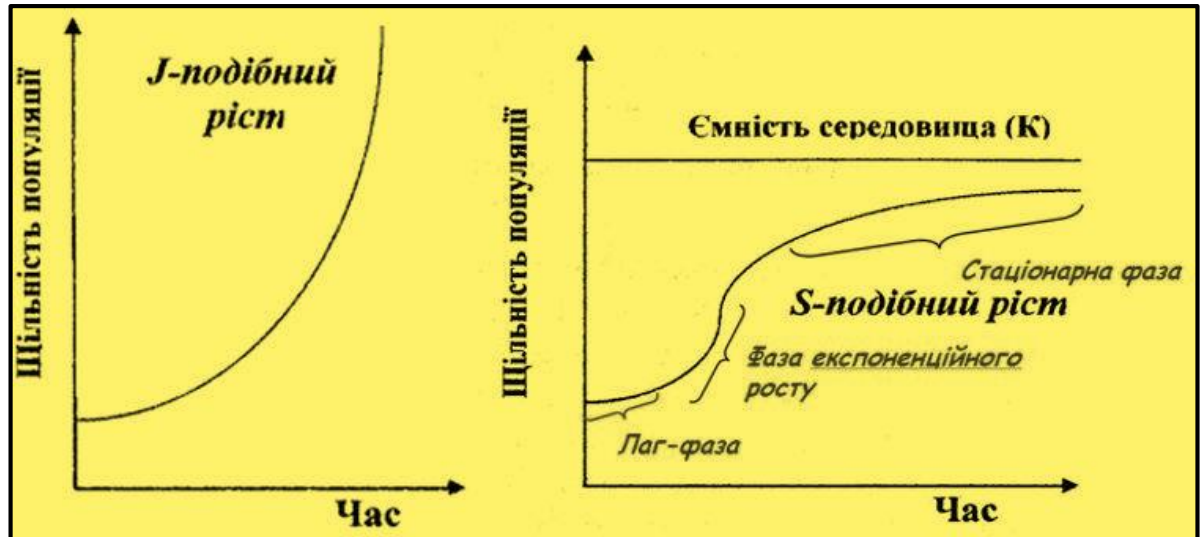
---

Отже, характер росту чисельності популяції будь-якого виду без впливу обмежуючих чинників довкілля буде описуватися експоненційною кривою. Такий тип росту чисельності часто є характерним для популяцій у вивадку заселення організмами вільного субстрату (бактерії на поживному середовищі, бур'ни на перелозі), або при виникненні сприятливих кліматичних умов (тепла волога погода, що сприяє розвитку борошнистої роси або фітофтори). У популяційній екології цей тип росту чисельності популяції отримав назву *J*-подібний ріст [1]. При цьому швидкість росту буде постійною, а її величина – пропорційною величині біотичного потенціалу *r*. *J*-подібний ріст характерний для видів, ріст чисельності яких не залежить від щільності популяції. Тобто для них відсутні обмежуючі чинники, сила яких проявляється зі збільшенням щільності особин у просторі. Відповідно, в таких популяціях відсутній механізм зворотного зв'язку, який забезпечує саморегуляцію чисельності популяції [8].

Проте жодна природна популяція не може збільшувати свою чисельність нескінченно. У певний момент відбудеться насичення простору особинами, або умови середовища зміняться на несприятливі. Це призведе до обмеження швидкості розмноження, інтенсифікує процеси еміграції особин. Найчастіше у природі за зростання чисельності організмів включаються специфічні механізми зворотного зв'язку, які починають поступово пригнічувати народжуваність. Такими механізмами можуть бути зменшення трофічних ресурсів, накопичення токсичних метаболітів у середовищі, інформаційні механізми пригнічення розмноження при груповому способі існування. В результаті на певному етапі швидкість росту чисельності популяції знижується. При цьому чисельність популяції стабілізується на певній величині, що відповідає максимально можливій. Ця величина отримала назву **ємкості середовища** – максимальна можлива чисельність популяції, потреби якої можуть бути задоволені ресурсами даної екосистеми. Така крива росту чисельності характеризується **S-подібною** формою [6; 9].

## ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ

З математичної точки, така крива описується **ЛОГІСТИЧНИМ РІВНЯННЯМ** П'єра Ферхюльста (бельгійський математик, що модифікував рівняння Т. Мальтуса шляхом введення додаткового негативного члена, який пропорційний квадрату швидкості росту), а ємкість середовища відповідає верхній асимптоті цієї функції (рис. 4.3).



**Рис. 4.3. Графічне зображення J-подібного та S-подібного росту чисельності популяції**

S-подібну криву умовно можна розділити на певні фази, що відображують специфіку внутрішньопопуляційних процесів:

**Ляг-фаза** – відбувається на ранньому етапі для якої є характерним лінійний ріст чисельності. Популяція пристосовується до умов довкілля, відбувається нарощування біотичного потенціалу.

**Фаза експоненційного росту** – характеризується максимальною швидкістю приросту популяції. Внутрішньовидові відносини та умови середовища практично не обмежують ріст. Фактично відповідає J-подібному росту. Такий ріст триває до досягнення величини ємкості середовища.

**Стаціонарна фаза** – чисельність популяції досягає стабільних показників, близьких до ємкості середовища. Величина приросту популяції близька до нуля.

На підставі типів кривих росту Ерік Піанка (1981) виділив дві стратегії росту популяцій. Перша стратегія – це так звана

**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

**опортуністична популяція** (від лат. *opportunus* — зручний, вигідний). Її ріст супроводжується вибухоподібним експоненційним ростом чисельності («**популяційний вибух**»). Завдяки такому швидкому росту та відсутності зворотних механізмів саморегуляції чисельності, популяція не може зупинитися вчасно, досягнувши ємкості середовища. Тому її чисельність найчастіше «проскакує» цей поріг, після чого спостерігається швидка загибель більшої частини особин. Але, популяція не зникає! Залишається невелика кількість особин, що переживає несприятливі умови. Завдяки ним відбувається відновлення популяції за настання оптимальних умов середовища. Зазвичай, для таких організмів є характерними висока плодючість та короткий життєвий цикл, які сприяють швидкому відновленню чисельності. Такими є, наприклад, популяції однорічних рослин – типових бур'янів, які швидко ростуть навесні і влітку на свіже виораному полі. Або комахи – сільськогосподарські шкідники (сарана, сосновий та непарний шовкопряди). Після спалаху чисельності, протягом кількох років можна не зустріти жодної особини цих шкідників. Проте, за сприятливих умов вони знову з'являються у величезній кількості [2].

Друга стратегія – **рівноважні популяції**, які характеризуються S-подібною кривою росту. Чисельність у такій популяції зупиняється на певному рівні. Час від часу вона може виходити за цю межу. Але завдяки існуванню зворотного зв'язку за законом Ле Шательє-Брауна, запускаються механізми, які повертають її до рівноважного значення. Такий тип популяції характерний для багатьох великих хребетних, дерев з тривалим життєвим циклом [17].

Завдяки вибору та побудові правильної моделі можна спрогнозувати динаміку зміни параметрів системи. Особливе значення має врахування не тільки внутрішніх чинників, характерних для певного процесу, а й зовнішніх впливів, які штучно створює людина. Різні чинники живої природи впливають на вибір математичного апарату для досліджень. Тому

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

актуальність завдання математичного моделювання біологічних систем складно переоцінити.

Кожна популяція в тій чи іншій мірі неоднорідна. Особливо це стосується популяцій, що займають велику територію. Неоднорідність пояснюється наявністю в ній різних вікових груп (вікова структура), статевонезрілих, тих що активно розмножуються і вже не здатних до розмноження самців і самок (статева структура), сезонних фаз, одиночних і стадних фаз тощо. Таке явище носить назву **поліморфізму популяції** [38].

Розрізняють сезонний, статевий і віковий поліморфізми. **Сезонний поліморфізм** – відмінність особин різних поколінь, що розвиваються в різні пори року (літня і зимова форми дуба звичайного, літнє і зимове забарвлення зайця-русака)(рис. 4.4.).



**Рис. 4.4. Сезонний поліморфізм у хвоща польового  
a – весняний пагін; b – літній пагін**

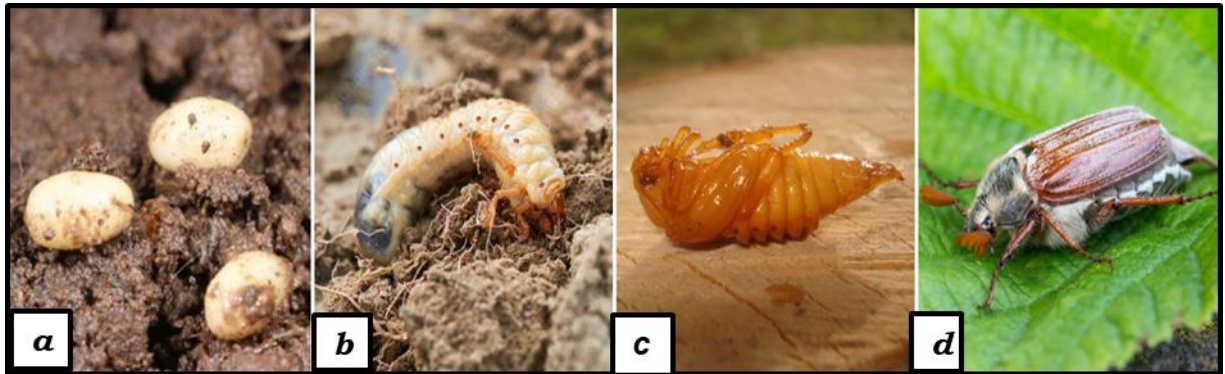
**Статевий поліморфізм** – у бджіл – робочі бджоли, матки, трутні; у термітів – матки, робітники, солдати (рис. 4.5).



**Рис. 4.5. Статевий поліморфізм у бджіл: a – трутень; b –  
матка; c – робоча бджола**

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

**Віковий поліморфізм** – у комах – яйце-личинка, доросла особина (рис. 4.6).



**Рис. 4.6. Віковий поліморфізм у Травневого хруща:  
a – яйця; b – личинка; c – лялечка; d - імаго**

Розрізняють ще **фенотипічний поліморфізм**, пов'язаний з пристосуванням рослин до таких явищ, як зміна сезону [46].

Поліморфізм, як наслідок еволюції видів, має велике біологічне значення, оскільки сприяє існуванню виду в дуже відмінних умовах, а також відкриває шлях до утворення нових видів. В останні десятиліття вчені навчилися виявляти пов'язану із відбором мінливість всередині невеликих локальних популяцій. Така мінливість відома як **генетичний поліморфізм** – співіснування в межах одного і того ж місцезростання двох або більше виразно відмінних внутривидових форм, причому в таких співвідношеннях, що постійна присутність найрідкісніших з цих форм не може бути віднесена лише на рахунок безперервного мутагенезу та міграцій. Однак далеко не всі прояви такого характеру мінливості, на думку окремих вчених, відбивають певні відповідності між організмами і середовищем, навпаки, деякі з них виявляють елементарні неузгодженості. Вони виникають тоді, коли одна спеціалізована форма на стадії розселення проникає у місцезростання іншої, а також тоді, коли при зміні умов одна форма витісняється іншою, краще пристосованою до змінених умов місцезростання. Такий поліморфізм називають перехідним. Цей перехідний характер пояснюється тим, що жодна популяція не може встигнути за



Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

змінами умов місцезростання і водночас не може їм запобігти [22].

Однак у багатьох випадках внутріпопуляційний поліморфізм активно підтримується природним відбором різними способами, зокрема:

а) в деяких випадках гетерозиготи визначаються підвищеною пристосованістю, але внаслідок менделєвого розщеплення вони постійно поповнюють популяцію породженими ними менш життєздатними гомозиготами. Цей "гетерозис" пояснює існування серпоподібноклітинної анемії в популяціях людини, яка трапляється у вогнищах малярії. Індивідууми, гетерозиготні стосовно локусу, страждають легким недокрів'ям, але рідко хворіють на малярію. При цьому вони безперервно породжують гомозиготних індивідуумів – або уражених тяжким недокрів'ям, або ж сприйнятливих до малярії;

б) інтенсивність відбору може змінюватися в межах деякого діапазону, причому на одній із його меж відбір може сприяти одній формі (морфі), а на іншій межі – іншій. При проміжній інтенсивності відбору можуть виникати поліморфні популяції;

в) деколи відбір буває частотно-залежним: будь-яка внутривидова форма найжиттєздатніша тоді, коли вона трапляється найрідше. Вважають, що саме тому виживають незвично забарвлені форми: вони життєздатні, оскільки хижаки їх не розпізнають і не чіпають;

г) дрібномасштабна просторова структура популяції і її місцезростання бувають дуже складними, і в різних частинках цієї "латаної ковдри" (мозаїки) відбір може відбутися в різних напрямках. Збереження відповідності між організмом і середовищем у такій ситуації неминуче залежить від розсіювання численних розселювальних стадій: якщо чисельність їх достатньо велика, то достатньо велика і вірогідність того, що частина їх укорінюється саме в цьому "клапті", де відповідна форма найстійкіша. Можливий і інший варіант: організм може бути довговічним і здатним переміщатися, використовуючи при цьому умови і ресурси найпридатніших "клаптів" [22].

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

У загальному сенсі **поліморфізм** – це прояв індивідуальної переривчастої (дискретної) мінливості живих організмів.

Розглянемо поліморфізм грибів, більшість з яких це облигатні або факультативні аероби. Гриби широко розповсюджені в природі, особливо в ґрунті [19]. Деякі гриби сприяють виробництву хліба, сиру, молочнокислих продуктів і алкоголю. Інші гриби продукують антимікробні антибіотики (наприклад, пеніцилін), імунодепресивні ліки (наприклад, циклоспорин). Гриби використовують генетики і молекулярні біологи для моделювання різних процесів. Фітопатогенні гриби завдають значної шкоди сільському господарству, викликаючи грибкові хвороби рослин і зерна. Клітини грибів покриті щільною клітинною оболонкою, що складається з полісахаридів, близьких до целюлози, і азотистих речовин, подібних до хітину. У більшості грибів вегетативне тіло (міцелій) складається з системи тонких розгалужених ниток, що називаються гіфами [40]. Переплітаючись, міцелій утворює грибницю. Гіфи здатні рости в довжину і розвиваються на поверхні або всередині живильного субстрату. Відповідно розрізняють міцелій субстратний (вегетативний), який вростає в живильне середовище, і повітряний. Кінці ниток міцелію можуть бути закручені у вигляді спіралей, завитків та ін. Гриби розмножуються статевим або безстатевим способом [4].

**Статеве розмноження грибів** відбувається з утворенням гамет, статевих спор і інших статевих форм. Статеві форми називаються телеоморфами. Статеві стадії виявлено у багатьох патогенних грибів, що належать до класів *Ascomycetes* і *Zygomycetes*. В інших патогенних грибів, які належать до дейтероміцетів, статеві форми розмноження не виявлені.

**Безстатеве розмноження грибів** відбувається з утворенням відповідних форм, які називаються анаморфами.

**Ендогенні спори** (спорангіоспори) дозрівають усередині спеціалізованої ділянки міцелію округлої форми – спорангію. У більшості грибів спорангії є здуття верхівки гіфи, відокремлені від неї септою.

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

**Екзогенні спори** (конідії) формуються на кінчиках плодоносних гіфів, так званих конідієносців.

В одній і тій же колонії гриба може відбуватися утворення декількох типів конідій; у цьому випадку дрібні одноклітинні конідії називаються мікроконідіями, а великі, часто багатоклітинні, – макроконідіями.

Найбільш частими типами конідій є такі види спор:

а) бластоспори – прості структури, які утворюються в результаті брунькування, з подальшим відділенням бруньки від батьківської клітини, наприклад у дріжджових і дріжджоподібних грибів;

б) хламідоспори – гіфальні клітини збільшуються, у них утворюється товста оболонка; ці структури високостійкі до дії несприятливих факторів зовнішнього середовища і проростають, коли умови стають більш сприятливими;

в) артроспори – структури, які утворюються в результаті фрагментації гіф на окремі клітини.

г) конідіоспори – зрілі зовнішні спори – утворюються на міцелії і не є наслідком перетворення будь-яких інших клітин грибниці; вони або виникають на диференційованих конідіофорах, що відрізняються від інших ниток грибниці за розмірами і формою – аспергіл, пеніцил, або розташовуються з боків і на кінцях будь-якої гілки міцелію, та прикріплені до неї безпосередньо або тонкою ніжкою;

е). алейрії відрізняються від звичайних конідій тим, що при їх утворенні протоплазма відповідних ниток цілком йде на формування спори, від міцелію залишаються нежиттєздатні фрагменти.

з). ендоспори виявляються також у тканинних форм збудників кокцидіозу і риноспоридіозу;

і). при розриві стінки зрілої сфери ендоспори звільняються і, потрапляючи в сприятливі умови, повторюють життєвий цикл, поступово перетворюючись на зрілі сфери.

Жоден з описаних вище морфологічних елементів не є абсолютно характерним для того чи іншого виду гриба, тому що в культурах різних грибів можна зустріти однакові клітинні

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

форми, що розрізняються в деталях на різних етапах їх дозрівання. Комплексом різноманітних клітинних елементів визначається великий поліморфізм грибів у культурах на різних поживних середовищах. У паразитарному стані тканинні форми багатьох грибів дуже різко відрізняються від культуральних. Морфологічні риси тканинних форм більш одноманітні і більш характерні для збудників відповідних захворювань [32].

#### **4.2. ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНІ ГРУПИ ТА ЇХ ВЗАЄМОВІДНОСИНИ**

Розрізняють такі внутрішньопопуляційні групи:

• **Вікові внутрішньопопуляційні угруповання**, існують у багатьох видів роздільно. Вони найбільш характерні для деяких риб, наприклад, лососевих.

Вони утворюють різновікові популяції, що не змішуються один з одним. Подібні явища можна спостерігати у комах, що розвиваються з метаморфозами. Вікові угруповання виділяються у всіх тварин, оскільки з віком у них змінюється тип і характер харчування, водний і тепловий обмін з середовищем, а залежно від цього – спосіб життя і взагалі біологічні особливості.

Керування віковими внутрішньопопуляційними угрупованнями може мати практичне впровадження. Наприклад, добір гусениць непарного шовкопряда, які першими перелиняли на 2-й вік упродовж 5-ти поколінь призвела до зміни тривалості гусеничної стадії розвитку. Це сприяло підвищенню життєздатності гусениць на 14%, урожаю коконів на 0,98 кг, збільшенню частки сортових коконів [16].

• **Статеві внутрішньопопуляційні угруповання**, що формуються на основі неоднакової морфології та екології різних статей. У простому випадку це статевий деморфізм. Часто самці і самки розрізняються за характером харчування (самки комарів – кровосасальні паразити, а самці комарів – видобувають сік і нектар рослин, у бджіл – трутні, матки, робочі бджоли).

Наприклад, у більш адаптованого до умов техноценозу шовковичного шовкопряда саморегуляція відбувається за рахунок зміни статевої структури (збільшення частки самок), що

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

відбивається на загальній чисельності особин у наступному поколінні. У непарного шовкопряда і зернової молі відновлення оптимальної структурної організації здійснюється за рахунок збільшення індивідуальної плодючості самок. Таким чином, культури доволі швидко збільшують гетерогенність [45].

Окремі групи особин за статтю можуть істотно відрізнятися за рівнем їх чисельності та здатністю до розмноження, що, безумовно, впливає на загальну динаміку чисельності популяцій і їх внутрішньопопуляційну організацію. Під час досліджень природного стану популяцій різностатевих видів рослин важливим є врахування особливостей їх репродуктивної біології, специфіки статевої структури та характеру мінливості індивідуальних і групових ознак, залежно від стану фітосистем і адаптації видів до умов існування. Зважаючи на динамічність статевої диференціації популяцій, необхідним є моніторинг чисельності особин, на основі якого можна спрогнозувати їх динамічні тенденції та можливі наслідки змін [5].

**• Функціональні внутрішньопопуляційні угруповання** пов'язані з обчисленням вікових статевих угруповань, оскільки специфіка харчування самців і самок, їх різне ставлення до факторів зовнішнього середовища та інші особливості забезпечують виконання тих чи інших функцій. Найбільш чітко виявляється у тварин, що розвиваються з метаморфозом [23].

Відомо, що біосистему (організм, популяцію) можна розглядати як комплекс зв'язків між окремими структурно-функціональними елементами (ознаками). Зміни одного з елементів, які відбуваються під впливом зовнішніх факторів, неминуче позначаються на всьому комплексі. При цьому ступень варіювання окремих ознак, як правило, цілком визначена і характеризується певними межами, так званим «коридором мінливості». Вихід за межі коридору одиничної ознаки може спричинити розірвання існуючих зв'язків. Пристосування до змінних умов потребує узгоджених змін у певному напрямку. Адекватним критерієм для визначення спрямованості і механізму пристосувальних змін у процесі багаторічної динаміки популяції

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

є скорельованість ознак у окремих представників, а також у межах різних груп [34].

Досліджено, наприклад, що ключовим фактором, який визначає мінливість ознак гризунів на різних рівнях, є залучення до відтворення. Виживання популяції в умовах депресії призводить до певної «уніфікації» представників різних груп, під час росту щільності аналогічна мета досягається за рахунок існування «різноякісних» особин. Окрему за специфікою мінливості групу гризунів складають особини, які не беруть участь у розмноженні, створюючи своєрідний буфер для запобігання негативному впливу факторів. Співвідношення індивідуальної скорельованості і групової мінливості **на рівні функціонально-фізіологічних** угруповань є ідентичним для двох видів гризунів.

Щодо рослин, вченими встановлено, що **структурно-морфологічний рівень** визначає потенційну здатність популяцій у насінній продуктивності і є важливим для визначення процесів детермінації статей та різних систем схрещування, **функціональний** – внесок різностатевих особин у процеси запилення, формування насіння та відтворення молодого покоління як важливої умови життєздатності популяцій і перспектив їх розвитку. Збереження популяцій різностатевих видів рослин має бути пов'язано, в першу чергу, з показниками, які стосуються їх **структурно-функціональної організації** та реалізації відповідних механізмів у відповідь на дію різних чинників як природного, так і антропогенного характеру [3].

**•Фазові внутрішньопопуляційні угруповання** спостерігаються в популяціях ряду тварин, у яких відбувається складний цикл розвитку за фазами (яйце, личинка, лялечка, імаго).

Наприклад, за «детерміністичного» підходу у популяційній біології, який був розроблений в роботах Дж. Холдена, Р. Фішера, популяції вважаються достатньо великими, а флуктуаціями **фазових змінних** нехтують і весь процес мікроеволюції у популяціях описується зміною середніх величин цих змінних у часі.

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

Як фазові змінні використовуються концентрації або частоти як самих генів, так і деяких їх комбінацій у популяції. Моделі описують зміни цих концентрацій або частот під дією таких факторів, як добір, міграція, порушення панміксії та ін [23].

• **Сезонні внутрішньопопуляційні угруповання** властиві багатьом тваринам. Вищого розвитку вони досягають у комах. У попелиці, наприклад, сезонний поліморфізм виражається послідовною зміною в популяції двостатевих положень, безкрилих особин і крилатих партеногенетичних самок.

У рослин досліджено, що відмінності у співвідношенні статей визначаються фенологічними особливостями протягом сезону. Як звичайно у різностатевих популяціях жіноча сфера розвивається раніше, ніж інші, що супроводжується часовими розбіжностями в ритмах цвітіння і запилення з іншими статевими формами. В екології запилення ця особливість вважається своєрідним пристосуванням до ксеногенії. Однак в умовах високогір'я, остання часто доповнюється апоміктичним способом розмноження у гіноєцичних (жіночих) форм, що дає змогу підтримувати необхідний рівень насінневої продуктивності незалежно від впливу навколишнього середовища [42].

### **4.3. ПОПУЛЯЦІЯ ЯК САМОРЕГУЛЮЮЧА СИСТЕМА**

У попередньому розділі ми розглянули зростання популяції. Після того, як початкова фаза цього зростання закінчилася, розміри популяції продовжують коливатися від покоління до покоління. Істотний вплив можуть справляти як зміни кліматичних умов (наприклад, температури), так і харчові ресурси, вороги і т. ін. Іноді коливання відбуваються регулярно, і їх можна назвати циклами. Вивчати їх важко, для цього потрібен тривалий час, оскільки дані про дикі організми часто доводиться збирати протягом декількох років. У низці випадків для отримання даних використовувалися лабораторні організми з короткими життєвими циклами, наприклад дрозофіли, щури або кліщі. Їх популяції вивчаються як моделі, оскільки умови в лабораторії можна контролювати краще, ніж у полі [26].

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

Розміри популяції можуть бути непостійними в результаті змін плодючості або смертності, а іноді того й іншого. Під час вивчення розмірів популяцій і їх змін зазвичай прагнуть відшукати визначальний чинник, тобто чинник, з яким пов'язана найбільша частина зсувів, які спостерігаються при зміні поколінь. У більшості досліджених випадків це чинник, що впливає на смертність. Хоча можна було б чекати, що коливання розмірів популяцій матимуть чисто випадковий характер, насправді є низка чинників, які утримують величину популяції в деяких межах. Це чинники, які скорочують чисельність, сприяючи підвищенню смертності або зниженню плодючості. Вони діють ефективніше за збільшення щільності популяції, тобто це чинники, залежні від щільності. Іноді такими чинниками можуть бути брак їжі або зростання чисельності ворогів, їх безпосередній вплив на смертність очевидний [18].

До двох добре вивчених регулюючих механізмів, що виливають на плодючість, належать територіальна поведінка і фізичні наслідки перенаселення.

**Територіальна поведінка, або територіальність,** зустрічається у широкого кола тварин, зокрема у деяких риб, рептилій, птахів, ссавців і суспільних комах. Це явище особливо добре вивчено у птахів. Один самець або самець і самка, що створюють пару, можуть закріпити за собою територію кубла, яку вони захищатимуть від вторгнення особин того ж виду (рис. 4.7).



**Рис. 4.7. Територіальна поведінка птахів**

За допомогою співу, а іноді візуальної демонстрації (для якої слугують, наприклад, червоні груди малинівки) птах утверджує свої права на територію, і непрохані гості звичайно віддаляються, іноді після короткої "ритуальної бійки", в якій конкуренти не



Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

заподіють один одному серйозної шкоди. Це має очевидні переваги над "справжніми боями". Сусідні території особин одного виду зовсім або майже не перекриваються і зазвичай забезпечують достатню кількість їжі для батьків і їх пташенят. Зі зростанням популяції окремі території стають меншими і на них може мешкати все менша кількість нових птахів. У крайніх випадках деяким птахам не вдається закріпити за собою територію, і тому вони не розмножуються. Отже, тут регуляція обумовлена просторовими обмеженнями [39].

**Перенаселеність.** Ще одна форма регуляції чисельності, в якій велику роль відіграє простір – це дія перенаселеності. Як показали лабораторні експерименти з щурами, коли щільність популяції досягає певної величини, плодючість тварин сильно знижується, навіть якщо немає нестачі в їжі. Відбуваються різні гормональні зсуви, які впливають на статеву поведінку; дедалі частіше зустрічається нездатність до спаровування, безплідність, викидні, поїдання дитинчат батьками. Батьківська турбота про потомство слабшає, і дитинчата покидають кубло в дуже ранньому віці, що знижує вірогідність їх виживання. Посилюється агресивність тварин. Подібні зміни характерні для ряду ссавців і можуть відбуватися також у природних умовах зовні лабораторії, наприклад, у природних популяціях полівок.

**Взаємодії між популяціями.** Динаміку популяції тільки одного виду вивчають рідко. Є низка добре вивчених типів взаємодій між популяціями різних видів (міжвидові взаємодії). На певному трофічному рівні це може бути міжвидова конкуренція, тобто конкуренція між особинами різних видів за доступні ресурси, наприклад їжу і простір. Саме тому для екології угруповань важливе вивчення ніш. Кожний вид займає у своєму місці проживання певну екологічну нішу. Поняття екологічної ніші має на увазі не тільки фізичний простір, де може бути знайдений цей вид, а й, що ще важливіше, певну його роль у угрупованні, зокрема його живлення і взаємовідносини з іншими видами. Коли два види займають одну нішу, вони звичайно конкурують один з одним, поки один з них не буде витіснений (Г.Ф. Гаузе). Схожі місця проживання включають схожий набір

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

екологічних ніш, і в різних частинах земної кулі можна зустріти морфологічно близькі, хоч і різні за таксономічним положенням види тварин і рослин. Наприклад, відкриті луки, степи і зарості низького чагарнику є екологічними нішами для швидко бігаючих травоядних (рис. 4.8), але це можуть бути коні, антилопи, бізони, кенгуру і т. ін [13].



**Рис. 4.8. Перенаселення травоядних тварин**

Популяції, що знаходяться на різних трофічних рівнях, теж можуть взаємодіяти – можливі, наприклад, відносини типу "хижак – жертва" і "господар – паразит". Є й інші типи взаємовідносин; іноді їх важко помітити і вони є складними, як, скажімо, деякі симбіотичні взаємовідносини, з яких обидва партнери отримують користь. Взаємодіють між собою і особини одного виду (внутрішньовидові взаємодії). Сюди належать територіальні відносини та інші форми конкурентної поведінки.

**Структура популяції.** Кожна популяція має певну структуру: вікову (співвідношення особин різного віку), статеву (статеве співвідношення) і просторову (колонії, сім'ї). Вікова структура відображає особливості розподілу чисельності популяції за віком і може бути виражена у вигляді залежностей відносного числа особин (стосовно чисельності популяції), вік яких перебуває в певних тимчасових інтервалах. За виглядом вікової структури можна судити про те, чи є популяція такою, що розвивається (з чисельністю, що зростає) або скорочується. Для популяції, що розвивається, характерним є значне перевищення

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

чисельності вікової групи особин з дорепродуктивним віком порівняно з групою, що має післярепродуктивний вік. Репродуктивним називають вік особин, які можуть давати потомство. Популяція, що скорочується, має обернене співвідношення вікових груп дорепродуктивного і післярепродуктивного віків.

Абіотичні та антропогенні (за винятком природоохоронної діяльності людини) фактори впливають на чисельність особин незалежно від щільності популяції – це модифікувальні фактори. Так, суворі зими знижують чисельність популяцій пойкилотермних тварин (змій, жаб, ящірок).

Товстий шар льоду і відсутність під льодом достатньої кількості кисню знижують чисельність популяцій риб взимку.

Сухі літо й осінь із подальшою холодною зимою зменшують чисельність популяцій жука колорадського.

Неконтрольований відстріл тварин або вилов риби знижують відновлювальні можливості їхніх популяцій. Високі концентрації забруднювачів у навколишньому середовищі негативно позначаються на чисельності усіх чутливих до них видів.

Фактори, залежні від щільності популяції, змінюють чисельність у бік оптимального рівня і запобігають перенаселенню, тому їх ще називають регулювальними чинниками. До них належать біотичні і природоохоронні антропогенні фактори. Залежними від щільності популяції факторами є: запаси кормових ресурсів, наявність природних ворогів, конкурентів, різні види природоохоронної діяльності. Регуляція чисельності популяції через кількість кормових ресурсів чітко простежується на прикладі взаємодії популяцій хижака і жертви. Вони мають вплив на чисельність і щільність одне одного, викликаючи повторювані підйоми і спади чисельності обох популяцій, причому у цій системі коливань збільшення чисельності хижаків відстають за фазою від збільшень чисельності жертв [14].

**Біологічна війна** – це умертвіння конкурентів усередині популяції шляхом прямого нападу (хижаки одного виду). Різке

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

зниження кормових ресурсів може призводити до виникнення канібалізму (поїдання собі подібних).

**Хімічна війна** – це виділення хімічних речовин, що затримують ріст і розвиток або вбивають молодих особин (рослини, водні тварини). Прояв хімічної війни можна спостерігати на прикладі розвитку пуголовків. За високої щільності більші пуголовки виділяють у воду речовини, що пригнічують ріст дрібних особин. Тому завершують свій розвиток тільки великі пуголовки. Лише після цього починають зростати дрібні пуголовки.

У біотичних спільнотах кожна популяція виконує відведену їй роль, складаючи разом з популяціями інших видів природну єдність, яка розвивається і діє за своїми законами. Саме завдяки функціонуванню популяцій створюються умови, які сприяють підтримці життя на нашій планеті. Займаючи якийсь простір, будуючи житло, переміщаючись, вживаючи певну їжу, популяції кожного виду впливають на довкілля. Від популяцій залежить кругообіг речовин, енергетичний обмін між живою і неживою природою.

#### **4.4. ЖИТТЄЗДАТНІСТЬ ПОПУЛЯЦІЙ**

Що стосується поняття життєздатності популяцій, то воно відноситься до категорії таких фундаментальних понять, як стратегія популяцій, великий життєвий цикл популяції, стійкість і стабільність біотичних систем. цей напрям досліджень інтенсивно розробляється у світі, зокрема під час обґрунтування концепції мінімальної життєздатної популяції (мжк), яка означає мінімальний набір умов, який дасть змогу популяції жити протягом тривалого (декілька поколінь) часу на конкретній території з імовірністю 95%.

**Життєздатність популяції** – сукупність властивостей, ознак і зв'язків, що забезпечують притаманну їй здатність підтримувати рівень системної організації, необхідний для збереження базових функцій – відновлення, розселення та еволюції (Жиляєв, 2005). Встановлення життєздатності популяції досягається за рахунок вивчення її індивідуальних і групових

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

ознак (характеру онтогенезу, особливостей репродукції, темпів оновлення поколінь, репродуктивної ефективності, просторової, статевий, етологічної структур тощо). Аналіз життєздатності популяції повинен охоплювати етап емпіричного обліку багаторічної динаміки диференційних ознак і етапів її відтворення. першочергове завдання – визначити мінімальні умови, за яких у даному оселищі не виникає загрози втрати життєздатності популяції і зберігається можливість їх адаптації у мінливих умовах середовища.

Фітопатогенні гриби використовують велику різноманітність життєвих стратегій і способів, якими взаємодіють з рослинами. Внаслідок цього можна спостерігати значні відмінності у наборах видів патогенних грибів, пов'язаних із різними видами рослин [13].

У життєвому циклі грибів представлені дві фази: статева (репродуктивна) – телеоморфна і безстатєва (вегетативна) – анаморфна, яка утворює структури безстатєвого розмноження (спорангіоспори, конідії). Анаморфи і телеоморфи грибів здатні змінюватися впродовж вегетаційного періоду за впливу екологічних чинників [11].

Мікроміцети представлені різними систематичними одиницями, які належать до певних екологічних груп, що відрізняються за типом живлення і взаємодією з іншими організмами. Серед них є сапрофіти, що руйнують рослинні і тваринні рештки, паразити рослин (факультативні чи облігатні), мікоризоутворювачі. В агроценозах сільськогосподарських культур зустрічаються всі класи грибів: аскоміцети, базидіоміцети, дейтеромицети, які в період життєвого циклу характеризуються міцеліальною будовою, швидким ростом верхівки міцелію у довжину, активним метаболізмом. Все це сприяє швидкій колонізації субстрату, та можливістю продукування антибіотичних і токсичних речовин, що підвищує їхню конкурентоздатність [27; 29].

Співвідношення біомаси спор і міцелію залежить від типу ґрунту і від конкретних екологічних умов. За впливу антропогенних чинників (внесення різних норм добрив у ґрунт

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

або обприскування фунгіцидами по листку) сприяє уповільненню метаболізму грибів і відбувається утворення хламідоспор, склероціїв або інших форм, що знаходяться у стані спокою. Відомо, що ґрунти, які містять значний запас спочиваючих спор грибів характеризуються недостатньою кількістю поживних речовин, низькою вологістю, температурою – абіотичні чинники. Водночас як за дією біотичних чинників – метаболітів ґрунтових мікроорганізмів, спричинюється вихід спор зі стану спокою, проростання та розвиток міцелію [25].

Мікроміцети мають ряд морфологічних, фізіологічних та генетичних особливостей, які визначають специфіку їх взаємовідносин з навколишнім середовищем. Так, міцеліальна будова дає їм високий ступінь контакту із навколишнім середовищем. Гриби швидко ростуть і розмножуються, що дає можливість їм у короткий термін заселяти значні маси субстрату [36]. Висока активність їх метаболізму проявляється в широкому інтервалі дії різноманітних екологічних факторів [24].

Дослідженнями J. Kelly, доведено, що природні угруповання мікроміцетів мають потенційну здатність до саморегуляції і адаптації до змін навколишнього середовища [35]. Важливою умовою пристосування елементарних структур мікробоценозів до несприятливих факторів є принцип взаємозаміни: якщо одна популяція гине, то менш чутлива до цього фактора починає домінувати [19].

Сільськогосподарські культури та технології їх вирощування впливають не тільки на зміну видового складу мікроорганізмів ґрунту, але на розвиток вегетативних клітин, проростання спор, ріст, розмноження і виживання окремих видів [31].

У традиційному сільському господарстві за систематичного використання мінеральних добрив та хімічних засобів захисту рослин у ґрунті агроценозів можуть виникати сайд-ефекти: зміна структури мікробіому, зниження його диверзитності, порушення функціональних параметрів [30; 12].

Внесення гною як органічного добрива у ґрунт, з одного боку, покращує його родючість, сприяє збільшенню продуктивності культурних рослин, а з іншого, може бути джерелом поширення

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

антибіотикорезистентних мікроорганізмів, які становлять небезпеку не лише для навколишнього природного середовища, а також є потужним чинником ризику для здоров'я людини [44; 43].

Оскільки, ризосферний ґрунт є одним із найважливіших учасників аделопатичної взаємодії рослин, у ньому відбувається обмін метаболітами між культурними рослинами та мікроміцетами. Сорти та гібриди сільськогосподарських рослин здатні істотно впливати на структуру і функціонування мікробних популяцій у ризосферному ґрунті завдяки сполукам, які виділяються з кореневої системи культурних рослин, чисельність різних еколого-трофічних і фізіологічних груп мікроорганізмів та їх видове різноманіття. Кількісний склад мікроорганізмів у ґрунті залежить від багатьох чинників, серед яких важливу функцію виконують технології вирощування культур, екзометаболіти рослин та ґрунтово кліматичні умови.

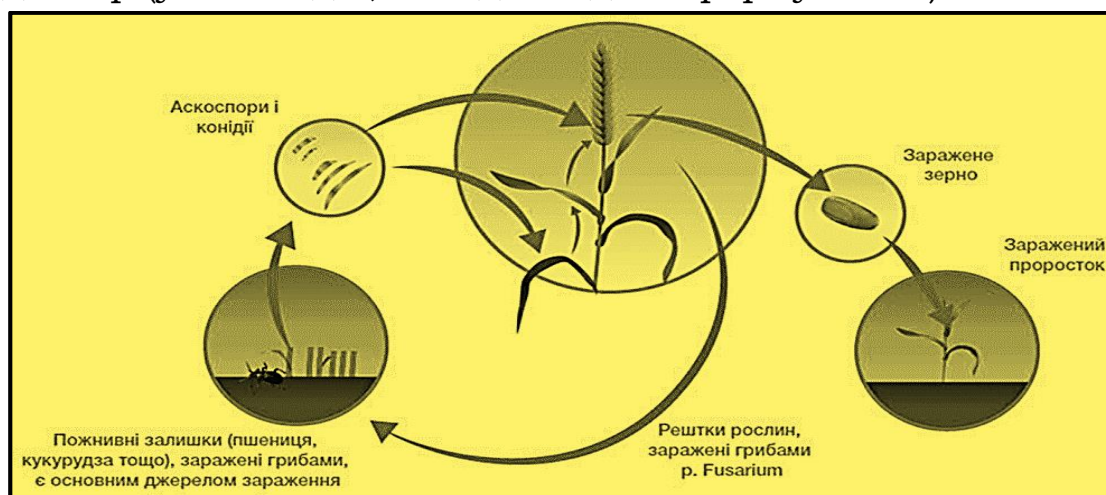
В останні десятиріччя для вирішення різних аспектів проблеми біотестування природних екосистем дедалі частіше залучаються мікроміцети [28]. Значна увага приділяється ґрунтовим мікроміцетам як тест-організмам для якісної і кількісної оцінки дії різних видів антропогенного забруднення та розглядається можливість їх використання для екологічних прогнозів. Накопичення в середовищі забруднювачів з мутагенними властивостями створює передумови для збільшення темпів мутагенезу, що у фітопатогенних мікроорганізмів може призвести до появи нових рас із підвищеною агресивністю. У зв'язку з цим антропогенно змінені біоценози, де відбувається персистентне виникнення та резервація потенційно небезпечних патогенних рас грибів, потребують проведення постійного вивчення зміни у життєвих циклах популяцій патогенних грибів [37].

У всьому світі основною проблемою є забруднення харчових продуктів фузаріозними мікотоксинами, зумовлено розвитком фузаріозів зернових культур. Фузаріоз зерна за багатьма аспектами є унікальним захворюванням рослин, що й зумовлює значні труднощі його вивчення. Однією з таких особливих рис є специфічна етіологія, а саме участь у патогенезі комплексу

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

представників різних видів *Fusarium*. Ураження рослин фузарієвими грибами не лише призводить до втрат урожаю, але й значно погіршує посівну і харчову якість зерна, тому у всьому світі розглядається як одне з найнебезпечніших захворювань сільськогосподарських культур [41; 10].

Гриби роду *Fusarium* частіше існують в анаморфній (нестатевій) стадії розвитку, що включає три основні фази (рис. 4.9): проростання конідій, ріст і розвиток вегетативного міцелію та спороношення, тобто формування конідій та хламідоспор (у тих видів, які здатні до їх формування).



**Рис. 4.9. Анаморфна (нестатєва) стадія розвитку грибів роду *Fusarium***

Проте трапляється і телеоморфна (статєва, або сумчаста) стадія. Статєвий цикл наявний менше ніж у 20 % представників роду *Fusarium*, тоді як більшості фузарієвих грибів притаманні лише конідіальне спороношення і відсутність статєвої стадії.



Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**



**Рис. 4.10. Телеоморфна (статева або сумчаста) стадія розвитку грибів роду *Fusarium***

Види фузарієвих грибів, у яких у життєвому циклі наявна така стадія, у кінці вегетаційного періоду, а також після збирання врожаю на уражених рослинах формують плодові тіла (перитеції), в яких містяться аски з аскоспори. Статева стадія забезпечує грибам рекомбінацію генетичного матеріалу, що може призводити до хромосомних перебудов. Завдяки цьому забезпечується генетична мінливість грибів, що дає змогу їм постійно пристосовуватися до умов довкілля, набувати резистентності до фунгіцидів та інших засобів. Значні зусилля вчених спрямовані на вивчення морфологічних особливостей, біології, біохімії, фізіології, генетики грибів роду *Fusarium*, а також пошук шляхів обмеження їхньої чисельності в агробіоценозах та зниження кількості [33].

Оцінку на «життєздатність» популяцій М. Сулей рекомендує здійснювати для таких категорій видів:

- види, представники яких створюють умови, необхідні для життєдіяльності організмів низки інших видів;
- види-мутуалісти, представники яких своєю життєдіяльністю підвищують життєстійкість (наприклад, сприяють розселенню чи відтворенню) інших видів;

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

- хижаки або паразити, які регулюють чисельність популяцій інших видів і відсутність яких веде до падіння видового різноманіття;

- види, представники яких з точки зору людини мають духовну, естетичну, рекреаційну або господарську цінність;

- рідкісні види або такі, що опинилися під загрозою зникнення.

Ці категорії видів засновані на життєвому постулаті «різноманітність – завжди на благо». При цьому перші три є суто екологічними, четверта категорія є елементом раціонального природокористування, а п'ята – виходить насамперед з норм етики і уявлень про самостійну, спочатку властиву видам цінність (соціальна категорія). В такому поділі легко проглядається схема «блоку» екологічних наук.

Раціональна експлуатація біотичних ресурсів, призупинення росту чисельності особин окремих видів, які з позиції людини є шкідниками сільськогосподарських культур, тварин тощо, а також охорона рідкісних, ендемічних, реліктових і видів, що знаходяться під загрозою зникнення, вимагають глибоких знань організації та динаміки популяцій. Без таких знань будь-які заходи щодо керування біотичними ресурсами, охорони будуть малоефективними [2].

Під поняттям **«керування популяціями»** розуміємо комплекс науково обґрунтованих заходів, спрямованих на підтримання життєздатності популяції.

Керування популяціями доцільно застосовувати як у випадку їх охорони, так і в разі їх експлуатації. Під час експлуатації природних популяцій виникають три проблеми, які необхідно вирішити:

- підвищення щільності малих і популяцій, що зникають;
- отримання сталого рівня промислу (сировини, особин, частин особин (для ботанічних об'єктів тощо), або рівня «врожаю» для популяцій, які експлуатують);
- зниження щільності популяцій, які надмірно численні та швидко зростають.

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

Ці три проблеми актуальні і для охорони популяцій.

**ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ**



1. Опишіть експоненційне та логістичне зростання чисельності популяції.
2. Яке явище носить назву поліморфізм популяції?
3. Назвіть внутрішньопопуляційні групи?
4. Наведіть форму регуляції чисельності популяції?
5. Поясніть термін «стратегія життя виду»? Опишіть як змінює мікроміцет стратегію впродовж життєвого циклу.

**ЛІТЕРАТУРА ДО РОЗДІЛУ 4**

1. Білявський Г.О., Фурдуй Р.С., Костіков І.Ю. Основи екології: Підручник. Київ: Либідь. 2004. 408 с.
2. Грубінко В.В. Стійкість екосистеми як функція гетерогенності (різноманіття) та продуктивності. Сучасні досягнення екології та їх імплементація у природничу освіту : матеріали науково-методичного семінару 24 квітня 2014 року. Видавничий відділ ТНПУ ім. В. Гнатюка. Тернопіль, 2014. С. 9–15.
3. Дмитрах Р.І. Завдання і методи досліджень статевої диференціації популяцій трав'яних видів рослин. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. 2013. Вип. 4(11). С. 21–28.
4. Загальна мікробіологія, вірусологія, імунологія. Вибрані лекції: навч. посіб. Одеса: Одес. держ. ун-т. 2002. 298 с.
5. Колесник А.В. Популяційна біологія : метод. вказівки для самост. роботи / рец. : І. В. Бесеганич; М-во освіти і науки України, Ужгород: ДВНЗ "Ужгор. нац. ун-т", Біологічний фак-т. Говерла. 2014. 32. с.
6. Лазаренко С.В., Макаренко О.С. "Аналіз логістичного антисипаційного рівняння із сильною антисипацією." *Наукові вісті Національного технічного університету України Київський політехнічний інститут*. 2012. С. 91–96.  
URL:<https://ela.kpi.ua/bitstream/123456789/36852/1/2012-4-16.pdf>.
7. Лутц М. Вивчаємо Python. Т. 1. 2019. 832 с.

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

8. *Лутц М.* Вивчаємо Python. Т. 2. 2020. 720. с.
9. *Мацюра М.В.* "Комп'ютерне моделювання чисельності деяких видів навколоводних птахів." *Ґрунтознавство*. 2011. № 1-2. С. 101–106.
10. *Патика В.П., Омелянець Т.Г.* Екологічні основи застосування біологічних засобів захисту рослин як альтернативи хімічним пестицидам. *Агроекологічний журнал*. 2005. Вип. 2. С. 21–24.
11. *Патика В.П., Омелянець Т.Г., Гриник І.В., Петриченко В.Ф.* Екологія мікроорганізмів: посіб. за ред. В.П. Патики. Київ: Основа. 2007. 192 с.
12. *Пересипкін В.Ф.* Сільськогосподарська фітопатологія. Київ: Аграрна освіта. 2000. С. 303.
13. *Піковський М.Й., Кирик М.М.* Екологія фітопатогенних грибів: метод. реком. Київ, 2006. 25 с.
14. *Сафранов Т.А., Губанова О.Р., Лукашов Д.В.* Еколого-економічні основи природокористування: навч. посіб. для студ. вищ. навч. закл. Львів: «Новий Світ 2000». 2013. 302 с.
15. *Сидоров М.В.-С.* Основи математичного моделювання для соціологів: використання логістичної моделі Ферхюльста для прогнозу розвитку популяції без зовнішнього впливу. *Актуальні проблеми соціології, психології, педагогіки*. 2015. Вип. 1(26). С. 37–49.
16. *Скляр В.Г., Злобін Ю.А.* Внутрішньопопуляційна структура та методика вивчення у деревних лісоутворюючих видів. *Чорноморський ботанічний журнал*. 2013. Вип. 9. №. 3. С. 316–329.
17. *Царик Й.В.* Популяційна екологія. Керування популяціями: навч. посіб. Львів: Видавничий центр ЛНУ ім. І. Франка. 2004. 101 с.
18. *Царик Й.В.* Консорція як елементарна одиниця еволюції екосистем. *Біологічні студії*. 2017. Вип. 11. № 2. С.141–144.
19. *Цигічко Г.О.* Зміни функціональної структури мікробних угруповань чорнозему типового залежно від систем удобрення. *Агрехімія і ґрунтознавство*. 2013. Вип. 79. С. 102–105.
20. *Широбокова В.В.* Нова книга. Вінниця, 2011. С. 299–307.

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

21. Шабанов Д.А., Кравченко М.О. Екологія: біологія взаємодії: підруч. онлайн. 2021. URL:<https://batrachos.com/help-books-ecology>.
22. Юрков А.П., Якобі Л.М., Дзюбенко Н.І., Шишова М.Ф., Проворов Н.А., Кожем'яков А.П., Завалін А.А. Поліморфізм популяції Павловської люцерни хмелеподібної за показниками продуктивності, мікоризації та ефективності симбіозу з *Glomus intraradices*. *Сільськогосподарська біологія*. 2011. Вип. 46 (3). С. 65–70.
23. Barrios E. Soil biota ecosystem services and land productivity. *Ecol. Econ*, 2007. Vol. 64. P. 269–285. DOI:<https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.03.004>.
24. Bridge P., Spooner B. Soil fungi: diversity and detection. *Plant. Soil*. 2001. Vol. 232. P. 147–154.
25. Chen J., Blackmore D. On the exponentially self-regulating population model. *Chaos, Solitons Fractals*, 2002. Vol. 14(9) P. 1433–1450.
26. Coleman D.C., Crossley D.A., Hendrix P.F. Fundamentals of soil ecology. Elsevier Academic. Amsterdam, 2004. 250 p.
27. Crowder D.W., Northfield T.D., Strand M.R., Snyder W.E. Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. *Nature*. 2010. Vol. 466. P. 109–112.
28. Dighton J. Fungi in ecology processes. Basel: Marcel Dekker Inc. New York, 2003. 434 p.
29. Dimitrova N.R. Untersuchungen zur Charakterisierung ausgewählter pflanzlicher Inhaltsstoffe aus Pflanzen der Gattung Allium: dissertation doctor rerum naturalium: 29.05.13. Otto-von-Guericke-Universität Magdeburg, 2013. 147 p.
30. *Fao Statistical Programme of Work 2016–2017*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2017 69 p.
31. Ge X.-J., Zhang L.-B., Yuan Y.-M. Strong genetic differentiation of the East-Himalayan *Megacodon stylophorus* (Gentianaceae) detected by Inter-Simple Sequence Repeats (ISSR). *Biodivers Conserv*, 2005. Sci. 14. P. 849–861.

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

32. *Helyer N., Cattlin N.D., Brown K.C.* Biological control in plant protection: a colour handbook. *CRC Press*. London, 2014. 276 p. DOI: <https://doi.org/10.1201/b16042>.
33. *Hirao A.S., Kudo G.* Landscape genetics of alpine snowbed plants: comparisons along geographic and snowmelt gradients. *Heredity*. 2004. Vol. 93. P. 290–298.
34. *Hall M., Nordahl O., Larsson P., Forsman A., Tibblin P.* Intra-population variation in reproductive timing covaries with thermal plasticity of offspring performance in perch *Perca fluviatilis*. *Journal of Animal Ecology*. 2021. Vol. 90(10). P. 2236–2347. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13542>.
35. *Kelly J.J., Haggblom M.M., Tate R.L.* Effects of heavy metal contamination and remediation on soil microbial communities in the vicinity of a zinc smelter as indicated by analysis of microbial community phospholipid fatty acid profiles. *Biology and Fertility of Soils*. 2003. Vol. 38. №2. P. 65–71. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00374-003-0642-1>.
36. *Kery M., Matthies D., Spillmann H.-H.* Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *J. Ecol.* 2000. Vol. 88. P. 17–30.
37. *Krauss J.* Decreased functional diversity and biological pest control in conventional compared to organic crop fields. *PLoS*, 2011. Vol. 6(5). DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019502>.
38. *Kumar S., Tamura K., Nei M.* MEGA 3: Integrated software for molecular evolution genetics analysis and sequences alignment. *Briefin. Bioinf*, 2004. Vol. 5(2). P. 150–163. DOI: <https://doi.org/10.1093/bib/5.2.150>.
39. *Li Y, Li L.-F., Chen G.-Q., Ge X.-J.* Development of ten microsatellite loci for *Gentiana crassicaulis* (Gentianaceae). *Conserv. Genet.* 2007. Vol. 8(6). P. 1499–1501. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10592-007-9313-3>.
40. *Mukherjee P.K., Zaid R., Koren R., Kligun E., Gupta R., Leibman-Markus M., Horwitz B.A.* Gliotoxin, an immunosuppressive fungal

Розділ 4.  
**ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ  
ПОПУЛЯЦІЙ**

---

- metabolite, primes plant immunity: evidence from *Trichoderma virens*-tomato interaction. *ASM-Journals.mBio*. 2022. Vol. 13(4).
41. *Ma L.J., Geiser D.M., Proctor R.H., Rooney A.P.* Fusarium Pathogenomics. *Microbiol*, 2013. Vol. 67. P. 399–416. DOI:<https://doi.org/10.1146/annurev-micro-092412-155650>.
42. *Mortimer M., Begon M., David J Thompson.* Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants. *Publisher, John Wiley Sons*, 2009. 256 p.
43. *Nannipieri P., Ascher J., Ceccherini M. T.* Microbial diversity and soil functions. *European Journal of Soil Science*, 2003. P. 655–670. DOI: <http://doi.org/10.1046/j.1351-0754.2003.0556.x>
44. *Pandey S.N.* Diversity, functions, and stress responses of soil microorganisms. Plant microbiome: Stress response. *Microorganisms for Sustainability*. 2018. Vol. 5. P. 1–19. DOI:[http://doi.org/10.1007/978-981-10-5514-0\\_1](http://doi.org/10.1007/978-981-10-5514-0_1).
45. *Peakall R., Smouse P.E.* GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecol. Notes*. 2005. Vol. 6. P. 288–295.
46. *Schluter P.M., Harris S.A.* Analysis of multilocus fingerprinting data sets containing missing data. *Mol. Ecol. Notes*. 2006. Vol. 6. P. 569–572. DOI:<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01225.x>.

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

У 1935 р. англійський ботанік А. Тенслі вперше ввів в екологію термін **«екосистема»**. Екосистеми є основними структурними одиницями які складають біосферу. Тому поняття про екосистеми надзвичайно важливе для аналізу всього різноманіття екологічних явищ. Під системою, взагалі, розуміють упорядковано взаємодіючі і взаємозалежні компоненти що утворюють єдине ціле. Співтовариство живих організмів і неживе середовище, що функціонують спільно й утворюють екологічну систему або екосистему [1].

**Екосистема** – це комплекс організмів і водночас середовище їхнього існування з усіма взаємозв'язками і взаємодією між ними. Найбільш важливою ознакою екосистем є їхнє формування з живих організмів із різними типами живлення. У природі до екосистем обов'язково входять: продуценти, що забезпечують акумулювання сонячної енергії та створення органічної речовини; консументи, що здійснюють її переробку; редуценти, що утилізують відходи життєдіяльності продуцентів і консументів. Існує декілька визначень, що таке екосистема [2].

**I.** Екосистема – єдиний природний організм, створений за тривалий період живими організмами і середовищем їхнього існування і де всі компоненти тісно пов'язані шляхом обміну речовиною та енергією [3].

**II.** Екосистема – сукупність організмів, що спільно живуть, і умов їхнього існування, що знаходяться в закономірному взаємозв'язку один з одним і утворюють систему взаємообумовлених біотичних і абіотичних явищ і процесів.

**III.** Екосистеми – термодинамічно відкриті, цілісні системи, що існують за рахунок надходження з навколишнього середовища енергії і частково речовини і які саморозвиваються і саморегулюються. Розмір екосистеми визначається тим простором, за наявності якого можливе здійснення процесів саморегуляції і самовідновлення сукупності складових компонентів і елементів екосистеми, що створюють середовище [4].

**Екологічним системам притаманні такі властивості:**



## ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ

- ❖ **цілісність (відокремленість, автономність)** означає певну замкненість сукупності компонентів, які складають екологічну систему;
- ❖ **функціональність (цілеспрямованість)** визначає мету існування екосистеми;
- ❖ **продуктивність** – властивість виробляти певну продукцію згідно мети екосистеми;
- ❖ **енергоспроможність** – властивість екологічної системи сприймати, переробляти, засвоювати зовнішню енергію. а також віддавати її за межі системи;
- ❖ **емерджентність** – здатність екосистеми отримувати нові, що до складових системи, властивості;
- ❖ **самоорганізованість** – здатність екосистеми пристосовуватися до змін зовнішнього середовища в певних межах, зберігати структуру й функціональні властивості, тобто життєдіяльність в умовах довкілля, чинити опір зовнішньому впливові;
- ❖ **відкритість;**
- ❖ **ієрархічність (багаторівневість)** [6;7].

### 5.1. ОСНОВНІ СКЛАДОВІ ЕКОСИСТЕМИ. КЛАСИФІКАЦІЯ ТА ХАРАКТЕРИСТИКА ЕКОСИСТЕМ

**Екосистема** – головна функціональна одиниця в екології, єдиний природний комплекс, утворений живими організмами та середовищем існування, в якому живі та неживі компоненти пов'язані між собою обміном речовин, енергією та інформацією.

Екосистеми бувають різноманітних розмірів, простими і складними. Всі вони утворюють на поверхні планети строкату мозаїку. При цьому в одній природній зоні зустрічається багато схожих екосистем. Вони можуть об'єднуватися в однорідні комплекси або можуть бути розділені іншими екосистемами.

**Біосфера**, як глобальна екосистема, складається з **наземних і водних екосистем** (рис. 5.1).

Кожний тип екосистем характеризується певними угрупованнями рослин і тварин, що адаптуються до умов навколишнього середовища, трофічні ланцюги яких починаються

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

з продуцентів, і екосистеми, ланцюги живлення яких починаються з детритоядних організмів.



**Рис. 5.1. Схема видів екосистем за походженням**

**Наземні:**

1. Ліси – займають 28% території суходолу;
2. Відкриті території – займають 17% території суходолу;
3. Землі, що обробляються – займають 10% території суходолу;
4. Пустелі й напівпустелі – займають 45% території суходолу [8].

**Водні:**

1. Прісноводні;
2. Морські.

В екології екосистеми класифікують у відповідності до схожості їх структури. Наземні екосистеми або **біоми**.

Найголовнішим фактором, що визначає види та чисельність рослин і тварин в наземних екосистемах, є клімат. **Клімат** – це усереднені щоденні погодні умови за довгий період часу (звичайно за 30 років) для певної території Землі [9].

Виділяють три основних типи великих наземних екосистем: **ліс, степ і пустеля**.

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

Основною характеристикою, що визначає приналежність екосистеми до одного з цих типів, є середньорічна кількість опадів та видовий склад рослинності.

Для **лісових екосистем** кількість опадів є найбільшою і звичайно перевищує 75 см на рік. **Степові екосистеми** знаходяться у регіонах, де середньорічна кількість опадів коливається від 25 до 75 см, а **пустелі** займають бідні на опади території – менше ніж 25 см на рік.

Кількість опадів разом із середньою річною температурою призводять до подальшої типізації лісів, степів та пустель на : тропічні, помірні та полярні. Полярний степ називають тундрою, тропічний степ – саваною, північний хвойний ліс – тайгою, тропічний вологий ліс – гілеєю [10].

**Існують різноманітні підходи до класифікації екосистем:**

**1.** По розміру мікроекосистеми (калюжа, ставок), мезоекосистеми (ліс, озеро), макроекосистеми (континент, океан). Континентальні екосистеми, глобальна екосистема – біосфера.

**2.** По ландшафту: північні хвойні ліси, тундра, листяні ліси, тропічні ліси вологі, тропічні ліси сухі, прерії, савани, пустині, вічнозелені чагарники, гірські ліси (вказані тільки континентальні екосистеми, водяні не вказані).

**3.** По енергії:

- Природні екосистеми, рухомі енергією Сонця, несубсидовані іншими видами енергії. Природні екосистеми, які отримують тільки енергію Сонця. Це відкриті океани, великі площі гірських лісів, глибокі озера. Вони займають понад 70% площі земної кулі й мають низьку продуктивність. Однак значення їх на планеті велике, оскільки вони беруть участь у кругообігу води, формують клімат, очищують повітря, підтримують гомеостаз біосфери;

- Природні екосистеми, рухомі енергією Сонця, субсидовані іншими джерелами природної енергії (вітер, дощ, припливів, прибою, течій та ін.). Прикладом такої екосистеми можуть бути естуарії;

- Екосистеми рухомі енергією Сонця і субсидовані додатковою енергією людиною (це **агроекосистеми**);

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

4. Індустріально-міські екосистеми, рухомі енергією палива (копальневим, ядерним ...). Залежно від роду діяльності людини антропогенні екосистеми поділяють на:

- ❖ промислові (екосистеми металургійного заводу, харчового виробництва та ін.);
- ❖ сільськогосподарські (агроценози, птахофабрики, тваринницькі ферми та ін.);
- ❖ міські екосистеми – урбоекосистеми (екосистеми комунального господарства, житлового будинку та ін.).

Декілька слів окремо про **агроекосистеми**. Вони займають 10% території суходолу. Це штучні екосистеми на початкових стадіях сукцесійних перетворень. Їх стабільність підтримується людиною. Це сад, город, пасовища, луки, теплиці [10,11].

Раніше від інших індустріальних екосистем були створені сільськогосподарські екосистеми з метою забезпечення потреб у продуктах харчування. **Агроценози** (грец. «агрос» - поле і «ценоз» – загальний) – це ценози, що утворюються і підтримуються людиною завдяки розробленій нею системі агротехнічних та агрохімічних заходів. Вони характеризуються видовою бідністю і одноманітністю, що зумовлює слабку стійкість агроценозів, збільшення кількості шкідників і бур'янів. Без постійного втручання людини вони руйнуються і зникають.

Агроценози характеризуються високою продуктивністю одного або кількох видів рослин і тварин та постачають людству до 90% продуктів харчування [12].

**Компоненти екосистеми.** З біологічної точки зору в складі екосистем виділяють такі компоненти:

1. Неорганічні речовини (кисень, азот, вуглекислий газ, вода, фосфор, вуглець і ін.), що вступають у кругообіги;
2. Органічні сполуки (білки, вуглеводи, ліпіди та ін.);
3. Повітряне, водяне і субстрактне середовище, яке включає кліматичний режим і інші фізичні чинники;
4. Продуценти – автотрофні (тобто ті, що харчуються самостійно) живі організми, переважно зелені рослини, що можуть створювати біомасу з простих хімічних елементів шляхом фотосинтезу;

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

**5.** Макроконсументи – гетеротрофні (ті, що харчуються не самостійно) організми, в основному, це тварини (фаготрофи);

**6.** Мікроконсументи або редуценти – гетеротрофні організми (бактерії, грибки...), що одержують енергію або під час розкладання мертвих тканин продуцентів або макроконсументів, або шляхом поглинання розчиненої органічної речовини (ці організми ще називаються сапротрофами) [13].

**У функціональному плані виділяють такі компоненти:**

- 1.** Потоки енергії;
- 2.** Кругообіги речовини;
- 3.** Живі організми;
- 4.** Керуючі ланцюги зворотних зв'язків;
- 5.** Інформаційні потоки.

Компоненти екосистеми знаходяться у визначених взаємозв'язках і взаємодії, що і є структурою екосистеми. Структура зв'язує компоненти системи, надаючи їм спільність і цілісність. Стійкість взаємозв'язків і взаємодії компонентів, тобто структура, перешкоджає постійній зміні компонентів, утримуючи ці зміни у визначених межах, і зберігаючи екосистему від розпаду.

У структурному плані екосистеми можуть ділитися на підсистеми і блоки, що грають роль “цеглинок”. У число структурних елементів входять **популяції, консорції** (сукупність різнорідних організмів, тісно пов'язаних між собою і залежних від центрального члена співтовариства, екологічно і просторово відособлена частина фітоценозу, що складається з рослин однієї або декількох близьких життєвих форм), **яруси рослинності** [14].

**Екосистеми бувають:**

- **монодомінантні** – екосистеми з одним основним видом продуцента (монокультура);
- **олігодомінантні** – екосистеми з декількома основними видами продуцентів і консументів (у поняття варто було б включити і редуцентів);
- **полідомінантні** – екосистеми, у котрих немає чіткої переваги невеличкого числа видів над іншими. Ці екосистеми багаті розмаїтістю живих організмів, вони ще називаються **бездомінантними**.

Для нормального функціонування будь-якої екосистеми в ній повинно існувати стільки і таких видів, скільки і яких необхідно для максимального використання енергії, яка надходить і забезпечення кругообігу речовини. Всі живі організми за способом живлення (з функціональної ролі) поділяються на дві групи – автотрофів (від грецьких слів *аутос* – сам і *трофо* – харчування) і гетеротрофів (від грецького слова *гетерос* – інший) [15].

**Автотрофи** – це організми для синтезу органічної речовини використовують неорганічний вуглець, це – продуценти екосистеми. По використовуваному джерелу енергії вони, в свою чергу, також діляться на дві групи.

**Фотоавтотрофи** використовують світло. Це зелені рослини, ціанобактерії, а також багатопофарбовані бактерії, що мають хлорофіл (та інші пігменти) і засвоюють сонячну енергію. Процес, при якому відбувається її засвоєння, називається фотосинтезом.

**Хемоавтотрофи** використовують хімічну енергію окислення неорганічних речовин (сірки, сірководню, аміаку, заліза та ін.). Це сірчані бактерії, водневі бактерії, залізобактерії, нитрифікуючі бактерії тощо. Хемоавтотрофи відіграють головну роль в екосистемах підземних вод, а також в особливих екосистемах рифтових зон дна океану, де з розломів плит виділяється сірководень, який окислюють сірчані бактерії. У наземних екосистемах істотну роль відіграють нитрифікуючі бактерії.

**Гетеротрофи.** Ці організми харчуються готовими органічними речовинами, які синтезовані продуцентами, і разом з цими речовинами отримують енергію. Гетеротрофи в екосистемі є консументами (від латинського слова *консум* – споживаю), що споживають органічну речовину, і редуцентами, розкладаючи його до простих сполук.

**Фітофаги (рослиноїдні).** До них відносяться тварини, які харчуються живими рослинами. Серед фітофагів є і невеликі організми, такі, як тля або коник, і гіганти, такі, як слон, корова, кінь, вівця, кролик. Головні фітофаги у водних екосистемах – це мікроскопічні організми рослиноїдного планктону, що харчуються водоростями. Є в цих екосистемах і великі фітофаги, наприклад, риба – білий амур, що поїдає рослини, якими

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

заростають зрошувальні канали. Важливий фітофаг – бобер. Він харчується гілками дерев, а зі стовбурів споруджує греблі, регулюючи водний режим території.

**Зоофаги (хижаки, м'ясоїдні)** – дуже різноманітні. Це і дрібні тварини, що харчуються амебами, хробаками або рачками. І великі, такі, як вовк, хижаки, що харчуються більш дрібними хижаками, називаються хижаками другого порядку. У водних екосистемах широко поширені зоофаги-фільтрувальники, у складі цієї групи – і мікроскопічні рачки і кит [16; 17].

**Характеристики екосистем наступні:**

Важливою характеристикою екосистем є розмаїття видового складу. Вчені виявили деякі закономірності в існуванні екосистем різного рівня:

❖ Чим різноманітніші умови біотопів у межах екосистеми, тим більше видів містить відповідний біоценоз. Яскравим прикладом є тропічні ліси, де живе більшість існуючих видів тварин і рослинності.

❖ Чим більше видів містить екосистема, тим менше особин нараховують відповідні видові популяції. Так, у системах із малою видовою розмаїтістю (пустелі, степи, тундри) деякі популяції досягають великої чисельності, а в тропічних лісах популяції, зазвичай, нечисельні.

❖ Чим більша розмаїтість біоценозу, тим більша екологічна стійкість екосистеми. Так, екосистема моря стійкіша за екосистему озера, тому що її населяють різноманітні види тварин, а рослинний світ її надзвичайно багатий.

❖ Експлуатовані людиною системи, що представлені одним видом або дуже малим їх числом (агроценози з землеробськими монокультурами), нестійкі за своєю природою і не можуть самопідтримуватися. Тому людям слід бути особливо дбайливими щодо таких екосистем.

❖ Жодна частина екосистеми не може існувати без іншої. Якщо з якоїсь причини відбувається порушення структури екосистеми, зникає група організмів, вид, то все угруповання може дуже змінитися або навіть зруйнуватися.

За спільністю основних структурних ознак, специфічністю флори та фауни, особливостями функціонування і подібними

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

географічно-кліматичними умовами екосистеми об'єднують у біоми [18].

**Біоми** – це надекосистемне утворення до, якого входять подібні екосистеми.

Залежно від природних та кліматичних умов виділяють біоми: **наземні** (біоми суходолу), **прісноводні** (біоми водойм) та **морські**.

Кожен з цих біомів поділяється на типи:

1. Тундра: арктична та альпійська;
2. Бореальні хвойні ліси (тайга);
3. Листопадний ліс помірної зони (Західна Європа, Східна Азія, Схід США);
4. Степ помірної зони (в Євразії) та їх аналоги прерії (Північна Америка), пампаси (Південна Америка) і туссокі (Нова Зеландія);
5. Чапараль – райони з дощовою зимою та засушливим літом (Середземномор'я, південний берег Австралії, Каліфорнія, Мексика, Грузія);
6. Тропічний грасленд та савани (Центральна та Східна Африка, Південна Америка, Австралія, Індія);
7. Пустеля (пустелі Близького Сходу, Центральної Азії, пустеля Сахара, Північ Мексики та ін.);
8. Напіввічнозелені тропічні ліси (тропічна частина Азії, Центральна Америка);
9. Вічнозелені тропічні дощові ліси (Центральна Африка, острови Індійського і Тихого океану, екваторіальна Африка, Південно-Східна Азія) [19].

**Прісноводні біоми:**

1. Стоячі води (озера, ставки, водосховища та ін.);
2. Текучі води (річки, струмки, джерела);
3. Заболочені угіддя (болота, болотисті ліси, приморські луки – марші).

**Морські біоми:**

1. Відкритий океан (пелагічна екосистема);
2. Води континентального шельфу (прибережні води);
3. Райони апвіланга – це межа між прісноводними і морськими екосистемами;
4. Естуарії (прибережні бухти, витоки річок, лимани та ін.);



5. Глибоководні рифтові зони (на глибині 3 тис. метрів і більше) [20].

### **5.2. БІОГЕОЦЕНОЗ ТА ЕКОСИСТЕМА – ЯК СТРУКТУРНІ ЕЛЕМЕНТИ БІОСФЕРИ**

Певне угруповання рослин, тварин або мікроорганізмів одного виду називається популяцією. У природному середовищі популяція, так само як і окремі особини, не може існувати ізольовано, а обов'язково взаємодіє з іншими популяціями. Члени угруповання так тісно взаємодіють із середовищем проживання, що біоценоз часто важко розглядати окремо від біотопу. Наприклад, ділянка землі – це не просто «місце», але і певна кількість ґрунтових організмів і продуктів життєдіяльності рослин і тварин. Тому їх об'єднують під назвою біогеоценозу: **«біотоп + біоценоз = біогеоценоз»**. Поняття біогеоценозу ввів російський учений В. Сукачов у 1942 р. [21].

**Біогеоценоз** – сукупність на визначеній частині земної поверхні однорідних природних явищ (склад атмосфери, гірських порід, рослинності, тваринного світу та світу мікроорганізмів), які мають свою специфіку взаємодій компонентів і визначений тип обміну речовин та енергії, перебуває в поспішному русі і розвитку.

Отже, **біогеоценоз** – це елементарна наземна екосистема, наземна форма існування природних екосистем. Якщо погодитися з тим, що екосистема є об'єктом вивчення екології, то доведеться визнати, що всі живі організми (рослинного, тваринного і мікробного походження) перебувають у постійній взаємодії між собою, і з усіма останніми космічними факторами середовища існування. Крім того, вони виконують величезну роботу, пов'язану з обміном речовини і перетворенням її в енергію, що не дає підстав обмежуватися лише констатацією зв'язків живих організмів з корисними факторами у вигляді єдиної фізичної системи [22].

Отже, терміни **«біогеоценоз»** і **«екосистема»** можна вважати синонімами лише в тому випадку, коли вони розглядаються як біоценоз, який займає певну ділянку земної поверхні з подібними атмосферними, літосферними, гідросферними умовами і

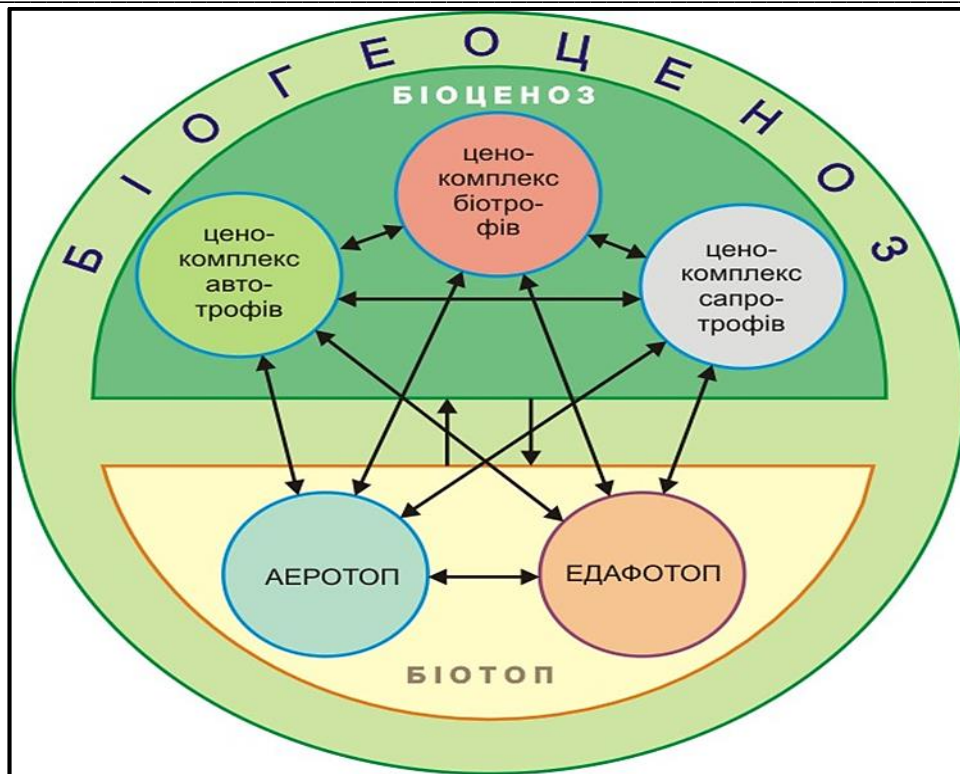
**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

характеризується однорідністю взаємозв'язків і взаємовпливів усередині біоценозу та зв'язків з його середовищем місцезростання, наявністю в цьому комплексі живої і неживої природи кругообігу речовини й енергії. Хоча біогеоценоз – це однорідна ділянка земної поверхні, але її однорідність є відносною, оскільки в середині біогеоценозу немає жодної істотної біоценологічної, геоморфологічної, гідрологічної і ґрунтово геохімічної межі [23].

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 натурі».

Однією із загальних і обов'язкових ознак біогеоценозу є взаємодія автотрофних і гетеротрофних ланок. Науку про біогеоценози називають **біогеоценологією**. Вона вивчає біоценотичні процеси, які відбуваються в кожному конкретному біогеоценозі (екосистемі), зокрема продуктивність, обмін речовиною та енергією. Деякі автори біогеоценоз ототожнюють з екосистемою (Ю. Одум, В. Кучерявий). Отоп (атмосферу) і едафотоп (ґрунт) [24].

Положення В.М.Сукачова про те, що обмін речовиною і енергією є такою ж характерною властивістю біогеоценозу, як і склад рослин і тварин, а також специфіка взаємозв'язків і взаємодії між ними має принципове значення, оскільки саме участь усіх взаємодіючих організмів у речовинно-енергетичному обміні функціонально об'єднує їх в єдину систему, яка включає їх та абіотичне середовище (рис.5.2).



**Рис. 5.2. Схема будови біогеоценозу (за В. М. Сукачевим).**

Однак, структура біогеоценозу, тобто склад утворюючих його видів, властивості кожного середовища і особливості взаємодії між ними, визначають специфіку речовинно-енергетичного обміну [25; 26].

Територія, на якій існує біогеоценоз називають **екотоп**. Біогеоценоз є сукупність біоценозу і екотопа. Термін **екотоп** був запропонований Г. Н. Висоцьким, проте у англійській літературі його авторами вважають Соренсена або Тенслі.

**Екотоп** – це однорідний за абіотичними факторами простір середовища, зайнятий біоценозом, який включає кліматотоп (атмосферу) і едафотоп (ґрунт).

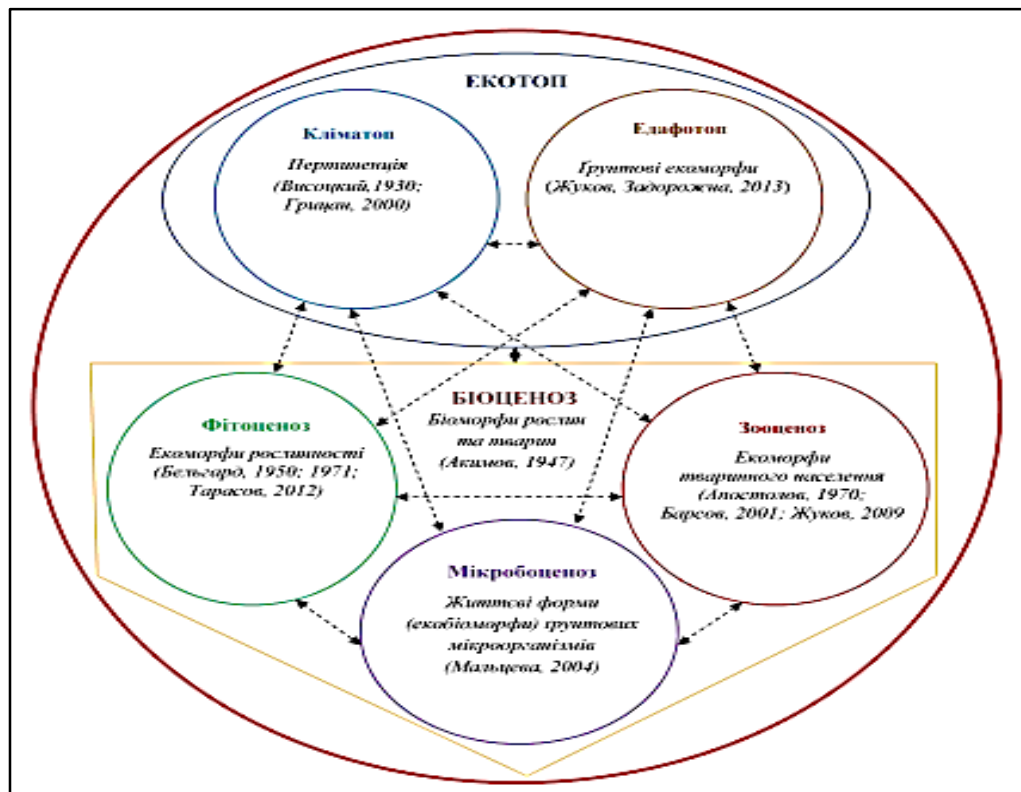
Передусім кліматотоп складається з геліотопу і термотопу, а едафотоп – з гігротопу і трофотопу. В. Н. Сукачев розглядає біотоп як зоологічний еквівалент ботанічного терміна екотоп. Однак, історія і практика використання цих термінів дозволяє їх інтерпретувати як еквівалент абіотичних властивостей середовища в рамках континуалізму (біотоп – складова частина безрозмірного поняття екосистема) і абіотичних властивостей

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

середовища, перетворених біотою (екотоп – складова частина біогеоценозу як екосистеми в межах фітоценозу) в рамках структуралізму [27].

**Біогеоценози** – елементарні одиниці організації біосфери, що виділяються при вивченні живої природи на основі комплексного підходу. Це складна єдність живих організмів та їх середовища, внутрішньо обумовлена цілісністю якої ґрунтується на тісних взаємних зв'язках і взаємодії живих і корисних матеріальних тіл, що його складають.

Основними структурними компонентами біогеоценозу за В.М. Сукачовим є фітоценоз, зооценоз, мікробіоценоз, що у своїй єдності утворюють біоценоз, а також кліматоценоз та едафотоп, які формують екотоп (рис.5.3) [28].



**Рис. 5.3. Структура біогеоценозу за Сукачовим (1942) та концепції, які розкривають організацію складових біогеоценозу**

Деякі вчені вважають, що **біогеоценоз** – це **екосистема**, яка обмежена певним **фітоценозом**.

Наприклад: луг, ліс, болото, агроценоз – це «біогеоценоз»; космічний корабель, акваріум, водний канал – «екосистема». Але

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

великої різниці між цими поняттями немає. У зарубіжній науковій та науково-популярній літературі термін «біогеоценоз» не вживається. Використовується тільки термін «екосистема» [29].

**Біогеоценози** – системи відкриті як у вертикальних, так і в латеральних напрямках, у яких вони одержують від своїх прилеглих сусідніх і віддалених систем певну кількість енергії і матеріалів, або виносять значну масу продукції внутрішнього метаболізму за межі своїх горизонтальних кордонів.

Диліс М.В. (1973) поділяє міжекосистемні зв'язки на абіотичні і біотичні. Абіотичні зв'язки між екосистемами здійснюються завдяки рухомості повітря, води, дифузії газів. Біотичні за рахунок розселення тварин, рослин, мікроорганізмів.

Особливо велику роль у здійсненні міжбіогеоценотичних зв'язків відіграють тваринні організми. Різноманітні міжекосистемні зв'язки за допомогою тварин здійснюються таким чином. Матеріально-енергетичний обмін у процесі здійснення добових кормових кочівель, які охоплюють різні системи [30].

Наприклад, хижі птахи мають гніздові території і місця відпочинку в лісових екосистемах, а добувають їжу у степових, або на галявинах. Споживана їжа в степових системах після проходження різних відділів кишкового тракту (воло, шлунок, кишківник) у вигляді трофометаболітів залишається в лісових екосистемах.

Біогеоценоз можна розглядати як один з видів екосистеми, що має чітку територіальну прив'язку. З іншого боку, біогеоценоз можна розглядати як найнижчий рівень ієрархії екосистеми, тобто її мінімальну розмірну одиницю [31]. У цьому випадку між поняттями «біогеоценоз» та «екосистема» можна ставити знак «дорівнює».

Для кожної такої одиниці екосистеми лімітуючим є вплив власного специфічного чинника. Біогеоценози здатні швидко (впродовж декількох місяців або років) змінювати свою структурно-функціональну організацію під впливом зовнішніх чинників, що пов'язано з процесами заміщення, загибелі та ін. Водночас, такі зміни залишаються непомітними на вищих рівнях організації екосистеми й носять місцевий та короткотерміновий

характер порушень. Вони відбуваються за рахунок поступової зміни фізичного середовища під впливом біотичних угруповань з метою модифікації та створення умов для існування інших популяцій [32]. Це явище отримало назву **сукцесія** (від лат. «*сукцедо*» – наступний). Наприклад, послідовне освоєння опалого дерева грибами, бактеріями, безхребетними.

**Сукцесія** – це направлений розвиток екосистеми, результатом якого є встановлення рівноваги між біотичним угрупованням та фізичним середовищем.

У процесі сукцесії популяції організмів і типи функціональних зв'язків між ними закономірно та періодично змінюють один одного. На противагу еволюційному процесу, який є незворотним, сукцесійні процеси розвиваються циклічно (по спіралі). Наприклад, у лісі через вітровії, урагани, пожежі постійно виникають ділянки з порушеним рослинним покривом. Кожне впале дерево звільняє простір для початку сукцесійного процесу [33].

**Принцип сукцесійного заміщення:** поступове заміщення одних видів біоценозу іншими.

Заміщення видів при сукцесії через низку етапів буде відбуватися доти, поки не буде досягнуто рівноваги між біотичним і абіотичним її компонентом.

#### **Розрізняють сукцесії:**

- **зоогенні**, які виникають під впливом життєдіяльності тварин. Наприклад, неконтрольоване зростання чисельності популяція бакланів на території заповідника «Куршська коса» в Литві призвело до знищення вікового прибережного соснового лісу, через надмірну кількість гніздових місць та екскрементів, які «спалюють» хвою дерев;

- **фітогенні** – під впливом рослинності;
- **антропогенні** – за впливу діяльності людини;
- **катастрофічні** – внаслідок пожежі, землетрусу, повені тощо [34].

В екології порушення середовища прийнято розмежовувати на катастрофу та стихійне лихо. Останні відбуваються в біотичних угрупованнях доволі часто і зумовлюють еволюційні

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

зміни, що дають змогу уникнути впливу несприятливого чинника за його повтору.

Наприклад, викошування трави відбувається регулярно і рослини адаптуються до нього змінюючи терміни вегетації та цвітіння. Так, кульбаба відцвітає до його початку, а жовтець їдкий починає квітнути після завершення сінокошу. В природних екосистемах шкідливі впливи на рівні особин і популяцій виявляються корисними на рівні виду з точки зору адаптивної еволюції [35].

Катастрофи передбачити неможливо, вони виникають несподівано, характеризуються потужною руйнівною силою і організми не зберігають «генетичну пам'ять» про неї. Наприклад, виверження вулкану, пожежі, шкідники знищують біоценози, сприяючи тим самим повторенню сукцесії.

Розрізняють первинні та вторинні сукцесії.

**Первинна сукцесія** – це процес розвитку і зміни екосистем на раніше не заселених ділянках (пісок, лавовий потік, поверхня нещодавно утвореної скелі). Наприклад, поступове обростання гранітної скелі, яке завершується розвитком лісу або заростання піщаних дюн та ін (рис.5.4).



**Рис. 5.4. Схема первинної сукцесії**

**Вторинна сукцесія** – це відновлення екосистеми, що раніше існувала на даній території. Наприклад, відновлення соснового лісу після пожежі або вирубки, природний заповідник Асканія-Нова в Україні, джунглі та інші території, на яких раніше вели господарську діяльність [36]. Сукцесійний процес здійснюється поетапно, при цьому біотичні угруповання послідовно змінюють

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

один одного, і лише деякі види можуть зберігатися від початкових стадій до зрілого стану екосистеми (рис.5.5).



**Рис. 5.5. Схема вторинної сукцесії**

**Закономірності сукцесійного процесу:**

**початкова стадія** сукцесії або **стадія сукцесійного росту** характеризується незначним видовим різноманіттям з простими схемами харчування. В переважній більшості занесення спор та насіння, проникнення піонерних рослин на нову територію відбувається випадково і пов'язано з видовим складом суміжних біотопів [37].

Однорічні рослини витрачають більшу частку енергії на відтворення насіння та освоєння вільної території, а не на розвиток біомаси (листка, пагону, кореневої системи). Місцеіснування здатні освоїти та закріпитись у ньому лише ті види, які володіють екологічною валентністю до абіотичних чинників конкретного середовища.

Між видами представленими великою кількістю продуцентів і незначною – редуцентів виникають конкуренція, витіснення найменш пристосованих популяцій, видозміна місце перебування та поступова стабілізація умов і взаємовідносин [22].

Продуктивність екосистеми на цій стадії досягає максимуму з високими показниками біомаси. Водночас, висока продуктивність біогеоценозу зумовлює її низьку надійність та нестабільність середовища, а це означає, що можуть відбуватися різкі коливання чисельності і щільності популяцій. Біогеоценоз отримує поживні речовини від інших біогеоценозів, як правило, зі стоком від суміжних біогеоценозів.



**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

**Стадія зрілості** або **стабілізації** характеризується зростанням кількості та ролі симбіотичних відносин, ускладненням ланцюгів живлення й харчової сітки. В біогеоценозі домінують редуценти, що розкладають велику кількість мертвої органіки. Серед рослин домінують багаторічні трави, кущі, дерева, які значну частку енергії та поживних речовин витрачають на підтримання кореневої системи, стовбура, а не на утворення нових рослин. Біотичні угруповання біогеоценозу самі добувають, утримують і переробляють біогенні речовини, які їм необхідні. Система стає більш надійною та стабільною.

**Стадія клімаксу** є завершальним етапом сукцесійного процесу, коли всі види угруповання зберігають відносно сталу чисельність та характеризується відсутністю подальших структурних змін. Формується стабільний біогеоценоз, в якому на одиницю потоку енергії приходить максимальна біомаса, видове різноманіття і реалізуються усі можливі міжвидові взаємозв'язки. Водночас, є мінімальною або повністю відсутня річна чиста продукція органічної речовини. Стратегія життя рослин у такому угрупованні спрямована на збільшення розмірів організму, накопичення поживних речовин і води та посилення міжвидової конкуренції, що зумовлює скорочення видового багатства біогеоценозу. Кожний наступний етап сукцесійного процесу триває довше і повільніше від попереднього та має циклічний характер через регулярно виникають катастрофи.

**Закон сукцесійного уповільнення:** процеси, які відбуваються в стійких врівноважених системах, як правило, проявляють тенденцію до уповільнення [12].

Розрізняють декілька варіантів клімаксового процесу.

**Кліматичний клімакс** – це теоретичне угруповання, спрямоване на розвиток біогеоценозу на даній території, а його компоненти знаходяться у рівновазі із загальними кліматичними умовами.

**Едафічний клімакс** має місце в тих випадках, коли рельєф місцевості, водойми, ґрунт та інші фактори перешкоджають розвитку кліматичного клімаксу.

**Антропогенний субклімакс (дисклімакс)** реєструють у випадках, коли угруповання підтримуються людиною.

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

Наприклад, через надмірний випас худоби в степу утворюється пустеля (дисклімакс), хоча за умовами регіонального клімату повинен зберігатися степ (кліматичний клімакс). Так, пустеля Олешківські піски в Херсонській обл. поблизу біосферного заповідника Асканія-Нова утворилася тут у ХІХ столітті, коли барон Фальц-Фейн, засновник заповідника почав завозити і випасати величезні стада овець, які знищили траву, звільнили піски, а вітрова ерозія сприяла розширенню пустелі.

**Катастрофічний (циклічний) клімакс** — це повторення циклічного сукцесійного процесу після знищення біоценозу в результаті катастрофи.

Кліматичний та катастрофічний клімакс не завжди співпадають. Для розмежування біогеоценозів користуються характерними ознаками, які поділяють на:

**фізіономічні** — це виділення площі з рослинністю за наявністю домінуючих видів (наприклад, дубрава). Такий підхід може бути використаний за наявності 1–2 видів-домінантів;

**таксономічні** — базуються на поодиноких видах або сукупності характерних видів, які можуть існувати разом лише в одній конкретній екосистемі;

**екологічні**, які визначають за параметрами абіотичного середовища [11].

Визначення меж екосистеми є складним завданням. У разі поступової зміни абіотичних чинників на межі різних біогеоценозів перехід від однієї екосистеми до іншої є згладженим, біотичні угруповання поступово змінюються і визначити їхні межі вкрай важко (наприклад, схил пагорба).

Таке явище носить назву **континуум**. За різкого розмежування біогеоценозів (наприклад, границя між лісом та посівами зернових) між ними виникає перехідна зона (зона напруження) – **екотон**.

Часто чисельність та щільність популяцій у перехідній зоні значно перевищує ці показники у центральній частині екосистеми, що отримало назву краєвого ефекту. Різкий перехід між екологічними системами пов'язаний, передусім, з просторовим розміщенням найважливіших екологічних чинників.

Першими на зміну абіотичних чинників реагують **види-індикатори** – це організми з вузькими межами екологічної валентності, які за зміни абіотичних чинників здатні реагувати проявом фізіологічних і поведінкових реакцій або самою своєю появою свідчать про зміни в середовищі їхнього існування чи його певні характеристики. Кращими екологічними індикаторами є види *K*-стратегі [6].

Наприклад, біологічним індикатором забруднення атмосфери в урбоекосистемах є соснові культури; кропива і малина свідчать про високий вміст азоту у ґрунті; личинки комарів-дзвінців є індикаторами органічного забруднення ґрунту; жуки-короїди – антропогенного забруднення повітря та вмісту у ньому хімічних речовин.

### **5.3. ПОНЯТТЯ ПРО БІОЦЕНОЗ. ТРОФІЧНА, ПРОСТОРОВА, ЕКОЛОГІЧНА СТРУКТУРА БІОЦЕНОЗУ**

**Біоценологію** (синекологію) від **біогеоценології** відрізняє передусім те, що остання включає як складову досліджуваної системи абіотичний комплекс, біоценологія ж вивчає лише сукупність організмів.

Важливою характеристикою екосистем є розмаїття видового складу. Вчені виявили деякі закономірності в існуванні екосистем різного рівня:

♣ Чим різноманітніші умови біотопів у межах екосистеми, тим більше видів містить відповідний біоценоз. Яскравим прикладом є тропічні ліси, де живе більшість існуючих видів тварин і рослинності.

♣ Чим більше видів містить екосистема, тим менше особин нараховують відповідні видові популяції. Так, у системах із малою видовою розмаїтістю (пустелі, степу, тундри) деякі популяції досягають великої чисельності, а в тропічних лісах популяції, зазвичай, нечисельні.

♣ Чим більша розмаїтість біоценозу, тим більша екологічна стійкість екосистеми. Так, екосистема моря стійкіша за екосистему озера, тому що її населяють різноманітні види тварин, а рослинний світ її надзвичайно багатий.

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

♣ Експлуатовані людиною системи, що представлені одним видом або дуже малим їх числом (агроценози з землеробськими монокультурами), нестійкі за своєю природою і не можуть самопідтримуватися. Тому людям слід бути особливо дбайливими щодо таких екосистем [9].

♣ Жодна частина екосистеми не може існувати без іншої. Якщо з якоїсь причини відбувається порушення структури екосистеми, зникає група організмів, вид, то все угруповання може дуже змінитися або навіть зруйнуватися.

Слід зазначити, що поняття біоценозу є більш складним, ніж поняття угруповання, адже угруповання можуть складатись із представників однієї екологічної групи організмів, наприклад, фітоценоз, зооценоз чи мікробіоценоз, що не дає уявлення про механізми забезпечення гомеостазу.

Будь-який організм живе в оточенні багатьох інших, вступає з ними в найрізноманітніші зв'язки як з негативними, так і позитивними для себе наслідками. Ці зв'язки – необхідна умова живлення та розмноження, можливість захисту, пом'якшення несприятливих умов середовища, а з іншого боку – це небезпека і часто навіть безпосередня загроза існуванню індивідуума [5].

Сукупність усіх впливів, які здійснюють один на одного живі організми, називають біотичними факторами середовища. Безпосереднє живе оточення організму складає його біоценотичне середовище. Угруповання видів, які спільно мешкають і пов'язані між собою різноманітними зв'язками, називають біоценозами. Пристосованість окремих членів біоценозу до спільного життя проявляються в певній подібності їх вимог до найважливіших абіотичних умов середовища і закономірних взаємовідносинах один з одним.

Термін «**біоценоз**» був запропонований у 1877 році німецьким гідробіологом К. Мебіусом, який вивчав місця мешкання устриць у Північному морі. Він встановив, що устриці можуть жити лише в певних умовах (глибина, течія, характер ґрунту, температура води, солоність і т. п.), і що разом із ними постійно мешкає група інших видів – молюски, риби, ракоподібні, голкошкірі, черви, кишковопорожнинні, губки та ін. Всі вони

пов'язані між собою певними зв'язками і зазнають впливу навколишніх умов [22].

За Мебіусом, можливість видів тривало співіснувати один з одним в одному біоценозі є результатом природного відбору і склалася історично. Подальше вивчення закономірностей формування і розвитку біоценозів призвело до виникнення особливого розділу загальної екології – біоценології.

Масштаби біоценотичних угруповань організмів дуже різні, від угруповань подушок лишайників на стовбурах дерев або пеньків, що розкладається, до населення цілих ландшафтів: лісів, степів, пустель і т. п. Термін **«біоценоз»** у сучасній екологічній літературі частіше вживають щодо населення територіальних ділянок, які на суші виділяють на основі відносно однорідної рослинності (зазвичай по межах рослинних асоціацій), наприклад біоценоз ялиника-кисличника, біоценоз суходільних лук, біоценоз ковилового степу тощо [15].

У водному середовищі розрізняють біоценози, що відповідають екологічним одиницям частин водойм, наприклад біоценози прибережних галькових, піщаних або мулистих ґрунтів, абісальних глибин, пелагічні біоценози великих круговоротів водних мас і т. п.

Відносно менших угруповань (населення стовбурів або листя дерев, мохових купин на болотах, нір, мурашників, пеньків, що розкладаються, і т. д.) використовують різноманітні терміни: **«мікроугруповання», «біоценотичні угруповання», «біоценотичні комплекси»** та ін. [13].

Принципової різниці між біоценотичними угрупованнями різного рівня немає. Менші угруповання є відносно «автономними» складовими частинами більших, а ті, в свою чергу, є частинами ще більших угруповань. Так, усе живе населення мохових і лишайникових подушок на стовбурі дерева – це частина більшого угруповання організмів, яке пов'язано з цим деревом і включає його підкорових і стовбурових мешканців, населення крони, ризосфери і т. п.

Передусім, це угруповання – лише одна із складових частин лісового біоценозу. Останній входить у більш складні комплекси, що утворюють у кінцевому результаті весь живий покрив Землі.

Отже, організація життя на біоценотичному рівні ієрархічна. Будучи, як і організми, структурними одиницями живої природи, біоценози однак складаються і підтримують свою стійкість на основі інших принципів [17]. Вони є системами так званого каркасного типу, без основних керуючих і координуючих центрів (як, наприклад, нервова або гуморальна системи організмів), але також формуються на численних і складних внутрішніх зв'язках, мають закономірну структуру і певні межі стійкості.

Найважливішими особливостями систем, що належать до надорганізмового рівня організації життя, за класифікацією німецького еколога В. Тішлера, є такі:

**1.** Угрупування завжди виникають, складаються з готових частин (представників різних видів або цілих комплексів видів), наявних у навколишньому середовищі. Цим способом їх виникнення відрізняється від формування окремого організму, особини, яке відбувається шляхом поступового диференціювання зачатків.

**2.** Частини угруповання замінні. Один вид (або комплекс видів) може зайняти місце іншого з подібними екологічними вимогами без шкоди для всієї системи. Частини ж (органи) будь-якого організму унікальні.

**3.** Якщо в цілісному організмі підтримується постійна координація, узгодженість діяльності його органів, клітин і тканин, то надорганізмозна система існує переважно за рахунок врівноваження протилежно спрямованих сил. Потреби багатьох видів у біоценозі прямо протилежні. Наприклад, хижаки – антагоністи своїх жертв, але тим не менше вони існують разом, у межах одного угруповання.

**4.** Угрупування базуються на кількісній регуляції чисельності одних видів іншими.

**5.** Граничні розміри організму обмежені його внутрішньою спадковою програмою. Розміри надорганізмозових систем визначаються зовнішніми чинниками [37].

Так, біоценоз сфагнового сосняку може займати невелику ділянку серед боліт, а може охоплювати значні території з відносно однорідними абіотичними умовами. Структура будь-якої системи – це закономірності в співвідношенні і зв'язках її

частин. Структура біоценозу багатопланова, і при вивченні її виділяють різні аспекти.

Розрізняють поняття «**видове багатство**» і «**видове різноманіття**» біоценозів.

**Видове багатство** – це загальна кількість видів угруповання, яка виражається списками представників різних груп організмів.

**Видове різноманіття** – це показник, що відображає не лише якісний склад біоценозу, а й кількісні взаємовідносини видів [38].

Розрізняють бідні і багаті на види біоценози. У полярних арктичних пустелях і північних тундрах при крайньому дефіциті тепла, в безводних жарких пустелях, у водоймах, сильно забруднених стічними водами, – всюди, де один або відразу кілька факторів середовища далеко відхиляються від середнього оптимального для життя рівня, угруповання бідні на види, оскільки лише деякі з них можуть пристосуватися до таких крайніх умов.

Невеликий видовий спектр і в тих біоценозах, які часто зазнають будь-яких катастрофічних впливів, наприклад щорічному затопленню при розливах річок або регулярному знищенню рослинного покриву при оранці, застосуванні гербіцидів та інших антропогенних впливів. І навпаки, скрізь, де умови абіотичного середовища наближаються до оптимальних для життя, виникають надзвичайно багаті на види угруповання як, наприклад, тропічні ліси, коралові рифи, долини річок в аридних районах і т. д. [39].

Видовий склад біоценозів, крім того, залежить від тривалості їх існування, історії кожного біоценозу. Молоді угруповання і ті, що формуються, зазвичай складаються із меншої кількості видів, ніж давно сформовані, зрілі.

Біоценози, створені людиною, називаються **агроценозами** (поля, сади, городи, теплиці) (рис.5.6).

Розділ 5.  
**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**



**Рис. 5.6. Агроценоз капусти білоголової *Brassica oleracea var. capitata***

Вони також бідні на види, порівняно з природними системами (лісові, степові, лучні). Одноманітність і видову бідність агроценозів людина підтримує спеціальною складною системою агротехнічних заходів (наприклад, боротьба з бур'янами і шкідниками рослин) [40].

Однак навіть самі бідні біоценози включають, принаймні, сотні видів організмів, що належать до різних систематичних і екологічних груп. У агроценоз пшеничного поля, крім пшениці, входять, хоча б у мінімальній кількості, різноманітні бур'яни, комахи-шкідники пшениці і хижаки, які живляться фітофагами, мишоподібні гризуни, безхребетні – мешканці ґрунту й поверхні ґрунту, мікроскопічні організми ризосфери, патогенні грибки і багато інших.

До складу майже всіх наземних і більшості водних біоценозів входять мікроорганізми, рослини, тварини. Однак за певних умов формуються біоценози, в яких немає рослин (печери або водойми нижче фотичної зони), а в окремих випадках – складаються тільки з мікроорганізмів (анаеробне середовище на дні водойм, в гниючих мулах, сірководневих джерелах і т. п.) [35].

Загальну кількість видів у біоценозі підрахувати досить складно через методичні труднощі обліку мікроскопічних організмів і неопрацьованість систематики багатьох груп. Однак зрозуміло, що багаті на види природні угруповання включають тисячі і навіть десятки тисяч видів, що об'єднуються складною системою різноманітних взаємозв'язків. Складність видового складу угруповань в значній мірі залежить від різноманітності



середовища існування. У тих місцях мешкання, де можуть знайти для себе умови різні за екологічними вимогами види, формуються багаті у флористичному і фауністичному відношеннях угруповання [30]. Вплив різноманітності умов на різноманітність видів проявляється, наприклад, у так званому прикордонному ефекті.

Загальновідомо, що на узліссях зазвичай пишніша і багатша рослинність, гніздиться більше видів птахів, трапляється більше видів комах, павуків і т. п., ніж у глибині лісу. Тут різноманітніші умови освітлення, вологості, температури. Чим сильніші відмінності двох сусідніх біотопів, тим різноманітніші умови на їх окраїнах і тим чіткіше виражений прикордонний ефект. Видове багатство значно зростає в місцях контакту лісових і трав'янистих, водних і наземних угруповань та ін. Прояв прикордонного ефекту властивий флорі і фауні проміжних смуг між природними зонами, що чітко контрастують (лісотундра, лісостеп). Різноманітність середовища створюють як абіотичні фактори, так і самі живі організми [2].

Кожен вид створює умови для укріплення в біоценозі і інших видів, пов'язаних із ним трофічними і топічними зв'язками. Наприклад, ховрахи, освоюють нові поселення, можуть приваблювати сюди хижаків, для яких вони є звичайною здобиччю, а також принести близько 50 видів своїх паразитів і сотні видів нірних співмешканців.

Для тварин додаткову різноманітність середовища створює рослинність. Чим сильніше вона розвинена і чим більше розчленована, тим різноманітніші мікрокліматичні умови в біоценозі і тим більше видів тварин у ньому може бути. Крім кількості видів, що входять до складу біоценозу, для характеристики його видової структури важливе їх кількісне співвідношення. Якщо порівняти, наприклад, два гіпотетичні угруповання, кожне з яких складається із 100 особин п'яти видів, з біоценотичної точки зору, то вони можуть виявитися нерівноцінними. Угруповання, в якому 96 особин зі 100 належать до одного виду і по одній особині – до чотирьох інших, виглядає одноманітним, ніж те, в якому всі 5 видів представлені по 20 особин [9]. Чисельність тієї чи іншої групи організмів у біоценозах

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

сильно залежить від їх розмірів. Чим менші особини видів, тим вища їх чисельність у біотопах. Так, наприклад, у ґрунтах велика кількість найпростіших обчислюється десятками мільярдів на м<sup>2</sup>, нематод – декількома мільйонами, кліщів і колембол – десятками або сотнями тисяч, дощових червів – десятками або сотнями особин.

Чисельність риучих хребетних – мишоподібних гризунів, кротів, землерийок розраховують вже не на квадратні метри, а на гектари площі. Розмірність видів, що входять до складу природних біоценозів, різниться в величезних масштабах.

Наприклад, кити більші за бактерій у 5 млн разів по довжині і в  $3 \times 10^{20}$  – по об'єму. Навіть у межах окремих систематичних груп такі відмінності дуже великі: якщо порівняти, наприклад, гігантські дерева і дрібні трави в лісі, малих землерийок і великих ссавців – лося, бурого ведмедя і т. п.

Різні за розміром групи організмів живуть у біоценозі в різних масштабах простору і часу. Наприклад, життєві цикли одноклітинних можуть протікати в межах години, а життєві цикли вищих рослин і тварин розтягнуті на десятки років. Життєвий простір такої комахи, як галиця, може обмежуватися замкнутим галом на одному листку рослини (Рис.5.7.), тоді як більш великі комахи – бджоли збирають нектар у радіусі кілометра і більше (рис.5.8) [12].



**Рис. 5.7. Гали – різноманітні нарости на органах рослин, що виникають внаслідок діяльності комах-шкідників**



**Рис. 5.8. Рій бджіл у посівах соняшника**

Природно, що у всіх біоценозах чисельно переважають найдрібніші форми – бактерії та інші мікроорганізми. Тому при порівнянні видів із різних розмірних груп показник домінування за чисельністю не може відобразити особливості угруповання.

Його розраховують не для біоценозу загалом, а для його складових угруповань, у межах яких різницею в розмірах окремих форм можна знехтувати.

Такі угруповання можуть бути виділені за різними ознаками: систематичними (птахи, комахи, злаки, складноцвіті), еколого-морфологічними (дерева, трави) або безпосередньо за розмірами (мікрофауна, мезофауна і макрофауна ґрунтів і т. п.).

Види однієї розмірної групи, що входять до складу одного біоценозу, істотно відрізняються за чисельністю. Одні з них трапляються рідко, інші настільки часто, що визначають зовнішній вигляд біоценозу, наприклад ковила в ковиловому степу або кислиця в ялиннику-кисличнику.

Види, що переважають за чисельністю, є домінантами. Наприклад, в ялинових лісах Європи серед дерев домінує ялина, в трав'яному покриві – кислиця і інші види, серед птахів – корольок, зорянка, вівчарик-ковалик, серед мишоподібних гризунів – руда і червоно-сіра полівки і т. д. Домінанти панують в угрупованнях і складають «видове ядро» будь-якого біоценозу.

Домінантні, або масові, види визначають його вигляд, підтримують головні зв'язки, в найбільшій мірі впливають на середовище існування. Зазвичай типові наземні біоценози називають за домінуючими видами рослин, наприклад, сосняк-

чорничник. У кожному з них домінують і певні види тварин, грибів і мікроорганізмів [33]. Однак не всі домінантні види однаково впливають на біоценоз. Серед них виділяються ті, які своєю життєдіяльністю найбільшою мірою створюють середовище для всього угруповання і тому без яких існування більшості інших видів неможливе. Такі види називають едифікаторами.

Видалення виду-едифікатора з біоценозу зазвичай викликає зміну фізичного середовища, в першу чергу його мікроклімату. Основними едифікаторами наземних біоценозів є певні види рослин: в ялинових лісах – ялина, в соснових – сосна, в степах – деренові злаки (ковила, типчак та ін.) (рис.5.9).



**Рис. 5.9. Ковила вузьколиста *Stipa tirsia* – один із найтиповіших злаків українських степів**

Однак у деяких випадках едифікаторами можуть бути і тварини. Наприклад, на територіях, зайнятих колоніями бабаків, саме їх риюча діяльність визначає переважно і характер ландшафту, і мікроклімат, і умови зростання рослин (рис. 5.10). У морях типовими едифікаторами серед тварин є рифоутворюючі коралові поліпи. Крім відносно невеликої кількості видів-домінантів, до складу біоценозу входить зазвичай багато нечисленних і навіть рідкісних форм, які є дуже важливими для його існування. Вони створюють видове багатство, збільшують різноманітність біоценотичних зв'язків і слугують резервом для поповнення і заміщення домінантів, тобто надають біоценозу стійкості і забезпечують надійність його функціонування в різних умовах [20].

Розділ 5.  
**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**



**Рис. 5.10. Колонія бабаків "Асканія-Нова" на Херсонщині 2021р.**

Чим більше таких видів в угрупованні, тим вища ймовірність, що серед них знайдуться такі, що зможуть замінити домінантів при будь-яких змінах середовища.

Між чисельністю видів-домінантів і загальним видовим багатством угруповання існує певний зв'язок. Зі зменшенням кількості видів зазвичай різко підвищується чисельність окремих форм. У таких бідних угрупованнях слабшають біоценотичні зв'язки і деякі найбільш конкурентоспроможні види отримують можливість розмножуватися без перешкод. Чим специфічніші умови середовища, тим бідніший видовий склад угруповання і тим вищою може бути чисельність окремих видів.

Ця закономірність отримала назву правила А. Тінемана. У бідних на види біоценозах чисельність окремих видів може бути надзвичайно високою, наприклад спалахи масового розмноження лемінгів у тундрі або комах шкідників в агроценозах (рис.5.11).



**Рис. 5.11. Вчені фіксують значне зростання чисельності лемінгів раз на три десятиліття**

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

Подібну закономірність можна простежити в різних за величиною угрупованнях. У буртах свіжого кінського гною майже анаеробні умови, багато аміаку та інших токсичних газів, висока температура за рахунок діяльності мікроорганізмів, тобто виникають специфічні умови, що істотно відхиляються від оптимальних для життя різних тварин. У таких буртах видовий склад безхребетних спочатку вкрай бідний. Розвиваються личинки мух-дрозофіл, і розмножуються деякі види нематод-сапрофагів і хижих гамазових кліщів. Однак всі ці види надзвичайно численні, рідкісних форм майже немає [1].

Такі угруповання нестійкі і відрізняються різкими коливаннями великої кількості окремих видів. У міру розкладання гною і пом'якшення умов середовища, видове різноманіття безхребетних зростає, однак помітно знижується відносна і абсолютна чисельність масових форм.

У багатих біоценозах практично всі види нечисленні. У тропічних лісах рідко можна знайти поряд кілька дерев одного виду (рис.5.12).



**Рис. 5.12. Пишний зелений тропічний ліс у Коста-Ріці**

У таких угрупованнях не відбувається спалахів масового розмноження окремих видів, біоценози відрізняються високою стійкістю. Для оцінки ролі окремого виду в видовій структурі біоценозу використовують різні показники, засновані на кількісному обліку [25].

**Чисельність виду** – це кількість особин даного виду на одиницю площі або об'єму займаного простору, наприклад

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

кількість дрібних ракоподібних в 1 дм<sup>3</sup> води у водоймі або кількість птахів, що гніздяться на 1 км<sup>2</sup> степової ділянки, і т. д. Іноді для підрахунку чисельності виду замість кількості особин використовують значення їх загальної маси.

Для рослин враховують також проектну чисельність, або покриття площі. Частота трапляння характеризує рівномірність або нерівномірність розподілу виду в біоценозі. Вона підраховується як процентне відношення кількості проб або облікових майданчиків, де трапляється вид, до загальної кількості таких проб або майданчиків. Чисельність і трапляння виду не є прямо залежними. Вид може бути численним, але траплятися рідко, або нечисленним, але траплятися досить часто.

**Ступінь домінування** – показник, що відображає відношення кількості особин виду до загальної кількості особин усіх видів угруповання. Так, наприклад, якщо з 200 птахів, зареєстрованих на певній території, 80 із 49 становлять зяблики, ступінь домінування цього виду серед пташиного населення становить 40 %.

**Просторова структура біоценозу.** Під просторовою структурою біоценозу слід розуміти закономірне розміщення структурних елементів угруповання по відношенню одне до одного. Ще в працях Мебіуса відмічалось, що кожен організм угруповання займає тільки йому властиве місце, яке базується на вимогах організму та взаємовідносинах даного елементу біоценозу, як до інших організмів, так і до топічних умов.

Така неоднорідність біоценозу зумовлена насамперед неоднорідністю умов, абіотичних факторів зокрема. Значний вплив на просторову структуру угруповання мають динамічні процеси, що відбуваються в біоценозі. Як правило, організми угруповання розміщуються в просторі у відповідності до кількості сонячної енергії, яка їм необхідна для повноцінного функціонування [40].

У більш концентрованому вигляді це проявляється у водних екосистемах, хоч властиве, безумовно, і екосистемам суші. Просторова структура наземного біоценозу визначається передусім складом його рослинності – фітоценозу, розподілом наземної і підземної маси рослин.

При спільному зростанні різних за висотою рослин фітоценоз часто не має чітко вираженої ярусності: асиміляційні наземні органи рослин і підземні їх частини розташовуються в кілька шарів, по-різному використовуючи і змінюючи середовище. Ярусність особливо добре помітна в лісах помірного поясу. Наприклад, в ялинових лісах чітко виділяються деревний, трав'янисто-чагарниковий і моховий яруси. П'ять чи шість ярусів можна виділити і в широколистяних лісах: перший, або верхній, ярус утворений найвищими деревами (дуб звичайний, липа серцелиста, клен платановий, в'яз гладкий та ін.); другий – низькі дерева (горобина звичайна, дикі яблуня і груша, черемха, верба козяча та ін.); третій ярус складає підлісок, утворений чагарниками (ліщина звичайна, крушина ламка, жимолость лісова, бересклет європейський та ін.); четвертий ярус представлений високими травами (борці, бор розлогий, чистець лісовий та ін.); п'ятий ярус складається з невисоких трав (снить звичайна, осока волосиста, пролісник багаторічний та ін.); шостий ярус формують низькорослі трави, як копитняк європейський [41].

Підріст дерев і чагарників може бути різного віку і висоти та не утворює ярусів. Найбільше ярусів виражено у дощових тропічних лісах, а найменше – у штучних лісових насадженнях. У лісах завжди є і між'ярусні рослини – це водорості і лишайники на стовбурах і гілках дерев, вищі спорові і квіткові епіфіти, ліани та ін. Ярусність дозволяє рослинам краще використовувати світловий потік: під покривом високих рослин можуть існувати тіневитривалі рослини, аж до тінелюбних, які вловлюють навіть слабке сонячне світло.

Ярусність виражена і в трав'янистих угрупованнях (луках, степах, саванах), але не завжди досить чітко. Крім того, в них зазвичай виділяють менше ярусів, ніж у лісах. Однак, навіть у деяких лісах іноді є лише два чітко виражених яруси, наприклад у сфагновому сосняку (деревний – утворений сосною, і пригрунтовий – з лишайників).

Яруси виділяють за основною масою асиміляційних органів рослин, що впливають на середовище. Яруси рослинності можуть бути різної протяжності: деревний ярус, наприклад, потужністю

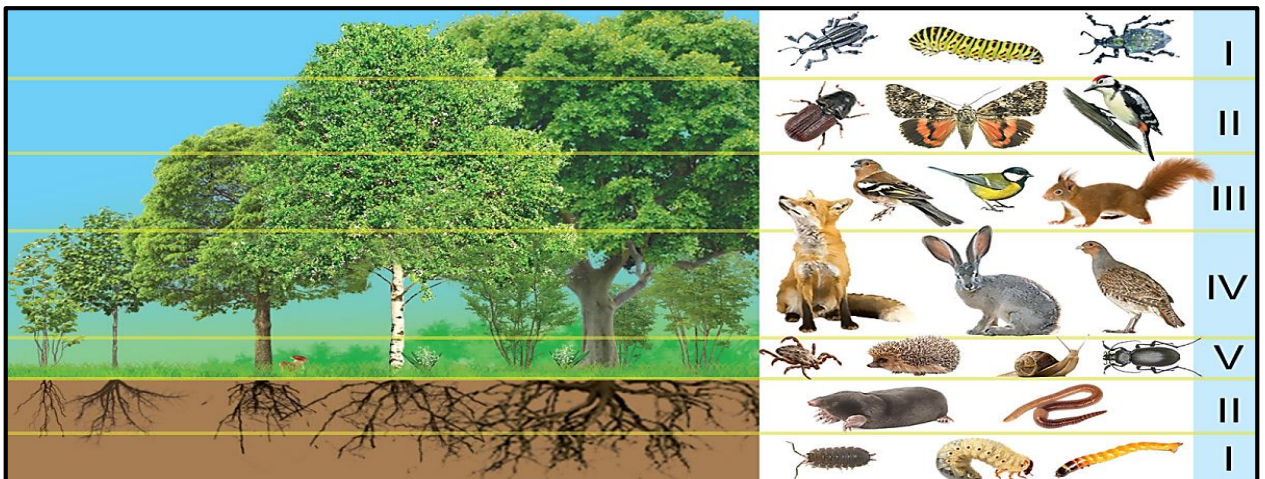


**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

в кілька метрів, а моховий покрив – всього кілька сантиметрів [42]. Кожен ярус по-своєму бере участь у створенні фітоклімату і пристосований до певного комплексу умов. Наприклад, у ялиновому лісі рослини травянисто-чагарникового ярусу (кислиця звичайна, майник дволистий, чорниця звичайна та ін.) знаходяться в умовах ослабленого освітлення, вирівняних температур (більш низьких вдень і більш високих вночі), слабкого вітру, підвищеної вологості і вмісту CO<sub>2</sub>.

Підземна ярусність фітоценозів пов'язана з різною глибиною укорінення рослин, що входять до їх складу, з розміщенням активної частини кореневих систем. У лісах часто виділяють кілька підземних ярусів.

Тварини також переважно приурочені до того чи іншого ярусу рослинності. Деякі з них взагалі не покидають певного ярусу (рис.5.13) [43].



**Рис. 5.13. Схема вертикальної ярусності біоценозу листяного лісу**

Серед птахів є види, що гніздяться тільки на землі (курині, тетерукові, вівсянки та ін.), інші – в чагарниковому ярусі (співочі дрозди, снігурі, славки) або в кронах дерев (зяблики, корольки, циглики, великі хижаки та ін.).

Розчленованість у горизонтальному напрямку – **мозаїчність** – властива практично всім фітоценозам, тому в їх межах виділяють структурні одиниці, які отримали різні назви: **мікроугруповання, мікроценози, мікрофітоценози, парцели** і т. д. Ці мікроугруповання відрізняються за видовим складом,

кількісним співвідношенням видів, зімкнутістю, продуктивністю тощо. Мозаїчність зумовлена низкою причин: неоднорідністю мікрорельєфу, ґрунтів, середовище утворюючим впливом рослин і їх біологічними особливостями (рис.5.14) [44].



**Рис. 5.14. Мозаїчність у лісостеповій зоні**

Вона може виникнути в результаті діяльності тварин (утворення викидів ґрунту і їх подальше заростання, утворення мурашників, витоптування і виїдання травостою копитними тощо) або людини (вибіркова вирубка, підпали), внаслідок повалення деревостою під час ураганів і т. д. Мозаїчність, як і ярусність, динамічна: відбувається зміна одних мікрогруповань іншими, збільшення або зменшення їх розмірів [7].

**Фітогенне поле** – це та ділянка простору, на яку впливає окрема рослина, затінюючи її, вилучаючи мінеральні солі, змінюючи температуру і розподіл вологи, поставляючи опад і продукти обміну і т. п. Зміни середовища під впливом життєдіяльності окремих видів рослин створюють так звану фітогенну мозаїчність. Вона добре виражена, наприклад, у мішаних хвойно-широколистяних лісах. Ялина сильніше, ніж листяні породи, затінює поверхню ґрунту, затримує кронами більше дощової вологи і снігу, хвоя ялини розкладається повільніше, сприяє опідзоленості ґрунту. В результаті цього в ялиново-широколистяних лісах під широколистяними породами добре ростуть неморальні трави, а під ялиною – типові бореальні види.

**Екологічна структура біоценозу.** Будь-який із виділених біоценозів буде відрізнятися від іншого цілою низкою параметрів. Це не тільки видовий склад фіто-, зоо-, мікробо-ценозів, але і умов навколишнього неживого середовища. Важко знайти у природі однакові за всіма параметрами угруповання, так як важко знайти однакові умови формування та функціонування біоценозу.

Відмінності у різних угруповання пов'язані насамперед з екологічними умовами існування біоценозів [45].

Ресурси та умови існування в цьому випадку виступають як, механізм добору видів до біоценозу. Другий механізм біоценозу зовсім інший за своєю природою. Він полягає в наявності коадаптацій рослин та тварин щодо спільного життя. Співмешкання видів в одному ценозі є результатом того, що один вид потрібен іншому так, що без нього він не може існувати. Приклади такої взаємної прив'язаності організмів один до одного чисельні.

Фітофаги не можуть існувати без відповідних кормових рослин, рослини, запилювані комахами, не можуть розмножуватися в екосистемі, де немає потрібних для їх запилення комах. Обидва механізми біоценогенезу працюють одночасно та паралельно, це й веде до того, що в кінцевому результаті в кожному біоценозі набір видів рослин та тварин не випадковий, а закономірний. [46].

Різні типи біоценозів характеризуються певним співвідношенням екологічних груп організмів, яке відображає екологічну структуру угруповання. Біоценози з подібною екологічною структурою можуть мати різний видовий склад. Види, які виконують одні і ті ж функції в подібних біоценозах, називають **вікаруючими** (заміщуючими).

Явище екологічного вікаріату широко поширене в природі. Наприклад, подібну роль відіграють куниця в європейській і соболь в азіатській тайзі; бізони в преріях Північної Америки, антилопи в саванах Африки, дикі коні і кулани в степах Азії.

Екологічна структура біоценозів, які формуються в певних кліматичних і ландшафтних умовах, чітко закономірна. Так, наприклад, у біоценозах різних природних зон закономірно

змінюється співвідношення фітофагів і сапрофагів. У степових, напівпустельних і пустельних районах тварини-фітофаги переважають над сапрофагами, у лісових угрупованнях помірного поясу, навпаки, сильніше розвинені сапрофаги [47].

Основний тип живлення тварин у глибинах океану – хижацтво, тоді як в освітленій, поверхневій зоні пелагіалі багато фільтраторів, які споживають фітопланктон, або видів зі змішаним типом живлення.

Трофічна структура таких угруповань різна. Екологічну структуру угруповань відображає також співвідношення таких груп організмів, як гігрофіти, мезофіти і ксерофіти серед рослин або гігрофіли, мезофіли і ксерофіли серед тварин, а також спектри життєвих форм. Відомо, що в сухих посушливих умовах рослинність характеризується переважанням склерофітів і сукулентів, а в сильно зволжених біотопах багатшими у видовому відношенні є гігро- і навіть гідрофіти.

Такий підхід до оцінки біоценозів, при якому використовуються загальні характеристики його екологічної, видовий і просторової структури, екологи називають **макроскопічними** [48].

**Мікроскопічний підхід** – це розшифровка зв'язків кожного окремого виду в угрупованні, докладне вивчення найдрібніших деталей його екології. У фітоценології розроблені класифікації рослин за їх здатністю до спільного зростання і ценотичної значимості. Загальні положення цих класифікацій можна застосовувати і до тварин, оскільки вони характеризують свого роду стратегії видів, що визначають їх місце в біоценозах.

Найчастіше використовується система А. Г. Раменського і Д. Грайма. Групи рослин, які займають подібне положення в фітоценозах, називають **фітоценоטיפами**. А. Г. Раменський запропонував розрізняти серед рослин, які зростають спільно, три типи – *віоленти*, *патієнти* і *експлеренти*.

Він охарактеризував їх відповідно як силовиків, пристосовувачів і наповнювачів, прирівнюючи їх до левів, верблюдів і шакалів [49].

**Віоленти** мають високу конкурентну здатність у даних умовах: «активно розвиваючись, вони захоплюють територію і

утримують її за собою, пригнічуючи суперників енергією життєдіяльності і повнотою використовуючи ресурси середовища».

**Патієнти** «в боротьбі за існування беруть не енергією життєдіяльності і росту, а своєю витривалістю до вкрай суворих постійних або тимчасових умов». Вони задовольняються тими ресурсами, які залишаються від віолентів.

**Експлеренти** «мають дуже низьку конкурентну здатність, проте вони здатні дуже швидко захоплювати звільнені території, заповнюючи проміжки між сильними рослинами, але так само легко вони витісняються останніми».

Більш докладні класифікації виділяють і інші, проміжні типи. Зокрема, можна виділити ще групу **піонерних видів**, які швидко займають нові території, на яких ще не було ніякої рослинності.

**Піонерні види** частково мають властивості експлерентів – низьку конкурентну здатність, але, як і патієнти, мають високу витривалістю до фізичних умов середовища.

У 70-ті роки минулого століття, через 40 років після Л. Г. Раменського, виділення тих же трьох фітоценотипів повторив незнайомий із його класифікацією ботанік Д. Грайм, позначивши їх іншими термінами: **конкуренти**, **толеранти** і **рудерали**. Класифікацію ценотичних стратегій Раменського-Грайма вважають загальноекологічною [22].

Популяції різноманітних видів живих організмів, що заселяють спільні місця проживання, звичайно, вступають у певні взаємовідносини, тому що змушені користуватися спільним життєвим простором і харчовими ресурсами. Оскільки стійкі взаємовідносини можливі тільки між популяціями видів, а стабільний характер таких відносин є результатом адаптації, то після тривалого спільного існування формуються багатовидові угруповання – біоценози.

Необхідно відзначити, що набір видів у цих угрупованнях не є випадковим, а визначається можливістю підтримки кругообігу речовин. Тільки на цій основі в принципі виявляється можливим стійке існування будь-якої форми життя.

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

З екологічної точки зору критеріями виділення біоценозів є видовий склад флори і фауни, часова тривалість системи та просторових меж [35].

**Угрупування можна назвати біоценозом лише тоді, коли воно відповідає таким критеріям:**

- Має характерний видовий склад. Існує дві характерні групи видів: а) домінантні види, які творять зовнішній вигляд біоценозу (очеретовий, сосновий, ковиловий, сфагновий, вересковий), причому кожен з них має свою особливу, неповторну зовнішність; б) субдомінантні види, які хоч і не виділяються так виразно, як перша група, але, як правило, їх присутність говорить про умови місцезростання. Характерні види вказують на ці специфічні умови середовища, хоча часто не є видами-домінантами. Наприклад, коли ми згадуємо про барвінок, то бачимо діброву, в якій домінує дуб. Має необхідний набір видів.

- Біоценоз є системою, в межах якої реалізується обіг матерії й енергії, який здійснюється між компонентами біоценозу і середовища. Тому біоценозом може називатися лише така система, яка містить усі елементи, необхідні для реалізації обігу матерії. Першочерговим джерелом такого обігу є **автотрофи**, або **продуценти**. До другої групи належать **гетеротрофи**, які живляться продукованою рослинами чи тваринами органічною матерією (рослиноїдні, хижаки і паразити). Третю групу становлять **деструктори** – організми, які перетворюють органічні зв'язки в неорганічні. Відсутність окремих членів у тій чи іншій системі не дає права називати її біоценозом.

- Характеризується певною тривалістю в часі. Біоценоз з його видовим складом є системою стійкою і довговічною, однак його мешканці мають різну тривалість життя. Наприклад, у мікробів вона триває хвилини, в дрібних безхребетних – дні, в крупних – роки, а лісові дерева живуть сотні років. Окремі біоценози тропічних лісів вирізняються геологічною історією, тоді як на місцях згарищ чи евтрофних озер розвиваються цілком інші біоценози.

- Має свою територію і межі. Простір, на якому функціонує окремий біоценоз, вирізняється однорідністю й

особливістю умов біотопу. Малі біоценози можуть існувати на кількох метрах квадратних (джерело з його особливим тваринним і рослинним світом), тоді як діброви, наприклад, простяглися на сотні квадратних кілометрів зі сходу до заходу України. Головним у визначенні межі біоценозу є повночленність і реалізація обігу матерії. Найчастіше межі біоценозу визначаються з урахуванням характерних життєвих форм (дерева, чагарники, лісові, лучні чи степові трави). **Фітоценози** вивчає молода наука фітоценологія, а **зооценози** – зоосоціологія [39].

Складність у вивченні біоценозів полягає в тому, що тваринні організми можуть мігрувати у сусідні фітоценози, і тому не можна стверджувати, що певному рослинному угрупованню обов'язково відповідає якесь одне угруповання тварин. Одне рослинне угруповання може слугувати кормовою базою для кількох видів консументів, і навпаки, один вид тварин може годуватися в декількох різнотипних рослинних угрупованнях. Тому вивчення біоценозів вимагає глибоких досліджень не лише флори і фауни, але і функціонування окремих чинників біоценотичної системи [12].

**Трофічна структура біоценозу.** Будь-який біоценоз можна розглядати, як складну сукупність трофічних ланцюгів, між видами, що входять до складу даного угруповання. Завдяки кормовим взаємостосункам у біоценозах здійснюється трансформація біогенних речовин, акумуляція енергії і розподіл її між видами (популяціями).

Чим багатший видовий склад біоценозу, тим різноманітніші напрями і швидкість потоку речовин і енергії. Ланцюги живлення, або канали живлення, якими постійно перебігає енергія, прямо чи опосередковано об'єднують всі організми в єдиний комплекс [42].

**Перший трофічний рівень** представлений первинними продуцентами, або автотрофами. До них належать зелені рослини, які здатні використовувати сонячне проміння для утворення хімічних сполук, багатих на енергію.

Первинні продуценти – це найважливіша частина біоценозу, тому що практично решта організмів, що входять до його складу,

прямо чи опосередковано залежать від постачання енергії, якою запасилися рослини.

Крім первинних продуцентів до складу біоценозу входять гетеротрофи (від грецьк. *гетеро* – інший, *трофе* – корм) – організми, які використовують для споживання (корму) готові органічні речовини, представлені консументами і деструкторами. Перша група утворює ланцюги поїдання, а друга – ланцюги розкладу [41].

**Другий трофічний рівень** утворюють травоїдні тварини, яких називають первинними консументами.

**Третій трофічний рівень** утворюють м'ясоїдні, які живляться травоїдними, називають вторинними консументами, або первинними хижаками.

**Четвертий трофічний рівень** утворюють хижаки, які живляться первинними хижаками і називаються третинними консументами.

Тварин, що споживають вторинних хижаків, називають третинними хижаками, або ж четвертинними консументами, і т. д. Оскільки чимало тварин всеїдні (живляться як рослинами, так і тваринами), тобто, одночасно одержують енергію з декількох різних трофічних рівнів, їх неможливо віднести до відповідного рівня. Звичайно, вважають, що такі організми входять відразу до декількох трофічних рівнів, а їхня участь у кожному рівні пропорційна складу вживаної ними їжі.

Окрему ланку кормового ланцюга утворюють так звані деструктори, або біоредуктори – організми, які розкладають органічні речовини. Це переважно мікроорганізми (бактерії, дріжджі, гриби-сапрофіти), які селяться на трупах і екскрементах і поступово їх руйнують. Завдяки їхній діяльності відбувається повернення в мінеральне царство елементів, які містяться в органічних речовинах. Гриби, наприклад, переважно беруть участь у розкладі клітковини рослин, а бактерії розкладають трупи тварин. Мікроорганізми-деструктори виконують і інші функції: вони продукують інгібітори (наприклад, антибіотики) або навпаки – речовини-стимулятори (наприклад, деякі вітаміни), екологічне значення яких дуже важливе, однак ще мало вивчене [22].



---

**5.4. СТІЙКІСТЬ ТА САМОРЕГУЛЯЦІЯ ЕКОСИСТЕМ. БІОЛОГІЧНА ПРОДУКТИВНІСТЬ ЕКОСИСТЕМ. БІОМАСА ЕКОСИСТЕМ**

**Загальні принципи стійкості екосистем та їх саморегуляція.** У 1884 р. французький хімік А. Ле Шательє сформулював принцип, відповідно до якого будь-які зовнішні впливи, що виводять систему зі стану рівноваги, викликають у цій системі процеси, що намагаються послабити зовнішній вплив та повернути систему в початковий рівноважний стан.

Спочатку вважалося, що принцип Ле Шательє можна застосовувати і до простих фізичних та хімічних систем. Пізніше дослідження показали, принцип Ле Шательє можна застосувати і до таких великих систем як популяції, екосистеми і навіть до біосфери. Так, наприклад, принципу Ле Шательє підпорядковується екосистема Світового океану. Її біота поглинає до половини вуглекислого газу атмосфери і тим компенсує підвищене надходження антропогенного вуглекислого газу [50]. Однак біота суходолу вже виведена зі стану, коли вона підпорядковувалася цьому принципу, і в наш час наземні екосистеми в сумі виділяють більше вуглекислого газу, ніж в до антропогенну еру.

Стійкість організмів, популяцій або екосистем проявляється у самому факті їхнього існування протягом тривалого часу. Однак біосистеми не існують вічно. Смерть окремих особин і вимирання видів є природним процесом. У ході еволюції, коли певні види вимирають та їм на зміну приходять інші, більш пристосовані до умов існування, видове різноманіття біосфери зростає. Інша справа, коли вимирання організмів та руйнування екосистем іноді стають наслідком катастрофічних природних або антропогенних порушень (виверження вулканів, повені і т.п.).

Іноді популяції та види знищуються людиною безпосередньо, а можуть знищуватися опосередковано, коли під впливом антропогенної діяльності середовище змінюється таким чином, що стає повністю непридатним для існування будь-якого організму. Таке опосередковане знищення біологічного різноманіття людиною в сучасну епоху є основним [51].

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

Заборона мисливства, наприклад, не рятує від вимирання сокола-сапсана тоді, коли повністю зруйновані його місця проживання та знищена природна кормова база (рис.5.15).



**Рис. 5.15. Сокіл-сапсан (Закарпаття 2016 р.)**

Для оцінки стійкості екосистем та біосфери щодо природних катастроф та антропогенних порушень слід застосовувати поняття про екологічний резерв екосистеми, що було введено Ю. А. Израеєм (1989).

**Екологічний резерв екосистеми** – це різниця між гранично допустимим відхиленням та фактичним станом екосистеми. Вона вказує на розміри тієї буферної зони, в межах якої можливі зміни, що не руйнують екосистему. У ході еволюції, коли певні види організмів вимирають та їм на зміну приходять інші, більш пристосовані до умов існування, видове різноманіття екосистем і біосфери загалом зростає.

Стійкість екосистем в значній мірі пов'язана з рівнем їхньої еволюційної просунутості. Існує думка, що еволюційно більш молоді та прогресивні екосистеми складної організації зі значними ресурсами питомої вільної енергії мають підвищену стійкість. Знижується стійкість екосистеми при спрощенні їхньої структури. В основі стійкості екосистем і біосфери в цілому лежить широкий комплекс механізмів та їх структурних особливостей [52].

Головний фактор стійкості екосистем – це наявність у ній живої матерії. Саме вона визначає перевагу синтезу та структурування над процесами розпаду. Надає стійкості екосистемі різноманітність форм життя. Стійкість екосистем залежить від стійкості організмів та популяцій, які до неї входять.

Стійкість організмів та популяцій проявляється у їх здатності до самопідтримки та збереження в умовах несприятливих зовнішніх впливів.

Основою стійкості живих організмів є їх здатність до адаптації. Адаптація може бути визначена як відповідність між організмом та його середовищем. В епоху глобального антропогенезу особливо важливе значення отримала стійкість живих істот до різного роду хімічних речовин, які в природному середовищі відсутні. Звісно отрута є і в природі, але живі організми вже давно та поступово адаптувалися до них. Інша справа з **ксенобіотиками**. Так називають хімічні сполуки, що є прямим чи опосередкованим наслідком господарської діяльності людини та які не можуть бути використані живими організмами для отримання енергії або побудови свого тіла. Число таких ксенобіотиків величезне. Проте за рахунок переадаптації живі організми здатні протистояти їхньому шкідливому впливу [53].

На рівні організму в усіх живих істот є декілька способів захисту від ксенобіотиків: а) у людини є розумова діяльність, що дозволяє розпізнати ксенобіотики та уникати їх; б) у всіх тварин та людей є гормональна система, що розпізнає ксенобіотики, які вже потрапили до організму; в) на рівні клітин у рослин та тварин є мембранні бар'єрні механізми, що запобігають проникненню ксенобіотиків у середину клітини; г) усі живі організми мають ферменти, здатні руйнувати більшість ксенобіотиків; д) у тілі живих організмів є депо, куди направляються шкідливі речовини для запобігання впливу на активний обмін речовин; е) у ряді випадків рослини та тварини мають внутрішньоклітинні та тканинні транспортні системи виведення ксенобіотиків з організму [37].

**Цілісність і саморегуляція екосистем.** Природні екосистеми містять значну кількість видів живих організмів. Ці організми взаємодіють між собою, утворюючи єдину трофічну сітку. Усі організми в екосистемі пов'язані між собою. Хоча часто такий зв'язок є не прямим, а опосередкованим через інші види. Наприклад, дощові черви й непарні шовкопряди між собою напряду не пов'язані, але шовкопряди в разі масового

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

розмноження виїдають листя дерев. Відповідно, листя не падає на ґрунт, що зменшує кормову базу для дощових черв'їв.

Разом усі організми екосистеми утворюють складну цілісну систему, яка перебуває в стані динамічної рівноваги. Тобто через зміну якогось із елементів системи інші елементи компенсують ці зміни й виправляють становище. Так, у разі масового розмноження якогось виду різко зростає чисельність хижаків і паразитів, які ним живляться, і досить швидко чисельність виду зменшується до нормальних величин. Така здатність системи відновлювати свій стан після його порушення називається **саморегуляцією** [54].

Саморегуляція екосистем полягає в тому, що кількісні та якісні показники їхньої біопродуктивності, густоти видових популяцій, швидкості колообігу речовин та потоків енергії коливаються навколо певних оптимальних значень. Регулювальними факторами є внутрішньовидові та міжвидові зв'язки, що корегують чисельність окремих популяцій, внаслідок чого підтримується гомеостаз системи залом. Щойно густина популяції певного виду перевищить деякий середній (оптимальний) рівень, у біогеоценозі починають діяти регулювальні механізми (наприклад, вплив популяцій хижаків на популяції здобичі, паразитів – на популяції хазяїна, фітофагів – на популяції рослин тощо). Порушення взаємозв'язків організмів в екосистемах внаслідок діяльності людини можуть призвести до різкого скорочення чисельності одних видів та одночасного масового розмноження інших, зокрема шкідників лісу та сільського господарства.

Будь-яка екосистема може нормально функціонувати лише за більш-менш стабільних умов довкілля, що потрібно для здійснення колообігу речовин. Екосистеми певною мірою здатні підтримувати сталість своєї структури (гомеостаз), однак у них можуть відбуватися циклічні або поступальні зміни [55].

Циклічні зміни є наслідком пристосувань екосистем до періодичних (добових, сезонних тощо) змін навколишнього середовища. Це явище ґрунтується на адаптації популяцій окремих видів, які можуть проявлятися як періодичні зміни

---

густоти окремих популяцій, їхньої вікової структури, активності особин популяцій різних видів тощо.

Поступальні зміни відбуваються в разі відновлення зруйнованих екосистем (наприклад, відтворення лісів і степів на місці згарищ тощо) або необоротних змін у певному напрямі кліматичних умов (вологості, середньорічної температури тощо). Вони можуть приводити до заміни екосистеми одного типу на інший.

Спрямовані послідовні зміни угруповань організмів, які із часом призводять до перетворення самої екосистеми, називають **сукцесією**. Угруповання організмів, які існують на початкових етапах сукцесії, характеризуються незначним видовим різноманіттям, слабо розгалуженими трофічними сітками, різкими коливаннями чисельності й густоти окремих популяцій та низькою здатністю підтримувати гомеостаз популяцій. Тому вони із часом заміщуються більш конкурентоспроможними видами. Унаслідок підвищується здатність екосистем до саморегулювання. Цей процес триває аж поки не сформується багатовидова екосистема з максимально можливим у даних умовах ступенем стійкості. Процес сукцесії триває, доки екосистема не досягне значної видової різноманітності, стабілізації процесів колообігу речовин і перетворень енергії.

Прикладом штучної екосистеми, не здатної до саморегуляції, є агроценози – збіднені видами високопродуктивні угруповання рослин, тварин, грибів і мікроорганізмів, створені людиною для одержання сільськогосподарської продукції. Від природних екосистем агроценози докорінно відрізняються властивостями та особливостями функціонування. Незначне видове різноманіття та погано розгалужені трофічні сітки зумовлюють слабку стійкість агроценозів, але високу продуктивність одного чи кількох видів у його складі. Незважаючи на те, що до складу агроценозів можуть входити представники дикої фауни та флори, без яких вони не здатні існувати, в агроценозах, на відміну від природних біогеоценозів, практично відсутня саморегуляція; без постійного втручання людини вони руйнуються і зникають [56].

**Біологічна продуктивність екосистем.** Усі екологічні системи від екосистем до біосфери відрізняються присутністю живої речовини. Постійна присутність живої матерії в екосистемах забезпечується безперервним процесом оновлення живої речовини, її синтезом. Процес продукування живої речовини, що здійснюється в ході живлення, є центральною екосистемною функцією життя. Її прийнято називати біологічною продуктивністю.

**Продуктивність екосистеми** – це швидкість, з якою живі організми виробляють корисну хімічну енергію (фіксують сонячну енергію), що міститься в біомасі. Розраховується продуктивність екосистеми як кількість енергії, яку організми акумулюють за одиницю часу на одиницю площі (для наземних екосистем) або в одиниці об'єму (для водних екосистем).

Одиницями виміру можуть бути: ккал/м<sup>2</sup>добу, або ккал/м<sup>2</sup>год. Продуктивність рослин виражається в кількості виділеного кисню: гО<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>добу, або гО<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>год. У біологічній продуктивності беруть участь усі живі організми, і цим вони роблять свій внесок у підтримку існування біосфери. Мірою біологічної продуктивності слугує величина продукції біомаси, яка створюється за одиницю часу, віднесеної до одиниці площі або об'єму простору.

В екології розрізняють первинну та вторинну продукцію. **Первинна продукція** – це частина живої речовини, яка створюється завдяки діяльності організмів з автотрофним типом живлення. У межах первинної продукції розрізняють валову та чисту продукцію. **Валовою продукцією** називають масу органічної речовини, яка утворюється при фотосинтезі або хемосинтезі. Однак, природно, якась частина первинної продукції витрачається на дихання. Залишок органічних речовин після цих витрат і становить чисту продукцію. **Чиста первинна продукція** – це органічна речовина, яка накопичується в тканинах рослин за одиницю часу на одиницю площі або об'єму, за виключенням частини, яка витрачається на дихання в той самий період часу. Виражається в одиницях маси або енергії на одиницю площі або об'єму в одиницю часу [57].

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

Різниця між валовою та чистою продукцією досить велика, чиста продукція становить 40–80% валової продукції. Валова первинна продукція визначається як органічна речовина, яка синтезується рослинами за одиницю часу на одиницю площі або об'єму, включаючи ту частину, що витрачається на дихання. Виражається вона в одиницях маси або енергії на одиницю площі або об'єму в одиницю часу.

У процесі фотосинтезу використовується незначна частина сонячної енергії, але вона є основою для створення первинної продукції екосистеми і залежить від структури екосистеми. Наприклад, первинна продукція пшеничного поля поступається первинній продукції листового лісу, через наявність в останнього вертикальної ярусності (дерева, кущі, трава), що забезпечує поглинання більшої кількості сонячної енергії. Близько 50 % енергії отриманої в результаті фотосинтетичної активності витрачається на дихання рослин.

У водних екосистемах через формування первинної продукції у приповерхневих шарах води (близько 30 м) колір прибережних вод здається темно-зеленим, а у відкритому океані цей процес здійснюється на глибині близько 100 м, що забезпечує її синій колір [58].

**Первинна продукція екосистеми поділяється на:**

- загальну, наприклад, кількість деревної маси на 1 га, яку продукує сосновий ліс за період свого існування (200 м<sup>2</sup>);
- поточну, наприклад, кількість деревної маси на 1 га, яку продукує сосновий ліс за 1 рік (1,7–2,5 м<sup>2</sup>).

З 1964 по 1974 рр. вчені світу брали участь у створенні Міжнародної біологічної програми (МБП). її метою був збір інформації про продуктивність екосистем. За їх даними, чиста первинна продуктивність (ЧПП) екосистем суходолу становить 110–120 млрд т сухої речовини на рік, а продуктивність водних екосистем морів та океанів — 50–60 млрд т сухої речовини (Бігон, Харпер, 1989).

За даними цієї програми, продуктивність 30% суходолу та 90% площі океанів становить 400 г/м кв рік. Це фактично біологічні пустелі.

Найбільш продуктивними є:

- екваторіальні ліси;
- мангрові ліси;
- дощові тропічні ліси;
- болота;
- естуарії;
- коралові рифи.

Їх продуктивність — 3500–4000 г/м кв рік.

Фактори, що лімітують первинну продукцію на суходолі: світло, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, мінеральні речовини, низький рівень фотосинтетичних процесів (рідко буває більшим, ніж 10% ФАР).

Фактори, що лімітують первинну продукцію водних екосистем: біогенні елементи, світло, температура. Високопродуктивні водні екосистеми (естуарії, внутрішній шельф, зони океанічних апвелінгів) мають велику кількість біогенних елементів у воді.

Первинна продукція агроценозів і природних угруповань – це основне джерело харчування для людства. Сучасне споживання первинної продукції біосфери досягло 7 % чистої первинної продукції суші, що зумовило порушення біогеохімічного колообігу в біосфері. Переважно, такий рівень продукції отримують за рахунок урожайності агроценозів. Для власного споживання людина використовує близько 1 % первинної продукції, а для вигодовування сільськогосподарських тварин – 6 %. Отримання вищих показників врожайності потребує введення в екосистему додаткової енергії – «енергетичної субсидії» [59].

Людина, прагнучи збільшити чисту продукцію біоти, формує штучні екосистеми – монокультурні агроценози. Водночас, такі підходи йдуть у розріз із екологічними законами, адже при цьому людина свідомо сповільнює розвиток екосистеми на ранніх стадіях сукцесії, зменшує біорізноманіття, спрощує структуру системи, і як наслідок, порушується стан рівноваги, що зумовлює низку надійність екосистеми.

**Вторинна продукція** – це органічна речовина, що синтезується на рівні консументів за одиницю часу на одиницю площі або об'єму. Позначається: P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, P<sub>3</sub>, залежно від трофічного рівня. Одержана за рахунок сільськогосподарських тварин, вторинна продукція не менш важлива, тому що біомаса



**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

містить тваринні білки необхідні для збалансованого харчування людини. Вторинна продукція завжди нижча, ніж первинна, оскільки, не вся первинна продукція з'їдається гетеротрофними організмами, частина її накопичується у ґрунті в формі гумусу (до речі, кам'яне вугілля – це також залишок мінералізованої біомаси, яка створена автотрофними організмами); гетеротрофи не можуть забезпечити 100% перетворення первинної продукції на вторинну згідно з законом екологічної піраміди.

Основні класи екосистеми за біопродуктивністю, г/м<sup>2</sup> за рік (за Р. У. Штекером):

- екосистеми найвищої продуктивності (тропічні вологі ліси) – 2000– 3000;
- екосистеми високої продуктивності (листяні ліси помірної зони та луки) – 1000–2000;
- екосистеми помірної продуктивності (степи та чагарники) – 250–1000;
- екосистеми низької продуктивності (пустелі, напівпустелі, тундра) – 250 [60].

**Шляхи підвищення біологічної продуктивності екосистем.** Велика частина планети вкрита океаном і пустелями, які мають дуже низьку первинну продуктивність (біологічні пустелі). Висока первинна продуктивність спостерігається лише в деяких районах.

Іригація та використання пустель під рілля не завжди реальні. Виникають такі екологічні проблеми, як засолення ґрунтів та інші. Розорюваність земель, знищення лісів і відведення звільнених земель під рілля також мають негативні екологічні наслідки. Вітрова й водна ерозія швидко руйнують ґрунтовий покрив, знижується продуктивність екосистем, ідуть процеси утворення пустель і напівпустель.

У ХХ ст підвищення продуктивності екосистем, як первинної, так і вторинної, відбулося переважно за рахунок селекції рослин і тварин. Однак й досі люди не мають достатньої кількості продуктів білкового походження (Одум, 1989).

Збільшення продуктивності екосистем за рахунок підвищення продуктивності фотосинтезу – задача, яка потребує вирішення. Відомо, що збільшення освітлення не підвищує, а

знижує інтенсивність фотосинтезу. Людство ще не навчилося керувати процесом фотосинтезу.

**Біомаса екосистеми.** Усі екологічні системи від екосистем до біосфери відрізняються присутністю живої речовини. Постійна присутність живої матерії в екосистемах забезпечується безперервним процесом оновлення живої речовини, її синтезом. Необхідно розрізняти **первинну продукцію** – органічна маса, створена рослинами за одиницю часу, і **первинну продуктивність** – швидкість з якою автотрофи (продуценти) в процесі фотосинтезу зв'язують енергію і запасують її в формі органічної речовини. Консументи, які споживають первинну продукцію, утворюють свою біомасу [61].

**Біомаса** – це кількість живої речовини (в одиницях маси), що припадає на одиницю площі або об'єму ( $\text{т}/\text{м}^2$ ,  $\text{г}/\text{м}^2$ ). Біомаса може бути також виражена в енергетичних одиницях, які містяться у відповідній одиниці маси живої речовини (в джоулях). Залежно від походження розрізняють фіто-, зоо- та бактеріомасу. Для позначення біомаси і швидкості її утворення консументами застосовуються терміни: «вторинна продукція», тобто продукція гетеротрофних організмів, і «вторинна продуктивність», тобто швидкість утворення продукції гетеротрофами.

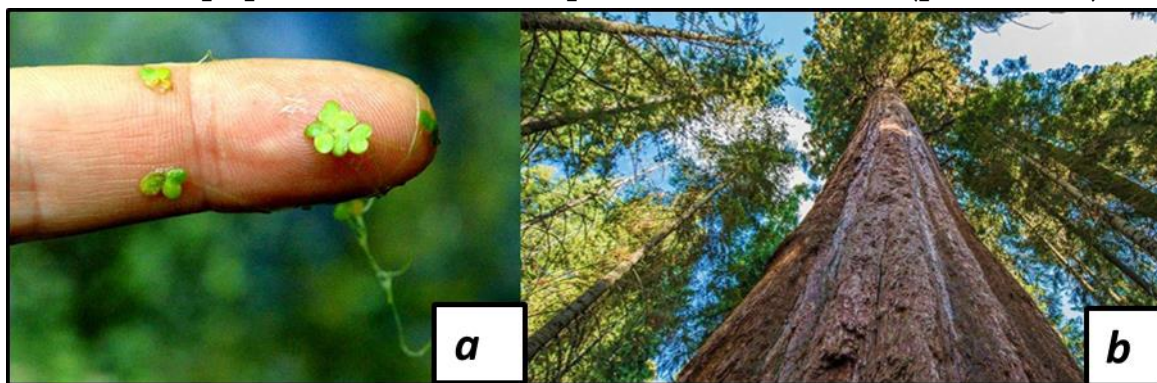
**Генетичні фактори продуктивності.** У всіх живих організмів рівень біопродуктивності чітко зумовлений їхньою видовою належністю і, відповідно, контролюється генотипом. Генотип визначає й іншу властивість живих організмів, що впливає на планетарне накопичення біомаси, – темпи розмноження. У результаті продукція, що створюється тим чи іншим живим організмом, залежить від двох факторів: а) інтенсивності біопродукційного процесу; б) темпів розмноження.

Обидва ці фактори мають генетичну зумовленість. У тих випадках, 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 розмноження. Окремі акти розмноження бактерій та інших мікроорганізмів у сприятливих умовах можуть відбуватися кожні 30–60 хв [42].

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

Теоретично це означає, що вже протягом кількох років мікроорганізми змогли б сформувати біомасу розміром із Земну кулю. Однак цього не спостерігається, оскільки швидкість розмноження мікроорганізмів обмежена великою кількістю зовнішніх факторів і, передусім, нестачею органічної речовини для живлення. Тому в сучасній біосфері Землі сумарна біомаса мікроорганізмів невелика. Найбільша її частина зосереджена у ґрунті.

У вищих зелених рослин продукування біомаси коливається в дуже широких межах [44]. 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, становить приблизно 2 тис. т (рис. 5.16).



**Рис. 5.16. a – Ряска. b – Секвоя у тропіках Борнео**

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 загалом. Незалежні набори генів впливають на морфологічні, фізіологічні та біохімічні параметри, що контролюють процес накопичення біомаси.

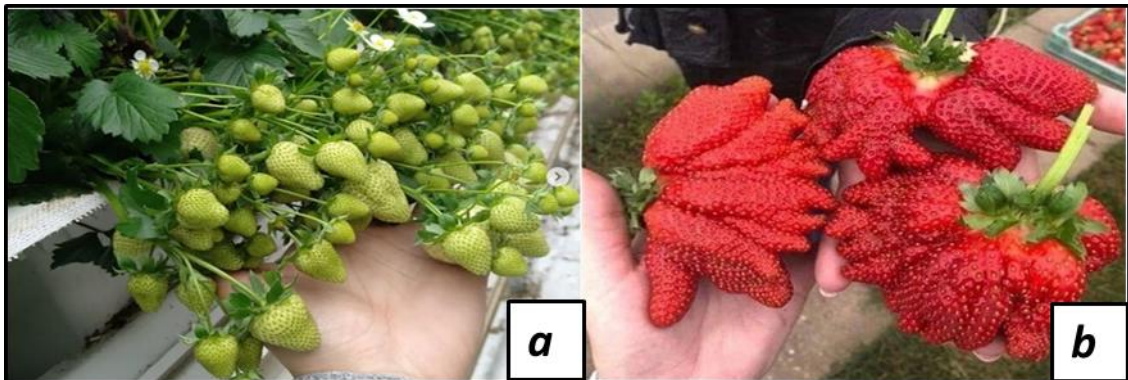
У світі живих істот діє загальна закономірність: чим більший розмір біомаси особини певного виду рослини чи тварини, тим нижчий темп розмноження та менша кількість потомства продукується за один акт репродукції. Природа немовби контролює продукційний процес, не допускаючи

перевиробництва біомаси одного виду та сприяючи збільшенню біомаси різних видів.

Однак окремі рослини та тварини відрізняються високим рівнем біопродукції. Найчастіше це пов'язано з явищем поліплоїдії [32].

**Поліплоїдія** – це природне чи штучне збільшення числа хромосом у ядрах. Найбільш характерна вона для рослин, але спостерігається й у тварин, зокрема вона властива дощовим черв'якам.

Особини з поліплоїдією відрізняються великими розмірами і мають підвищену стійкість до несприятливих факторів. У сільському господарстві у зв'язку з цим ведеться цілеспрямована робота щодо створення поліплоїдії з максимальною продуктивністю (рис.5.17).



**Рис. 5.17. Поліплоїдія: *a* – суниця, *b* – полуниця**

**Біопродукція в різних біомах. Біологічна продуктивність** – це відтворення біомаси рослин, тварин і мікроорганізмів, які входять до складу біогеоценозу. Відтворення біомаси видових популяцій рослин і тварин протікає з певною швидкістю, тому біологічна продуктивність може бути виражена продукцією за сезон, за рік, за декілька років чи інші одиниці часу.

Для наземних і водних організмів вона визначається кількістю біомаси на одиницю площі, а для планктонних і ґрунтових – на одиницю об'єму. Отже, біологічна продуктивність є відтворенням біомаси на 1 м площі (чи в 1 м 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. [37]

Особливості навколишнього середовища і, насамперед, режим абіотичних факторів помітно впливають на процес синтезу органічної речовини автотрофними та гетеротрофними організмами. 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, розуміють як родючість природного угіддя.

Розрізняють природну родючість як вихідну потенційну продуктивність угіддя, тобто ділянки суходолу або водойми, та економічну родючість як реальну кількість біологічної продукції, яку можна отримати від даного угіддя. Природна родючість є базовою властивістю будь-якої природної екосистеми. Отримання продукції за рахунок природної родючості безвитратне. Витрати необхідні тільки для збору біомаси та її транспортування в потрібне місце [22].

Економічна родючість – поняття більш складне. Воно включає 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 можливе її вираження у формі енергетичних одиниць.

Біомаса стабільних угруповань, де кругообігом речовин у стані рівноваги, залишається відносно постійною тому, що практично вся первинна продукція витрачається в ланцюгах живлення і розкладання.

Екосистеми відрізняються за швидкістю створення і витрачання первинної і вторинної продукції. Але всі вони

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

підпорядковуються закону співвідношення кількості первинної і вторинної продукції [10].

Цей закон називається **правилом піраміди продукції**. На кожному попередньому трофічному 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 травоядних, а маса останніх більша, ніж маса всіх хижаків [62].

Знання законів продуктивності екосистем має велике практичне значення. Воно дає можливість наукового обґрунтування кількості продукції, яку людина може використовувати для власних потреб, не завдаючи шкоди природним системам.

**ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ**

1. В якому випадку поняття «біогеоценоз» та «екосистема» є синонімами?
2. Дайте визначення біогеоценозу за В.М. Сукачовим.
3. Назвіть закономірності сукцесійного процесу.
4. Поясніть причини та особливості формування фітоценозу на різних етапах сукцесійного процесу.
5. Які причини виникнення кліматичного, едафічного клімаксу і дисклімаксу?
6. Які особливості реакції відповіді біотичного угруповання на порушення середовища існування (катастрофу і стихійне лихо)?
7. Висвітліть основні положення концепції екосистем.
8. Порівняйте між собою агроценоз і природний біоценоз на конкретних прикладах.
9. На конкретному прикладі поясніть, як дія антропогенного фактора може порушити рівновагу в екосистемі.

**ЛІТЕРАТУРА ДО РОЗДІЛУ 5**

1. *Бойчук Ю.Д., Коваль А.А.* Використання методів ентомобіоіндикації у визначенні екологічного стану агроценозів. Проблеми відтворення та охорони біорізноманіття України у світлі вчення про ноосферу. Держ. пед. ун-т ім. В. Г. Короленка. Полтава: *Астроя*. 2009. С. 26–27.

**ЕКОСИСТЕМА, ПОНЯТТЯ, ОСНОВНІ ТЕРМІНИ**

2. Бровдій В.М., Ільєнко К.П., Пархоменко О.В. Проблеми еволюції організмів: навч. посіб. Київ: НПУ імені М. П. Драгоманова, 2004. С. 95 с.
3. Бровдій В.М., Гаца О.О. Закони екології (соціально-економічні, геофізичні, геохімічні). Київ: НПУ, 2003. 179 с.
4. Волошина Н.О. Загальна екологія та неоекологія: навчальний посібник. Київ: НПУ ім. М.П. Драгоманова, 2015. 341 с.
5. Гайченко В.А., Царик Й.В. Екологія тварин: Навчальний посібник. Херсон: Олді-плюс. Київ: Ліра, 2012. 232 с.
6. Димань Т.М. Екологія людини. Київ: ВЦ «Академія», 2009. 376 с.
7. Дідух Я.П. Популяційна екологія. Київ: Фітосоціоцентр, 1998. 91 с.
8. Кучерявий В.П. Екологія. Львів: Світоч, 2000. 500 с.
9. Крупей К.С. Біоіндикація та біометрія: навчально-методичний посібник для здобувачів ступеня вищої освіти бакалавра напряму підготовки «Екологія, охорона навколишнього природного середовища та збалансоване природокористування». ЗНУ. Запоріжжя, 2016. 80 с.
10. Питання біоіндикації та екології: збірник праць. Дике поле. Запоріжжя, 2011. Вип. 16. № 1.
11. Питання біоіндикації та екології: збірник праць. Дике поле. Запоріжжя, 2011. Вип. 16. № 2.
12. Федряк М.М., Москалик Г.Г. Основи екології: навчальний посібник. ЧНУ. Чернівці, 2009. 336 с.
13. Adhikari K., Hartemink A.E. Linking soils to ecosystem services - A global review. *Geoderma*. 2016. Vol. 262. P. 101–11. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.08.009>.
14. Artmann M. Urban gray vs. urban green vs. soil protection — Development of a systemic solution to soil sealing management on the example of Germany. *Environ Impact Assess Rev*. 2016. Vol. 59 P. 27–42. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2016.03.004>.
15. Belgard A.L. Forest vegetation of South–East part of the Ukraine [Lesnaya rastitel`nost` Yugo-Vostoka USSR. Kiev. Shevchenko Kiev State University Publishing House, 1950.

- 
16. *Bernhardt-Römermann M., Römermann C., Nuske R., Parth A., Klotz S., Schmidt W., et al.* On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. *Oikos*. 2008. Vol. 117. P. 1533–41. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16776.x>.
17. *Bray N., Kao-Kniffin J., Frey S.D., Fahey T., Wickings K.* Soil macroinvertebrate presence alters microbial community composition and activity in the rhizosphere. *Front Microbiol*. 2019. Vol. 10. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00256>.
18. *Chernyshenko V.S., Lysenko Y.Y.* Belgard's ecomorphic analysis as a theoretical basis for mathematical prediction of population dynamics. *Ecol Noospherology*, 2008. Vol. 19. P. 19–30.
19. *Clark C.M., Flynn D.F.B., Butterfield B.J., Reich P.B.* Testing the Link between Functional Diversity and Ecosystem Functioning in a Minnesota Grassland Experiment. *PLoS One*. 2012. Vol. 7(12). DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052821>.
20. *De Vries F.T., Thébault E., Liiri M., Birkhofer K., Tsiafouli M.A., Bjørnlund L, et al.* Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2013. Vol. 110(35). P. 14296–301. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1305198110>.
21. *Dominati E., Patterson M., Mackay A.* A framework for classifying and quantifying the natural capital and ecosystem services of soils. *Ecol Econ*. 2010. Vol. 69. P. 1858–68. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2010.05.002>.
22. *Dray S., Choler P., Dolédec S., Peres-Neto P.R., Thuiller W., Pavoine S., et al.* Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*. 2014. Vol. 95. P. 14–21. DOI: <https://doi.org/10.1890/13-0196.1>.
23. *Dray S., Legendre P.* Testing the species traits environment relationships: The fourth-corner problem revisited. *Ecology*. 2008. Vol. 89. P. 3400–12. DOI: <https://doi.org/10.1890/08-0349.1>.
24. *Dumanski J., Peiretti R.* Modern concepts of soil conservation. *Int Soil Water Conserv Res*. 2013. Vol. 1. P. 19–23. DOI: [https://doi.org/10.1016/S2095-6339\(15\)30046-0](https://doi.org/10.1016/S2095-6339(15)30046-0).
25. *Flynn D.F.B., Mirotchnick N., Jain M., Palmer M.I., Naeem S.* Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–



- ecosystem-function relationships. *Ecology*. 2011. Vol. 92. P. 1573–81. DOI:<https://doi.org/10.1890/10-1245.1>.
26. Freeman S., Herron J.C. Evolutionary analysis. Pearson Education, 2002.
27. Galassi D.M.P., Stoch F., Fiasca B., Di Lorenzo T., Gattone E. Groundwater biodiversity patterns in the Lessinian Massif of northern Italy. *Freshw Biol.* 2009. Vol. 54. P. 830–47. DOI:<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02203.x>.
28. Gardiner M.M., Landis D.A., Gratton C., DiFonzo C.D., O’Neal M., Chacon J.M., et al. Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecol Appl.* 2009. Vol. 19. P. 143–54. DOI:<https://doi.org/10.1890/07-1265.1>.
29. Gongalsky K.B., Zaitsev A.S., Korobushkin D.I., Saifutdinov R.A., Yazrikova T.E., Benediktova A.I., et al. Diversity of the soil biota in burned areas of southern taiga forests. *Eurasian Soil Sci.* 2016. Vol. 49. P. 358–66.
30. Greinert A. The heterogeneity of urban soils in the light of their properties. *Soils Sediments.* 2015. Vol. 15. P. 1725–37.
31. Hågvar S. The relevance of the Rio-Convention on biodiversity to conserving the biodiversity of soils. *Appl Soil Ecol.* 1998. Vol. 9. P. 1–7.
32. Hickman C.P., Roberts L.S., Keen S.L., Larson A., I’Anson H. Eisenhour D.J. Integrated principles of zoology. McGraw-Hill. New York, 2008. 234 p.
33. Hulisz P., Charzyński P., Greinert A. Urban soil resources of medium-sized cities in Poland: a comparative case study of Toruń and Zielona Góra. *Soils Sediments.* 2018. Vol. 18. P. 358–72.
34. Korobushkin D.I., Butenko K.O., Gongalsky K.B., Saifutdinov R.A., Zaitsev A.S. Soil nematode communities in temperate rice-growing systems. *Eur J Soil Biol.* 2019. Vol. 93. P. 1030–99. DOI:<https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2019.103099>.
35. Korobushkin D.I., Gongalsky K.B., Gorbunova A.Y., Palatov D.M., Shekhovtsov S .V., Tanasevitch A.V., et al. Mechanisms of soil macrofauna community sustainability in temperate rice-growing systems. *Sci Rep.* 2019. Vol. 9. P. 101–97.

36. Korobushkin D.I., Gorbunova A.Y., Zaitsev A.S., Gongalsky K.B. Trait-specific response of soil macrofauna to forest burning along a macrogeographic 203 gradient. *Appl Soil Ecol.* 2017. Vol. 112. P. 97–100. DOI:<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.12.004>.
37. Kunah O.N., Prokopenko E.V., Zhukov A.V. Ecomorphic organisation of the Ukraine steppe zone spider community. *Fundam Appl Soil Sci.* 2014. Vol. 15. P. 101–19.
38. Kunah O.N. Functional and spatial structure of the urbotechnozem mesopedobiont community. *Visnyk Dnipropetr Univ Biol Ecol.* 2016. Vol. 24. P. 473–83. DOI:<https://doi.org/10.15421/011664>.
39. La Notte A., D'Amato D., Mäkinen H., Paracchini M.L., Liqueste C., Egoh B., et al. Ecosystem services classification: A systems ecology perspective of the cascade framework. *Ecol Indic.* 2017. Vol. 74. P. 392–402. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.11.030>.
40. Lamano Ferreira M., de Souza L., Conti D., Capellani Quaresma C., Reis Tavares A., Gonçalves da Silva K., et al. Soil Biodiversity in Urban Forests as a Consequence of Litterfall Management: Implications for São Paulo's Ecosystem Services. *Sustainability*, 2018. Vol. 10. P. 684. DOI:<https://doi.org/10.3390/su10030684>.
41. Lavelle P., Decaëns T., Aubert M., Barot S., Blouin M., Bureau F., et al. Soil invertebrates and ecosystem services. *Eur J Soil Biol.* 2006. Vol. 42. P. 3–15.
42. Lehmann A., Stahr K. Nature and significance of anthropogenic urban soils. *Soils Sediments.* 2007. Vol. 7. P. 247–60.
43. Mexia T., Vieira J., Príncipe A., Anjos A., Silva P., Lopes N., et al. Ecosystem services: Urban parks under a magnifying glass. *Environ Res.* 2018. Vol. 160. P. 469–78. DOI:<https://doi.org/10.1016/j.envres.2017.10.023>.
44. Morel J.L., Chenu C., Lorenz K. Ecosystem services provided by soils of urban, industrial, traffic, mining, and military areas (SUITMAs). *Soils Sediments*, 2015. Vol. 15. P. 1659–66.
45. Nazarenko N.N. Coenomorphs as phytometers of biotopes. *Biosyst Divers.* 2016. Vol. 24. P. 8–14. DOI:<https://doi.org/10.15421/011602>.

- 
46. *Nazaruk M., Zhuk Y.* Green zone of small and medium cities of Lviv region: current status and performance issues. *Phys Geogr Geomorpho.* 2013. Vol. 1. P. 54–62.
47. *Pavao-Zuckerman M.A.* The nature of urban soils and their role in ecological restoration in cities. *Restor Ecol.* 2008. Vol. 16. P. 642–9.
48. *Pavoine S., Vela E., Gachet S., De Bélair G., Bonsall M.B.* Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: A novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *J Ecol.* 2011. Vol. 99. P. 165–75.
49. *Prokopenko O.V., Kunach O.N., Zhukov O.V., Pakhomov O.Y.* Biological Diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Spiders (Aranei). Dnipropetr. Nac. Univ. Press. Dnipro, 2010.
50. *Raymond-Léonard L.J., Gravel D., Reich P.B., Handa I.T.* Springtail community structure is influenced by functional traits but not biogeographic origin of leaf litter in soils of novel forest ecosystems. *Proc R Soc B Biol Sci.* 2018. P. 285. DOI:<https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0647>.
51. *Schifino-Wittmann M. T.* Polyploidy and its influence on the origin and evolution of wild and cultivated plants. *Brazilian Journal of Agrociencia.* 2004. Vol. 10(2). P. 151–157.
52. *Smith J., Chapman A., Eggleton P.* Baseline biodiversity surveys of the soil macrofauna of London's green spaces. *Urban Ecosyst.* 2006. Vol. 9. P. 337–49.
53. *Sousa P., Gomes D., Formigo N.* Ecosystem services in environmental impact assessment. *Energy Reports.* 2020. Vol. 6. P. 466–7.
54. *Thuiller W., Lavorel S., Midgley G., Lavergne S., Rebelo T.* Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology.* 2004. Vol. 85. P. 1688–99.
55. *Wood S.A., Karp D.S., DeClerck F., Kremen C., Naeem S., Palm C.A.* Functional traits in agriculture: Agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends Ecol Evol.* 2015. Vol. 30. P. 531–9.

- 
56. *Yorkina N.V., Kunakh O.M., Budakova V.S.* Packaging of ecological niches and spatial organization of the grouping of macrofauna of a city park. *Agrology*. 2019. Vol. 2. P. 209–18.
57. *Yorkina N.V., Podorozhniy S.M., Velcheva L.G., Honcharenko Y.V., Zhukov O.V.* Applying plant disturbance indicators to reveal the hemeroby of soil macrofauna species. *Biosyst Divers*, 2020. Vol. 28. P. 181–94. DOI:<https://doi.org/10.15421/012024>.
58. *Zhukov A.V., Kunah O.N., Novikova V.A., Ganzha D.S.* Phytointegration estimation of soil mesopedobionts communities catena and their ecomorphic organization. *Biol Bull Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagog Univ.* Melitopol. 2016. Vol. 6. P. 91–117.
59. *Zhukov A.V., Kunakh O.N., Pahomov A.Y.* Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Earthworms (Lumbricidae). Dnipro National University Press., 2007.
60. *Zhukov A.V., Shatalin D.B.* Hygrotop and trophotope of steppe Dnieper biogeocenoses as determinants of  $\beta$ -diversity of earthworm (Lumbricidae) communities. *Biol Bull Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagog Univ.* 2016. Vol. 6. P. 188–222.
61. *Zhukov O.V.* The ecomorphic analysis of the soil animals consortions. Svidler press. Dnipro, 2009.

## **СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

---

Мікроорганізми в природі існують у тісних асоціаціях один з одним. У процесі еволюції у певних видів мікроорганізмів, що населяють ґрунт, водойми та інші субстрати, сформувались механізми адаптації до умов середовища та до його мешканців. Це призвело до заселення самих різних екологічних ніш мікробними асоціаціями.

Мікроорганізми в цих спільнотах пов'язані між собою енергетичними ланцюгами та впливають один на одного. Вони конкурують за джерело живлення, життєвий простір. Взаємовідносини між мікроорганізмами складні та динамічні у зв'язку з постійною зміною екологічних умов та фізіологічною мінливістю самих мікроорганізмів. Вивчення взаємовідносин мікроорганізмів має велике значення для розуміння процесів кругообігу речовин у природі, формування ґрунту, еволюції видів мікроорганізмів [12].

### **6.1. ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНИХ ТИПІВ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

У природному середовищі на кожний організм або групу організмів 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 (паразитування одних організмів на інших), так і непрямою (зміна абіотичних чинників середовища).

Існують такі типи взаємовідносин між мікроорганізмами: нейтралізм, симбіоз (коменсалізм, мутуалізм, синтрофія, метабіоз, синергізм), конкуренція, антагонізм, паразитизм.

**Нейтралізм** – взаємовідносини, за яких організми, що розвиваються у складі одного ценозу, безпосередньо не впливають один на одного (рис. 6.1).

Розділ 6.  
**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ  
ОРГАНІЗМАМИ**



**Рис. 6.1. Нейтралізм у різних тварин**

**Симбіотичні або асоціативні взаємовідносини** – форма тісного співіснування, яке розглядається як позитивний вплив мікроорганізмів один на одного, навіть якщо один партнер виграє від співіснування більше, ніж інший (рис. 6.2).



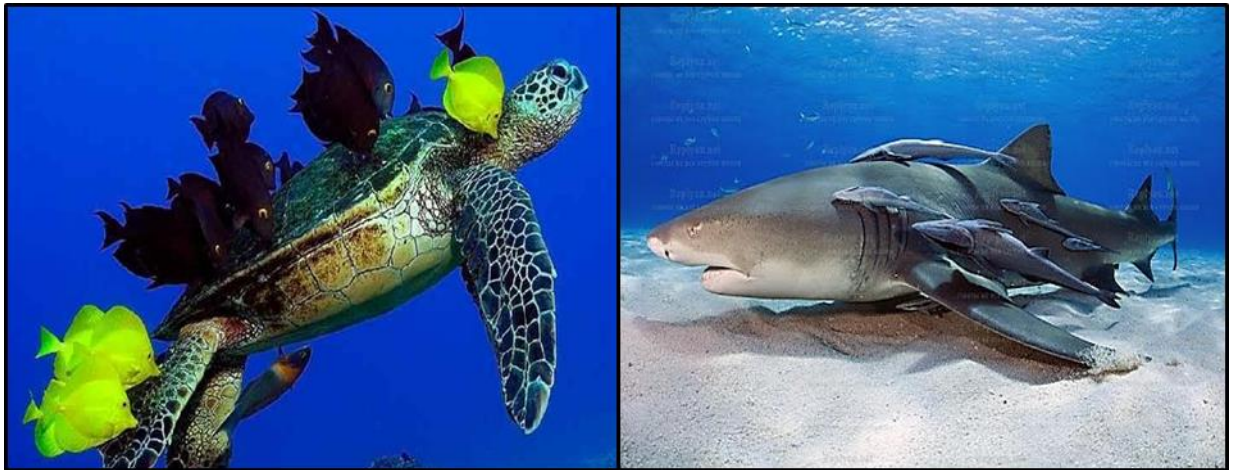
**Рис. 6.2. Симбіотичні взаємовідносини (польові комахи виду *Formica*, що доглядають за попелицями)**

Симбіоз може бути факультативним або облігатним. При факультативному симбіозі кожний з організмів може при необхідності жити і без партнера, при облігатному – самостійний розвиток одного з організмів чи обох неможливий. Ступінь шкоди чи користі від взаємного співіснування для кожного з партнерів можна оцінити лише тоді, коли порівняти їх стан при незалежному співіснуванні з їх станом при житті в асоціації. Розрізняють типи симбіотичних взаємовідносин: коменсалізм, мутуалізм, синтрофія, синергізм [10].

**Коменсалізм** характеризує такі відносини, коли мікроби використовують інший організм без шкоди, але й без очевидної

**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

вигоди для останнього. За такої форми взаємовідносин один із партнерів системи (коменсал) покладає на іншого (господаря) регуляцію своїх відносин із зовнішнім середовищем, але при цьому не вступає з ним у тісні стосунки. Основою для коменсальних відносин може бути спільний простір, субстрат, поживні речовини. Господар не відчуває помітних шкідливих наслідків від присутності коменсала – не виграє і не страждає. Прикладом коменсалізму можуть бути риби-прилипали, які мають присоску на голові, яка дає змогу їм прикріплюватися до більших морських тварин, таких як акули, манти та кити. Коли тварина-господар харчується, прилипали відокремлюються, щоб з'їсти залишки їжі (рис. 6.3).



**Рис. 6.3. Коменсалізм (риби-прилипали)**

Однак у деяких випадках організми, що традиційно належать до коменсалів, можуть стати патогенними. Приклад тому – кишкова паличка (*Escherichia coli*), яка мешкає в кишечнику людини як коменсал, але в певних умовах виявляється хвороботворною. Нерідко буває й так, що організм, який виступає як коменсал або "нейтральний паразит" стосовно одного господаря, виявляється цим паразитом (патогеном) щодо іншого.

Під **мутуалізмом** розуміють взаємовідносини, які мають взаємовигідний характер. Типовим прикладом мутуалістичних взаємовідносин є симбіоз бульбочкових бактерій та бобових рослин (рис. 6.4): бульбочкові бактерії фіксують азот, у результаті чого рослини отримують продукти азотфіксації, а бактерії – продукти асиміляції  $\text{CO}_2$ , що утворюються в рослинах [15].

**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

**Рис. 6.4. Мутуалізм (симбіоз бульбочкових бактерій та бобових рослин)**

**Синтрофія** – співіснування мікроорганізмів, при якому мікроорганізми можуть сумісно жити і розвиватися на середовищі, яке недоступне жодному з цих видів окремо. Наприклад, обмін факторами росту у молочнокислих бактерій: кожний із симбіонтів виділяє у середовище речовини, необхідні для іншого. В основі синтрофії може лежати також видалення токсичного продукту, наприклад руйнування пеніциліну пеніциліназою аеробних спороутворюючих бактерій, що забезпечує існування тих мікробів, які чутливі до пеніциліну. Якщо стимуляція проявляється в результаті односторонньої взаємодії, то такий тип взаємовідносин називається сателітизмом. Синтрофні взаємовідносини можуть проявлятися у тому, що один вид мікробів готує субстрат для розвитку другого, при цьому продукти метаболізму одного виду бактерій є харчовим та енергетичним субстратом іншого або один мікроорганізм продовжує процес, розпочатий іншим [9]. Такий тип синтрофії називається метабіозом (рис. 6.5). Прикладом можуть бути ґрунтові мікроорганізми, що беруть участь у кругообігу азоту. Так, амоніфікуючі бактерії трансформують амінокислоти в аміак та солі амонію, нітріфікуючі – перетворюють амонійні солі в солі азотної кислоти, а бактерії-денітрифікатори відновляють до молекулярного азоту [1].



Розділ 6.  
**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**



**Рис. 6.5. Синтрофія (бактерії ґрунту)**

**Синергізм** – форма співіснування мікробів, при якій у асоціантів посилюються фізіологічні функції і виникають нові властивості. Прикладом є асоціація дріжджів та оцтовокислих бактерій – «чайний гриб» або «морський рис» - колонії мікроорганізмів що мають загальну гелеподібну або слизову капсулу – **зооглея** (рис. 6.6).



**Рис. 6.6. Синергізм: а – «чайний гриб»; б – «морський рис»**

Оцтовокислі бактерії перетворюють сахарозу до глюкози та фруктози, а потім до глюконової та кетоглутарової кислот, які використовуються дріжджами. Дріжджі, в свою чергу, синтезують вітаміни, які використовують оцтовокислі бактерії [3].

**Конкуренція** – взаємовідносини між організмами одного або різних видів, які змагаються за однакові ресурси зовнішнього середовища за умови їх нестачі (6.7).

Розділ 6.  
**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ  
ОРГАНІЗМАМИ**



**Рис. 6.7. Конкуренція за однакові ресурси**

У мікробіології поняття конкуренції застосовують в оцінці взаємовідносин між мікроорганізмами і макроорганізмами, наприклад, мікроорганізми ґрунту можуть конкурувати з вищими рослинами за елементи мінерального живлення. Боротьба між популяціями мікроорганізмів може призводити до зникнення однієї з них. В експериментальній мікробіології конкурентні взаємовідносини між популяціями різних видів бактерій досліджуються за хемостатного культивування бактерій на штучних середовищах. У найпростіших випадках конкурентні відносини моделюють і вирощують форми, здатні використовувати один і той самий субстрат, внесений у середовище. Зрозуміло, що той організм, який швидше росте за умов всіх можливих концентрацій субстрату, швидко опиняється в чистій культурі, а його конкурент зникає. Однак бувають випадки, коли за високої концентрації субстрату домінуватиме один організм, а за низької – інший. Проте, якщо два організми розвиваються в середовищі, де є субстрат, який можуть використовувати обидва, конкуренція між цими організмами спостерігається не завжди, навіть якщо цей субстрат єдиний. Наприклад, під час вирощування лактобацил і пропіоновокислих бактерій у хемостаті на мінімальному середовищі з глюкозою спостерігається сильний ріст обох мікроорганізмів. Обидва можуть використовувати глюкозу, але лактобацили утворюють із глюкози молочну кислоту, якій надають перевагу

**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

пропіонобактерії, тому конкуренції за глюкозу не відбувається [13].

**Паразитизм** – форма взаємовідносин, при якій паразит використовує партнера-господаря як середовище існування і/або як джерело живлення, покладаючи на нього регуляцію своїх відносин із зовнішнім середовищем і, як правило, при цьому завдає певної шкоди організму господаря. Паразити живляться не лише мертвими органічними рештками зі «столу» господаря. Основна їх їжа – нативні тканинні, клітинні білки та інші необхідні компоненти живого організму господаря (рис. 6.8).



**Рис. 6.8. Паразитизм (повитиця польова)**

Паразити усуваються від самостійного вирішення проблеми регуляції своїх зв'язків із зовнішнім середовищем, повністю перекладають цю задачу на партнера-господаря. Існують різні ступені спеціалізації паразитів, тобто вибірковість певного виду паразиту до певних видів господарів. Відомі лише нечисленні випадки паразитизму мікроорганізмів на мікроорганізмах. Так, розповсюджений у природі мікоплазмоподібний гриб *Metallogenium*, який утворює зірчасті мікроколонії, що складаються з тонких ниток, просякнених окислами заліза і марганцю. *Metallogenium* часто паразитує на клітинах або колоніях водоростей, бактерій, грибів. Хижацтво – такі взаємовідносини двох груп мікроорганізмів, коли одні використовують інших як їжу. Така форма відносин досить поширена серед тварин. У світі мікробів хижацтво зустрічається досить рідко. Прикладом серед мікроорганізмів хижака є *Bdellovibrio bacteriovirus* – дрібна, грамнегативна бактерія з одним

**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

полярним джгутиком. Ці мікроорганізми атакують і вбивають інших грамнегативних бактерій, проникаючи в простір між стінкою та мембраною клітини-господаря і розмножуючись там. Вони часто знаходяться в стічних водах, рідше у прісноводних водоймищах та морях. Вібріони ростуть тільки на живих бактеріях і не культивуються на поживних середовищах. Слід зазначити, що паразитичні або патогенні мікроорганізми мають переважно більший біотичний потенціал, ніж хижаки. Їхня структура, обмін, вибір господаря і життєві цикли часто більш спеціалізовані, що пов'язано з своєрідністю їхнього середовища мешкання і механізмом розповсюдження від одного господаря до іншого. Існування паразитів і хижаків має екологічне значення [11].

Найбільш шкідливу дію зумовляють нові паразити і хижаки, які зустрічають із зміною кліматичних умов середовища та за впливу діяльності людини [2].

**Хижацтво** – напад одних тварин на інших і поїдання їх. Хижак і жертва мають спеціальні пристосування для успішного полювання (хижаки) або для захисту (жертва) – пазурі, зуби і т.д. (шипи, колючки, панцири, забарвлення, отруйні та пахучі залози, здатність ховатися і будувати прихисток тощо). Приклад, скопа (*Pandion holiaetus*) харчується рибою, рисі (*Felix lynx*) харчуються зайцями, вовк (*Canis lupus*) – типовий багатोїдний хижак. Хижак – важливий фактор природного відбору (рис. 6.9).



**Рис. 6.9. Хижацтво (хижак полює і живиться іншим організмом, жертвою)**

## СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ

**Алелопатія** – це взаємодія організмів за допомогою специфічно діючих хімічних продуктів обміну речовин (рис. 6.10).



**Рис. 6.10. Алелопатія**

Квасоля пригнічує ріст ярої пшениці, кореневі виділення пирію (*Agrouon rapars*) і багаття (*Dromus inermis*) не ростуть поблизу трави і навіть дерева. Також біологічно активні речовини виробляють дерева. Біологічно активні речовини виробляють і багато мікроорганізмів. Антибіотик пеніцилін отримують з гриба *Penicillium*. Гіббергін, стимулюючий ріст рослин отримують із мікроскопічного гриба [20].

**Аменсалізм** – взаємини, при яких виникають негативні умови для однієї або декількох популяцій, придушення однієї, двох, трьох і більше популяцій іншою, яка не відчуває зворотного впливу від пригніченої (пригніченими). Аменсалізм можна розглядати як одну з форм антибіоза або як крайню форму алелопатії. **Приклад.** Взаємовідносини цвілевих грибів з бактеріями (рис. 6.11) .



**Рис. 6.11. Аменсалізм (взаємовідносини цвілевих грибів)**

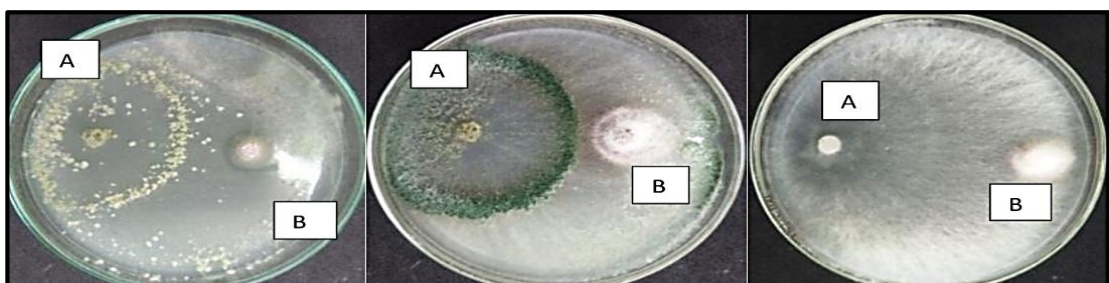
## СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ

**Антагоністичні взаємовідносини** проявляються у пригнічуючому впливі одного або декількох членів мікробної асоціації один на одного. Розрізняють антагонізм пасивний (конкурентний) та активний [4].

**Пасивний антагонізм** – взаємодія, при якій різні мікроорганізми використовують одні й ті ж поживні речовини – це боротьба за їжу та життєвий простір. Перевагу у такій боротьбі отримують організми, що швидко ростуть та невибагливі до поживних речовин. Наприклад, деякі мікроміцети роду *Rhizopus* spp., *Mucor* spp., можуть використовувати будь-які джерела вуглеводів – целюлозу, лігнін, пектин та за короткий час захоплюють значну поверхню і утруднюють до неї доступ інших мікроорганізмів [21].

**Активний антагонізм** обумовлений виділенням бактерицидних речовин. Мікроби виділяють в середовище існування метаболіти, які можуть бути неспецифічними продуктами обміну (органічні кислоти, спирти, аміак, феноли та ін.) і викликати коагуляцію білків цитоплазми. В цьому випадку антагонізм носить загальний характер. Так, молочнокислі бактерії, підкислюючи середовище, викликають пригнічення гнилісної мікрофлори. Утворення лимонної кислоти *Aspergillus niger* є причиною загибелі конкурентної для нього мікробіоти [19].

Для прикладу розглянемо антагоністичні властивості мікроміцету роду *Trichoderma* spp. із фітопатогенними мікроміцетами роду *Fusarium* spp. (рис 6.12).



**Рис. 6.12. Антагоністичні властивості мікроміцетів роду *Trichoderma* spp. (A) із фітопатогенними мікроміцетами *Fusarium* spp. (B).**

**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

Висока антагоністична активність грибів роду *Trichoderma* зумовлюється різними механізмами дії: конкуренція за субстрат за рахунок синтезу сидерофорів, гіперпаразитизм, в основі якого лежить синтез літичних ферментів і продукування антибіотичних речовин [25; 22]. Спільна дія літичних ферментів з антибіотиками забезпечує більш високий рівень антагонізму проти їх дії окремо. Відома синергічна дія ферментів гідролаз і антибіотиків, водночас деградація клітинних стінок фітопатогенів супроводжується інгібуванням швидкості росту гриба.

**6.2. ЕКОЛОГІЧНА СТРУКТУРА БІОЦЕНОЗІВ**

**Екологічна структура біоценозів** – це закономірне, типове співвідношення певних видів до умов навколишнього середовища та зв'язок всього угруповання з основним компонентом даного біоценозу [7].

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

Перший із них полягає в тому, що добір видів у біоценозу будь-якої екосистеми йде на основі спільності їх екологічних вимог щодо середовища. Природно, що на перезволожених ґрунтах будуть оселятися вологолюбні рослини та тварини, а на південних відкритих схилах основу біоценозів будуть складати ксерофітні рослини та теплолюбні тварини. Ресурси та умови існування в цьому разі виступають як механізм добору видів до біоценозу [22].

Другий механізм утримання цілісності біоценозу зовсім інший за своєю природою. Він полягає в наявності коадаптацій рослин і тварин щодо спільного життя. Співмешкання видів в одному ценозі є результатом того, що один вид потрібен іншому так, що без нього він не може існувати. Приклади такої взаємної прив'язаності організмів один до одного численні. Фітофаги не можуть існувати без відповідних кормових рослин, рослини, запилювані комахами, не можуть розмножуватися в екосистемі, де немає потрібних для їх запилення комах [18].

Обидва механізми біоценогенезу працюють одночасно та паралельно, це й веде до того, що в кінцевому результаті в

**СТРУКТУРА УГРУПОВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

кожному біоценозі набір видів рослин і тварин не випадковий, а закономірний. Ще К. Мебіус підкреслював, що будь-який біоценоз є стійким угрупованням, яке повторюється в часі й просторі. Стосовно цього для кожного біоценозу характерний свій тип біопродукційного процесу та певний запас біомаси [8].

Особливостями будь-якого біоценозу є видовий склад та структура. Кожен біоценоз має чітко визначений видовий склад. Загальна кількість видів рослин і тварин, властивих певному біоценозу, більш менш постійна, але між біоценозами різних типів досить відрізняється. Найбільш багаті за видовим складом біоценози вологих тропіків, а найбідніші – біоценози аридних і холодних регіонів. Загальна кількість видів, що складає біоценоз характеризує його видове багатство. Загальна кількість видів, що входить до складу біоценозу, їх різноманітність залежить від місцезнаходження, кліматичних та едафічних умов біоценозу, а також від його історії розвитку [14].

**Видова насиченість біоценозу** – загальна кількість видів, що припадає на одиницю площі. Залежно від видової насиченості розрізняють біоценози прості і складні.

У складних біоценозах велика кількість видів і взаємозв'язки між ними складні. Причому, у найбагатших у видовому відношенні біоценозах практично всі види малочисельні (рис. 6.13).



**Рис. 6.13. Видова насиченість біоценозу**

Так, у тропічних лісах, які мають значну флористичну насиченість, рідко можна зустріти поряд кілька дерев одного виду. Усе це зумовлює формування досить складних біотичних зв'язків. У таких умовах не буває масового розмноження окремих видів, біоценози характеризуються високою стабільністю.



**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

Видова насиченість залежить від кліматичних та едафічних умов. Так, біоценози тундри і пустелі охоплюють значно меншу кількість видів, ніж біоценози вологих тропічних лісів. Велику флористичну насиченість мають вологі тропічні ліси [23].

На формування видової насиченості значний вплив мають історичні фактори. В процесі розвитку біоценозів спостерігається тенденція до поступового збільшення видового багатства. Сформовані біоценози, як правило, багаті за кількістю видів, ніж молодші за віком. Сюди відносять біоценози тропічної зони. У помірній зоні в зв'язку із зледеніння, які відбувалися в минулому, біоценози порівняно молоді і тому бідніші за видовим складом.

Від віку біоценозів залежить також і взаємозв'язки між організмами і навколишнім середовищем.

У складі фітоценозів виділяють групи видів, які мають різне значення в житті рослинного угруповання, їх називають ценотипами. Виділили дві групи таких видів:

- 1) основні, постійні види, які визначають властивості у фітоценозів;
- 2) тимчасові, непостійні види, які з'являються у фітоценозі періодично (інгредієнти).

**Структура біоценозу** – це закономірні зв'язки і визначений розподіл різних елементів системи.

Розрізняють видову, просторову або хорологічну і трофічну структури.

**Просторова структура біоценозу (ярусність).**

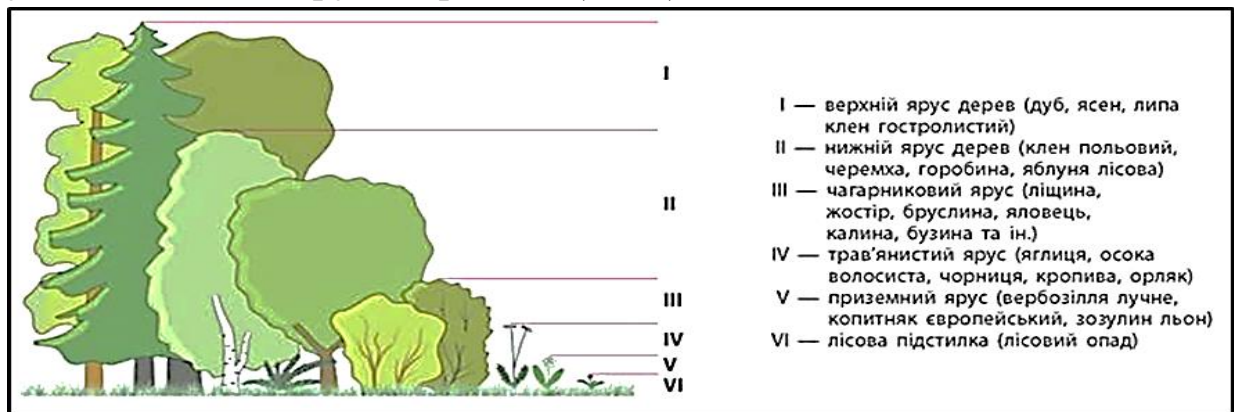
Розподіл видів рослин, тварин і мікроорганізмів у біоценозі залежить від умов їх місця проживання і становить так звану просторову структуру (ярусність).

**Просторова структура** – це вертикальний розподіл фітоценозу в наземній та підземній частинах на окремі горизонти. Тому розрізняють наземну і підземну структури біоценозу. Формування наземної структури залежить від вимогливості рослин до світла, тепла, вологи, вітру тощо. Кожен ярус біоценозу характеризується певними морфологічними, флористичними, екологічними та іншими ознаками. Найкраще просторова структура виражена у фітоценозі.

## СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ

Добре виражена ярусність у лісах:

1) деревний ярус; 2) ярус чагарників і підліску; 3) трав'яний покрив; 4) мохів і лишайників. Слабше ярусність виражена у степових і лучних угрупованнях. У фітоценозах існують також і позаярусні рослини: ліани та епіфіти. Кількість ярусів залежить від екологічних і едафічних умов, видового складу, віку угруповання. Навіть при незначному покращанні екологічних умов кількість ярусів зростає (6.14).



**Рис. 6.14. Наземна структура біоценозу**

**Підземна структура фітоценозу** формується залежно від вимогливості вищих рослин до родючості ґрунту.

Тварини не пристосовані постійно до якого-небудь ярусу. В більшості випадків вони ведуть активний спосіб життя в кількох ярусах: птахи, окремі види ссавців.

Залежно від кількості ярусів біоценози ділять на:

- 1) прості (сосняк лишайниковий),
- 2) складні фітоценози (сосняк грабово-дубовий різнотравний).

Ярусний розподіл рослин не тільки підвищує загальну продуктивність біоценозів, а й пом'якшує взаємовідносини між рослинами, тваринами, оскільки ярусність розмежує життєвий простір окремих рослин, тварин і мікроорганізмів, сприяє послабленню боротьби за існування між ними і одночасно сприяє повнішому використанню ресурсів зовнішнього середовища.

**Ярусність** – пристосування до раціонального використання зовнішнього середовища.

**Горизонтальна структура біоценозу (мозаїчність).**

## СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ

Однорідність біотопу в межах біоценозу відносна. В межах біоценозу можуть існувати відмінності у зволоженні ґрунту, засоленості, а також відмінності щодо рослинного покриву. Навіть при повній однорідності біотопу можуть існувати відмінності у зв'язку з чергуванням крон, щодо неоднакової освітленості і вологості [24].

Мозаїчність біоценозу проявляється в його поділі на окремі мікроценози, які відрізняються за видовим складом, кількісним співвідношенням особин. Елементами горизонтального розчленування є також синузії (рис. 6.15).



**Рис. 6.15. Мозаїчність біоценозу**

**Синузії** в межах фітоценозу об'єднують групи видів подібні за екологічними властивостями, що належать до відповідних життєвих форм (сукупність – лишайників, ефемерів, гризунів). Вперше термін "синузія" був вжитий шведським геоботаніком Рубелем у 1917 р., потім австрійським геоботаніком Гамсом у 1918 р.

**Гамс розрізняв синузії трьох порядків:**

1. Синузії одного виду в межах угруповання.
2. Синузії різних видів, але однієї життєвої форми – чагарники.
3. Синузії об'єднання особин видів різних життєвих форм приурочені до відповідних мікроумов.

Ці синузії нагадують мікроценози.

Під час вирішення питання доцільності створення системи класифікаційних, таксономічних, категорій, що охоплюють всю різноманітність угруповань, необхідно з'ясувати характер меж між ними. Щодо характеру меж існують дві точки зору. Одні

**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

автори вважають, що межі між угрупованнями рослин чіткі. Однак існує думка щодо неперервності, континуальності рослинного покриву. Тварини на відміну від рослин, менш тісно пов'язані з угрупованнями, тому при з'ясуванні питання меж головне значення належить рослинним угрупованням. При класифікації біоценозів використовують такі одиниці: асоціація, група асоціацій, формація, група формацій, клас формацій, тип біомів.

**Асоціація** – найдрібніша одиниця, яка об'єднує ділянки земної поверхні з угрупованнями подібними за будовою, тобто з однаковими едифікаторами і домінантами, однаковою структурою, набором консорцій.

**Група асоціацій** – відносять всі асоціації, в яких більша частина ярусів, зокрема головний, однаковий, а один із другорядних ярусів - відмінний.

**Формація** – об'єднує всі групи асоціацій, які мають спільного домінанта головного ярусу (ліс із ялини європейської, ліс із клена гостролистого).

**Група формацій** – це угруповання, едифікатори яких відносяться до однієї життєвої форми (ліси широколистяні, дрібнолистяні, хвойні).

**Клас формацій** – включає угруповання, едифікатори яких належать до близьких життєвих форм (листопадні листяні ліси, злакові степи).

Класи формацій об'єднують в **типи біомів** – ліси помірного поясу, тропічні ліси, степи, луки тощо.

З екологічної точки зору критеріями виділення біоценозів і плеоценів (біогеоценозів) є видовий склад флори і фауни, часова тривалість системи та просторових меж. Угруповання можна назвати біоценозом лише тоді, коли воно відповідає таким критеріям (Trojan, 1978):

1. Має характерний видовий склад. Існує дві характерні групи видів: а) домінантні види, які творять зовнішній вигляд біоценозу (очеретовий, сосновий, ковиловий, сфагновий, вересковий), причому кожен з них має свою особливу, неповторну зовнішність; б) субдомінантні види, які хоч і не

**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

виділяються так виразно, як перша група, але завдяки вузьким стенотипам, як правило, віддзеркалюють своєю присутністю умови місцезростання. Характерні види вказують на ці специфічні умови середовища, хоча часто не є видами-домінантами. Наприклад, коли ми згадуємо про барвінок, то бачимо діброву, в якій домінує дуб.

2. Має необхідний набір видів. Біоценоз є системою, в межах якої реалізується обіг матерії й енергії, який здійснюється між компонентами біоценозу і середовища. Тому біоценозом може називатися лише така система, яка містить усі елементи, необхідні для реалізації обігу матерії.

Першочерговим джерелом такого обігу є автотрофи, або продуценти. До другої групи належать гетеротрофи, які живляться продукованою рослинами чи тваринами органічною матерією (рослиноїди, хижаки і паразити). Третю групу становлять деструктори – мікроорганізми, які перетворюють органічні зв'язки в неорганічні. Всі групи організмів забезпечують те, що ми називаємо повночленністю біоценозу. Відсутність окремих членів у тій чи іншій системі не дає права називати її біоценозом, а лише частиною біоценозу, або ж неповночленним біоценозом.

Біоценоз з його видовим складом є системою стійкою і довговічною, однак його мешканці мають різну тривалість життя. Наприклад, у мікробів вона триває хвилини, в дрібних безхребетних – дні, в крупних – роки, а лісові дерева живуть сотні років. Окремі біоценози тропічних лісів вирізняються геологічною історією, тоді як на місцях згарищ чи евтрофних озер розвиваються цілком юні біоценози. Простір, на якому функціонує окремий біоценоз, вирізняється однорідністю й особливістю умов біотопу. Малі біоценози можуть існувати на кількох метрах квадратних (джерело з його особливим тваринним і рослинним світом), тоді як діброви українського Чорного лісу, наприклад, простяглися на сотні квадратних кілометрів зі сходу до заходу. Головним у визначенні межі біоценозу є повночленність і реалізація обігу матерії. Виділити межі між двома біоценозами нескладно, якщо їх абіотичні та біотичні

**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

---

чинники помітно відрізняються (озеро і лука, ліс і поле, болото і лука річної заплави). Однак і в межах цих біоценозів, якщо уважніше їх дослідити, можна побачити дрібніші повночленні утворення. Найчастіше межі біоценозу визначаються з урахуванням характерних життєвих форм (дерева, чагарники, лісові, лучні чи степові трави), тобто членуванням фітоценозу. Фітоценози вивчає молода наука фітоценологія, а зооценози – зоосоціологія. Складність у вивченні біоценозів полягає в тому, що тваринні організми можуть мігрувати у сусідні фітоценози і тому не можна стверджувати, що певному рослинному угрупованню обов'язково відповідає якийсь одне угруповання тварин. Одне рослинне угруповання може слугувати кормовою базою для кількох видів консументів, і навпаки, один вид тварин може годуватися в декількох різнотипних рослинних угрупованнях. Тому вивчення біоценозів вимагає глибоких досліджень не лише флори і фауни, але і функціонування окремих чинників біоценотичної системи. Виділити межі між двома біоценозами нескладно, якщо їх абіотичні та біотичні чинники помітно відрізняються (озеро і лука, ліс і поле, болото і лука річної заплави). Однак і в межах цих біоценозів, якщо уважніше їх дослідити, можна побачити дрібніші повночленні утворення. Найчастіше межі біоценозу визначаються з урахуванням характерних життєвих форм (дерева, чагарники, лісові, лучні чи степові трави), тобто членуванням фітоценозу. Складність у вивченні біоценозів полягає в тому, що тваринні організми можуть мігрувати у сусідні фітоценози і тому не можна стверджувати, що певному рослинному угрупованню обов'язково відповідає якийсь одне угруповання тварин. Одне рослинне угруповання може слугувати кормовою базою для кількох видів консументів, і навпаки, один вид тварин може годуватися в декількох різнотипних рослинних угрупованнях. Тому вивчення біоценозів вимагає глибоких досліджень не лише флори і фауни, але і функціонування окремих чинників біоценотичної системи [5].

**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ****6.3. ДОМІНАНТИ, ПРЕДОМІНАНТИ ТА ЕДИФІКАТОРИ. КОНСОРЦІЯ**

Кожен конкретний біоценоз характеризується строго певним видовим складом. При цьому одні види біоценозів можуть бути представлені численними популяціями, а інші нечисленними. У зв'язку з цим в будь-якому біоценозі можна виділити один або декілька видів, що визначають його вигляд [12].

Види, що займають провідне, панівне становище в біоценозі називаються *домінуючими або домінантними*. Види, що живуть за рахунок домінантів, називаються *предомінантами*. У біоценозі є так звані *едифікатори*, тобто види, що створюють умови для життя інших видів даного біоценозу.

Важливою ознакою біоценозів є кількісне співвідношення між видами, які входять до його складу. Види, які чисельно переважають в біоценозі над іншими називають домінантами. За кількістю домінантів біоценози можуть бути моно- і полідомінантними.

Показник домінування визначають не для всього біоценозу, а для окремих структурних угруповань, що входять до нього, зоо-, мікробо- фітоценоз. Крім того зооценоз і фітоценоз часто розділяють за систематичними ознаками (птахи, комахи, злаки, вересові), еколого-морфологічними (дерева, кущі, трави), або за розмірами (мікрофауна, мезофауна, ґрунти). Крім домінантів виділяють субдомінанти, другорядні і третьорядні види.

У ці поняття намагаються вкласти кількісні характеристики. Так, для птахів була запропонована така градація: домінанти – 15% і більше від загальної кількості особин, субдомінанти – 5...14,9%, другорядні види – 0,1...4,9%, третьорядні – < 0,1%. Для рослин подібні градації складаються на основі чисельності, рясності, біомаси. Домінантів серед рослин виділяють як для окремих ярусів, так і для груп ярусів. Домінування – поняття відносне, оскільки вид, який є домінантом в одному біоценозі може не бути ним в іншому.

**Едифікатори** - види, які визначають структуру біоценозу і специфічні умови існування в ньому (ступінь затінення, умови

**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

росту, характер процесів кругообігу). Найчастіше едифікаторами виступають рослини верхніх ярусів. Едифікатори завжди з числа домінантів, але не завжди домінанти є едифікатором.

**Асектатори** (види супутники), які завжди присутні в біоценозі, але ніколи не бувають домінантними.

Всі види, що складають біоценоз, певною мірою є домінуючими видами і едифікаторами. Усередині біоценозу формуються більш-менш тісні угруповання, комплекси популяцій, що залежать або від рослин – едифікаторів, або від інших елементів біоценозу. Так створюються **консорції**.

**Консорція** – (від лат. *consortio* – співучасть, спільність) – група видів тварин, рослин і мікроорганізмів у біогеоценозі, більш або менш тісно пов'язаних (просторово чи трофічно) з однією з особин або цілою популяцією певного виду.

Під видовою структурою біогеоценозу розуміють різноманітність у ньому видів і співвідношення чисельності або біомаси всіх вхідних до нього популяцій. Організми різних видів мають неоднакові вимоги до середовища, тому в різних екологічних умовах формується не однаковий видовий склад. Якщо біологічні особливості якогось виду різко відрізняються в цьому плані від інших видів, то цей вид внаслідок конкуренції випадає зі співтовариства і входить до іншого, відповідного йому біогеоценозу. Іншими словами, в кожному біогеоценозі відбувається природний відбір найбільш пристосованих до даних екологічних умов організмів. Розрізняють бідні і багаті видами біогеоценози [17].

Кожен конкретний біоценоз характеризується строго певним видовим складом. При цьому одні види біоценозів можуть бути представлені численними популяціями, а інші нечисленними. У зв'язку з цим в будь-якому біоценозі можна виділити один або декілька видів, що визначають його вигляд [6].

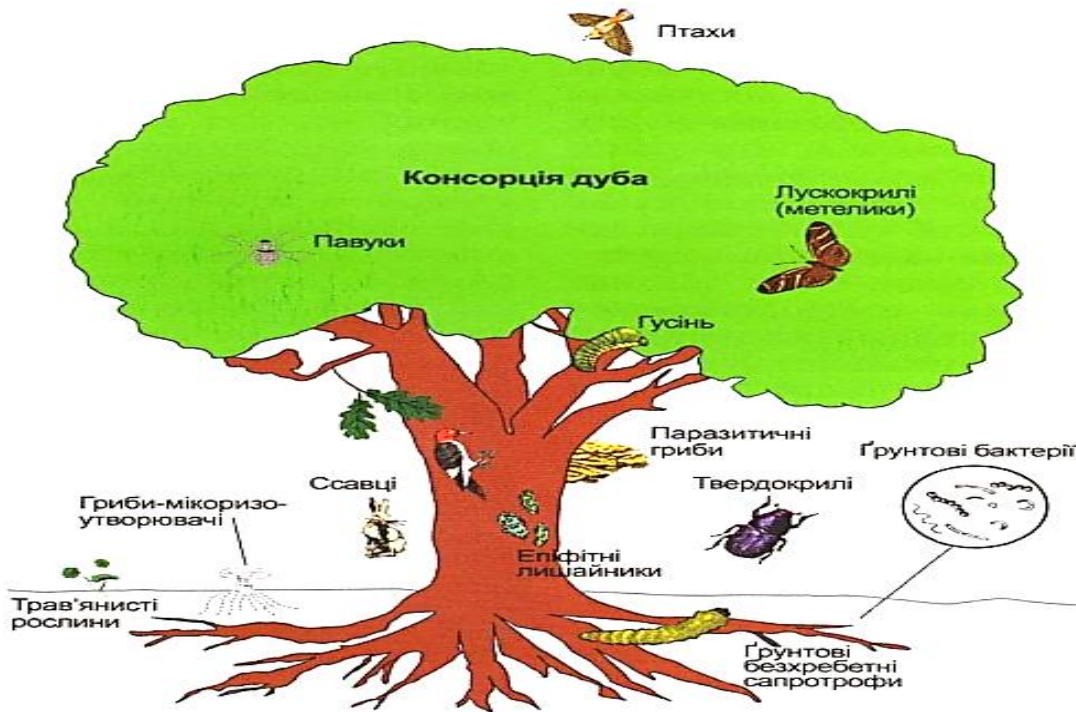
Усі види, що складають біоценоз, певною мірою є домінуючими видами і едифікаторами. Усередині біоценозу формуються більш-менш тісні угруповання, комплекси популяцій, що залежать або від рослин – едифікаторів, або від інших елементів біоценозу. Так створюються *консорції*.



## СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ

**Консорція** – це елементарна природна екологічна система з одним центральним організмом – ядро консорції. Як приклад наводиться дерево, з існуванням якого пов'язане життя білки, дятла, сови, зайця, метелика, короїда, лишайника, черв'яка, землерийки, лялечки.

Усі вони впливають на життєдіяльність дерева і один на одного, але термін існування консорційної екосистеми визначається віком дерева. Відживе свій вік дерево – і зникне екосистема, бо якісь її складові загинуть разом з ядром, а живі перейдуть в інший “дім”(рис. 6.16).



**Рис. 6.16. Приклад консорції дуба**

Консорція, як і будь-яка система, є структурована. Так, у структурі індивідуальної консорції можна виділити низку мероконсорцій (субконсорцій), детермінантами яких є окремі органи індивідуума, наприклад, генеративні органи, живі гілки, листки, стовбури, прикріплені до стовбура мертві гілки, коріння [6].

**Популяційна консорція** складається із субконсорції молодих, зрілих та старих особин. Можна також виділяти субконсорції груп особин різних статей, а для організмів із складною етологічною поведінкою (птахи, ссавці) субконсорції

**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

внутрішньопопуляційних груп (лідери, підпорядковані особини тощо). Кожна субконсорція, як і консорція загалом, характеризується облігатними і факультативними зв'язками між детермінантом і консортами (організмами, які пов'язані з детермінантом), роль яких у їх функціонуванні в часі може бути різною. Зазначимо, що досліджень, які характеризували б структурно динамічну організацію консорцій, надзвичайно мало. Незаперечним є те, що збереження біотичного розмаїття може бути ефективним лише тоді, коли зберігається екосистема, в якій той чи інший організм або популяція є її компонентом. Отже, збереження організмів, популяцій, видів, екосистем – взаємопов'язані. Популяційна консорція, на відміну від індивідуальної, набагато складніша. Насамперед це пов'язано із віковою структурою популяції, її просторовою організацією [20].

**Екосистемний рівень.** Консортивна організація екосистем майже не вивчена. Існують окремі дані щодо ролі тих або інших систематичних груп організмів у трансформації речовин та потоках енергії. На основі наших даних [19], встановлено, що найскладніша консортивна структура популяцій видів-едифікаторів, які визначають специфіку екосистеми, наприклад, у щавельнику альпійському – це *Rumex alpinus* L., смереці чорниця з різнотрав'ям – *Picea excelsa* L., червонокостричнику різнотравному – *Festuca rubra* L.. У підпорядкованих видів (мається на увазі автотрофний блок екосистеми) відбувається її спрощення за рахунок об'єднання консортів другого і третього концентрів, які здебільшого спільні для усіх детермінантів. Окрім того, не всі автотрофи, а інколи й гетеротрофи, виступають детермінантами чітко виражених консорцій. Наприклад, тварини, які мігрують на певні відстані і зупиняються у тих або інших екосистемах на відпочинок. Однак це не означає, що особини деяких видів не мають своєї консортивної організації. В інших екосистемах, де вони виступають едифікаторами або субедифікаторами угруповань, їхня консортивна організація добре виражена. Детермінанти консорцій різного функціонального значення в екосистемі взаємопов'язані між собою через середовище та конкурентні, нейтральні, позитивні

## СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ

взаємовідносини. Факультативні консорти першого концентра едифікатора та автотрофного блоку екосистеми є спільні для субедифікаторних видів та компонентів, а субедифікаторних – для компонентів [16].

**Облігатні консорти** тісно пов'язані з конкретними детермінантами і їхня систематична розмаїтість зменшується від едифікаторів до компонентів ценозу. Консорти другого та третього концентрів є спільними для всього автотрофного блоку екосистеми. З огляду на це, можна стверджувати, що провідною консорцією у складі екосистем є консорція едифікатора або субедифікатора.

### ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ



1. Які форми взаємовідносин існує між організмами?
2. У чому проявляються антагоністичні взаємовідносини мікроорганізмів?
3. Поясніть значення термінів домінанти, предомінанти та едифікатори?
4. За якими ознаками можна охарактеризувати мікроорганізм?
5. Яка різниця між едифікаторами та асектаторами?
6. Наведіть приклад консорції і дайте визначення поняттю.

### ЛІТЕРАТУРА ДО РОЗДІЛУ 6

1. *Андреюк К.І., Іутинська Г.О., Антипчук А.Ф.* Функціонування мікробних ценозів ґрунту в умовах антропогенного навантаження. Київ: Обереги. 2001. с. 240.
2. *Гаврилюк Л.В., Кічигіна О.О., Туровнік Ю.А.* Біопрепарти як агроекологічний фактор підвищення біобезпеки в агроценозах. *Збалансоване природокористування* 2022. № 4. С. 105–109. DOI:<https://doi.org/10.33730/2310-4678.4.2022.275037>.
3. *Гудзь С.П., Гнатуш С.О., Білінська І.С.* Мікробіологія. Львів: Вид. центр ЛНУ імені Івана Франка. 2009. с. 359.
4. *Гудзь С.П., Гнатуш С.О., Білінська І.С.* Мікробіологія: практикум, тести. Львів: Вид. центр ЛНУ імені Івана Франка. 2012. с. 228.

**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

5. Дикий І.А., Холуняк І.Ю., Шевельова Н.Ю., Стегній М.Ю. Мікробіологія. Київ: ВД "Професіонал". 2004. с. 623.
6. Івашов А.В., Сімчук А.П. Екологічна консорція як елементарна екосистема. *Журнал Прикарпатського університету імені Василя Стефаника*. 2021. Т. 8. № 4. С. 34–44.
7. Заверуха Н.М., Серебряков В.В., Скиба Ю.А. Основи екології. Київ: Каравела. 2006. с. 368.
8. Кагало О.О., Жижин М.П. Методичні аспекти соціологічної оцінки резерватогенних змін біогеоценозів у системі екомережі та природно-заповідних територій. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. 2010. Т. 1(8). № 1. С. 9–28.
9. Каплін М.М. Імунна система: фізіологія і патологія. Суми: Видавництво СумДУ. 2002. с. 131.
10. Кучерявий В.П. Екологія. Львів: Світ. 2000. с. 500
11. Клименюк О.І., Ситник І.О., Творко М.С., Широбоків В.П. Практична мікробіологія. Тернопіль, 2004. С. 140–146.
12. Патица В.П., Омелянець Т.Г., Гриник І.В., Петриченко В.Ф. Екологія мікроорганізмів. Київ: Основа. 2007. с. 192.
13. Рой А.А., Залоїло О.В., Чернова Л.С., Курдіш І.К. Антагоністична активність фосфатмобілізуєчих бацил до фітопатогенних грибів і бактерій. *Агроекол. журн.* 2005. № 1. С. 50–55.
14. Теплюк В.С., Теплюк А.М. Екологія біологічних систем : методичні рекомендації до практичних робіт для студентів заочної форми навчання. Волинський національний університет імені Лесі Українки, факультет біології та лісового господарства, кафедра зоології. Луцьк, 2021. с. 54.
15. Amaral-Zettler L.A., Zettler E.R., Mincer T.J. Ecology of the plastisphere. *Nature Reviews Microbiology*. 2020. Vol. 18(3). P. 139–151. DOI:<https://doi.org/10.1038/s41579-019-0308-0>.
16. Barton L.L., Northup D.E. Microbial ecology. John Wiley Sons. Hoboken, 2011. p. 407.
17. Bruinsma M., Kowalchuk G.A., Veen J.A. Effects of genetically modified plants on microbial communities and processes in soil. *Biology and Fertility of Soils*. 2003. Vol. 37(6). P. 329–337. DOI:<https://doi.org/10.1007/s00374-003-0613-6>.

**СТРУКТУРА УГРУПУВАННЯ. ТИПИ ВЗАЄМОВІДНОСИН МІЖ ОРГАНІЗМАМИ**

- 
18. *Cheng F., Cheng Z.* Research Progress on the use of Plant Allelopathy in Agriculture and the Physiological and Ecological Mechanisms of Allelopathy. *Frontiers in Plant Science*, 2015. Vol. 6. p. 1020.
19. *Dobereiner J., Muhammed R., Askel R.C., Borstel N.Y.* Genetic diversity in plants. *Plenum Press*. 1977. P. 325–341.
20. *Greinert A.* The heterogeneity of urban soils in the light of their properties. *Soils Sediments*, 2015. Vol. 15. P. 1725–1737. DOI:<https://doi.org/10.1007/s11368-014-1054-6>.
21. *Golan J.J., Pringle A.* Long-distance dispersal of fungi. *Microbiol Spectr.* 2017. Vol. 5. P. 309–333. DOI:<https://doi.org/10.1128/microbiolspec.funk-0047-2016>.
22. *Inderjit, Mukerji K. G.* Allelochemicals: biological control of plant pathogens and diseases. Springer. Dordrecht, 2006. p. 208.
23. *Palsson B. O.* Systems Biology. Constraint-based Reconstruction and Analysis. Cambridge University Press, 2015. p. 531.
24. *Partaly E.M.* Horizontal structure of the biocenosis of marine fouling in Taganrog Bay, Sea of Azov. *Oceanology*, 2001. Vol. 41(5). P. 718–722.
25. *Rahman M.A., Rahman M.A., Moni Z.R., Rahman M.A.* Evaluation of Bio-Control Efficacy of Trichoderma Strains against *Alternaria alternata* Causing Leaf Blight of Ashwagandha [*Withania somnifera* (L.) Dunal]. *Journal of Forest and Environmental Science*, 2020. Vol. 36(3). P. 207–218.

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

Енергетичний підхід до вивчення екологічних процесів значною мірою сприяв формуванню екології як науки, оскільки саме він дав змогу вивчати дивовижне розмаїття життя в усіх його проявах через встановлення кількісних закономірностей як міжорганізменних, так і міжпопуляційних взаємин, визначати енергетичні баланси біо- і екосистем різного рівня організації.

**Енергія** – найголовніший чинник, який, за висловом Ю.Одума (1986), зумовляє чітко визначені біотичні структури й кругообіг речовин в екосистемі, тобто саму її структурно-функціональну суть.

Наявність накопиченої в процесі життєдіяльності організмів вільної енергії в будь-якій живій системі є провідною ознакою, за якою вона відрізняється від неживих систем. Властивість енергії описують закони термодинаміки.

Перший із них під назвою «**Закон збереження енергії**» проголошує, що енергія може переходити з однієї форми в іншу, але вона ніколи не щезає і не створюється наново, або, під час усіх змін, що відбуваються в ізольованій системі, загальна енергія в ній залишається постійною.

Стосовно екосистем цей закон дає підставу стверджувати, що загальна кількість енергії, яку за певний проміжок часу отримують у них рослинні чи тваринні організми, проявляється у вигляді виділеною ними тепла, виконаної ними роботи, накопиченої ними біомаси під час росту тощо [1].

Другий закон термодинаміки, або «**Закон ентропії**» має кілька формулювань. Одне з них засвідчує, що процеси, пов'язані з перетворенням енергії, можуть відбуватися самовільно лише за умови, що енергія переходить з концентрованої форми в розсіяну (наприклад, тепло нагрітого предмета мимоволі розсівається в холодному середовищі).

Друге звучить так: оскільки певна частина енергії завжди розсівається у вигляді недоступної для використання теплової енергії, то ефективність мимовільного перетворення кінетичної енергії (наприклад, світла) в потенційну (наприклад, енергію хімічних сполук органічної речовини) завжди менша, ніж 100%.

**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ**

Цей закон відображає загальну енергетичну суть усіх живих систем, зокрема й екосистем, яка полягає в тому, що вони мають здатність створювати і підтримувати високий ступінь впорядкованості, накопичувати і зберігати певні запаси вільної енергії, непотрібної чи недоступної для використання в даний момент функціонування системи, тобто мати показник ентропії нижчий, ніж ентропія фізичного середовища їх існування [2].

Усім екосистемам властиві закономірності функціонування, серед треба відмітити правило екологічної піраміди, закон односпрямованості потоку енергії та закон внутрішньої динамічної рівноваги.

**Правило екологічної піраміди (закон піраміди енергії Р. Ліндермана):** екологічна ефективність кожної наступної ланки приблизно в 10 разів менша від попередньої внаслідок втрат енергії на кожному трофічному рівні.

Графічно це правило можна зобразити у вигляді піраміди, складеної з окремих блоків. Кожен із цих блоків відповідає продуктивності організмів на певному трофічному рівні ланцюга живлення. Отже, **екологічна піраміда** – це графічне відображення трофічної структури ланцюга живлення.

Залежно від показника, покладеного в основу, є різні види екологічних пірамід: **чисел**, **біомаси** та **енергії**.

Загальну спрямованість енергетичних перетворень в екосистемах характеризує закон односпрямованості потоку енергії.

**Закон односпрямованості потоку енергії:** енергія, що її отримує екосистема, передається в одному напрямку від автотрофних організмів продуцентів до гетеротрофних організмів консументів і редуцентів.

Закономірність, що розкриває механізм екологічного балансу, екосистем, називається законом внутрішньої динамічної рівноваги екосистем.

**Закон внутрішньої динамічної рівноваги екосистем (закон Реймерса):** речовини, енергія, інформація та динамічні якості природних екосистем перебувають у тісному взаємозв'язку, за якого зміна одного з показників неминуче

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

призводить до змін інших за умови збереження загальних властивостей системи.

Енергетичний підхід до вивчення екологічних процесів виявився одним з найбільш плідних в екології, значною мірою сприяв формуванню екології як науки, оскільки саме він дав змогу вивчати дивовижне розмаїття життя в усіх його проявах шляхом встановлення кількісних закономірностей як міжорганізмів, так і міжпопуляційних взаємин, визначати енергетичні баланси біосистем і екосистем різного рівня організації й інтеграції.

Будь-яка біологічна система існує лише за безперервного обміну речовин із навколишнім середовищем. Згідно з принципом максимізації енергії Лотки–Одума–Пінкертон – у «суперництві» з іншими екологічними об'єктами виживають (зберігаються) ті з них, які найкращим чином сприяють надходженню енергії і використовують максимальну її кількість найбільш ефективним способом [3].

З цією метою система:

- 1) створює накопичувачі (сховища) високоякісної енергії;
- 2) витрачає певну кількість накопиченої енергії для забезпечення надходження нової енергії;
- 3) забезпечує колообіг різноманітних речовин;
- 4) створює механізми регулювання, які підтримують стійкість системи і її здатність пристосування до умов існування, що змінюються;
- 5) встановлює з іншими системами обмін, необхідний для забезпечення потреб в енергії спеціальних видів (Г. Одум, Ю. Одум, 1978) [37].

**7.1. ПОТІК РЕЧОВИН І ЕНЕРГІЙ В ЕКОСИСТЕМІ.  
БІОГЕОХІМІЧНІ ЦИКЛИ. ПОТІК ЕНЕРГІЇ В БІОСФЕРІ**

**Сонце як джерело енергії.** Найголовнішим джерелом енергії біологічного кругообігу є сонячна енергія. Сонячне випромінювання є важливим чинником у багатьох хімічних та біохімічних процесах. Сонячне випромінювання поглинається поверхнею суходолу, океанами і атмосферою. Уся область довжин



Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

хвиль світла, випроміненого сонцем (99,9 % в області 150–4000 нм) фільтрується у зовнішніх шарах атмосфери Землі, зокрема завдяки поглинанню киснем, озоном, водяною парою та вуглекислим газом. Поверхні Землі на рівні моря досягає тільки світло із довжинами хвиль більшими, ніж 290 нм. Світло 290–400 нм ефективно індукує важливі фотохімічні процеси після поглинання певними слідовими газами – озоном, діоксидом азоту, альдегідами, кетонами і т.д., що є в атмосфері. Близько 6 % сонячного випромінювання відбивається атмосферою, а 16 % поглинається нею. Середні шари атмосфери залежно від погодних умов (хмари, пил, атмосферні забруднення) віддзеркалюють 20 % сонячного випромінювання та поглинають 3 % (рис. 7.1).



**Рис. 7.1. Баланс сонячної енергії на Землі.**

Сонячна енергія відноситься до відновлюваних джерел енергії, тобто відновлюється без участі людини, природним шляхом. Це один з екологічно безпечних енергетичних джерел, який не забруднює навколишнє середовище. Можливості застосування сонячної енергії практично необмежені і вчені всього світу працюють над розробкою систем, які розширюють можливості використання сонячної енергії.

Організми в екосистемі пов'язані спільністю енергії і поживних речовин. Поживні речовини спочатку надходять з абіотичного компоненту екосистеми, в якій зрештою і повертається або в як продукти життєдіяльності, або після

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

загибелі і руйнування організмів. В екосистемі постійно відбувається кругообіг поживних речовин, у якому беруть участь живі і неживі компоненти. Такі кругообіги називають біогеохімічними циклами [4].

На створення органічної речовини витрачається всього 0,1–0,2 % сонячної енергії, котра досягає поверхні планети. Енергія біотичного кругообігу мала порівнянно з енергією, що витрачається в абіотичних геохімічних процесах. Завдяки їй здійснюється значний об'єм роботи з переміщення хімічних елементів.

Енергія може існувати у вигляді різних взаємно перетворювальних форм. Перехід з однієї форми в інші, через перетворення енергії, підкоряється законам термодинаміки. Тепло є результатом випадкового руху молекул, тоді як робота завжди означає не випадкове, тобто впорядковане, використання енергії. Збільшення неупорядкованості, яким супроводжується перетворення енергії, вимірюється як приріст ентропії [5].

**Біогеохімічний цикл** (біогеоцикли) – це перетворення і переміщення хімічного елемента, що відбуваються за сумісної дії біотичних та абіотичних компонентів біосфери. Поняття «біогеохімічних циклів» увів у науку В. І. Вернадський у 1910 р.

**Біогеохімічні принципи (В. І. Вернадський):**

- біогенна міграція хімічних елементів у біосфері завжди проявляє тенденцію до свого максимального прояву;
- еволюція видів під час історичного розвитку біосфери спрямована на підсилення біогенної міграції атомів;
- жива речовина перебуває у стані безперервного хімічного обміну з навколишнім середовищем, яке створюється та підтримується на Землі завдяки космічній енергії Сонця.

Близько 40 хімічних елементів залучаються живими організмами в активний кругообіг. Найбільше значення має кругообіг вуглецю, азоту, кисню, водню, заліза, фосфору, сірки, калію, кальцію, магнію та кремнію. Головними біогеохімічними циклами, що забезпечують життя на планеті (крім колообігу

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

води), є циркуляція Карбону, Оксигену, Нітрогену, Фосфору, Сульфуру.

Головна функція біосфери полягає в забезпеченні кругообігів хімічних елементів. Глобальний біотичний кругообіг здійснюється за участю всіх організмів, що населяють планету. Він полягає в циркуляції речовин між ґрунтом, атмосферою, гідросферою і живими організмами.

Рушійною силою цих кругообігів слугує енергія Сонця. Фотосинтезувальні організми безпосередньо використовують енергію сонячного світла і передають її іншим представникам біотичного компонента. У результаті створюється потік енергії і поживних речовин через екосистему [6].

Завдяки біотичному кругообігу можливе тривале існування й розвиток життя при обмеженому запасі доступних хімічних елементів. Використовуючи неорганічні речовини, зелені рослини за рахунок енергії Сонця створюють органічну речовину, яка іншими живими істотами (гетеротрофами-споживачами та деструкторами) руйнується, з тим щоб продукти цього руйнування могли бути використані рослинами для нових органічних синтезів.

**Біогеохімічний цикл води.** Важлива роль у глобальному кругообігу речовин належить циркуляції води між океаном, атмосферою та верхніми шарами літосфери. Вода випаровується і повітряними течіями переноситься на багато кілометрів. Випадаючи на поверхню суші у вигляді опадів, вона сприяє руйнуванню гірських порід, роблячи їх доступними для рослин і мікроорганізмів, розмиває верхній ґрунтовий шар і проникає разом із розчиненими в ньому хімічними сполуками та зваженими органічними частинками в океани та моря (рис. 7.2).

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**



**Рис. 7.2. Біогеохімічний цикл води: 1. Океанічні відклади; 2. Озерні відклади; 3. Клітковина в річних кільцях дерев; 4. Сніг і льодовиковий лід; 5. Підземні води глибокого залягання; 6. Відклади у печерах**

Підраховано, що з поверхні Землі за 1 хв випаровується близько 1 млрд т води (на утворення 1 г водяної пари витрачається 2,248 кДж). Діапазон швидкостей циркуляції води дуже великий: вода океанів поновлюється за 2 млн років, ґрунтова вода – за рік, річкова – за 12 діб, пара в атмосфері – за 10 діб [7].

Енергія, затрачена на випаровування води, повертається в атмосферу. Циркуляція води між світовим океаном і сушею є найважливішою ланкою в підтримці життя на Землі й основною умовою взаємодії рослин і тварин з неживою природою. Завдяки цьому процесу відбувається поступове руйнування літосфери, перенесення її компонентів у глибини морів і океанів.

Двигуном кругообігу є енергія Сонця. Щороку для створення первинної продукції біосфери використовують під час фотосинтеза 1% води, що потрапляє у вигляді опадів. Людина тільки для побутових і промислових потреб використовує 20 мм опадів – 2,5 % загальної їх кількості за рік. Безповоротний щорічний водозабір тепер становить 5,5 м<sup>3</sup>. Щороку він збільшується на 4–5 %.

**Біогеохімічний цикл Карбону.** З атмосфери Карбон у складі CO<sub>2</sub> засвоюється автотрофними організмами в процесі

## ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ

фотосинтезу. По трофічних ланцюгах у складі органічних сполук Карбон передається в організми тварин. Повернення Карбону в навколишнє середовище відбувається в процесах дихання або розкладання органічної речовини (виділення  $\text{CO}_2$ ). Істотна частина Карбону залишається в ґрунті, мулі, торфовищах, вугіллі. Частина атмосферного Карбону надходить з атмосфери в гідросферу (рис. 7.3).



**Рис. 7.3. Біогеохімічний цикл Карбону**

Кругообіг вуглецю починається з фіксації атмосферного двоокису вуглецю в процесі фотосинтезу. Частина вуглеводів, які утворилися при фотосинтезі, використовується самими рослинами для отримання енергії, а частина споживається тваринами. Вуглекислий газ виділяється в процесі дихання рослин і тварин. Мертві рослини і тварини розкладаються, вуглець їх тканин окислюється і повертається в атмосферу. Аналогічний процес відбувається і в океані [8].

**Біогеохімічний цикл Оксигену.** Загальна схема колообігу Оксигену в біосфері складається з двох гілок: утворення кисню під час фотосинтезу й поглинання його в окисних реакціях (рис. 7.4).

Щороку лісові масиви виробляють 55 млрд т кисню. Він використовується живими організмами для дихання і бере участь в окисних реакціях у атмосфері, літосфері й гідросфері. Циркулюючи через біосферу, кисень перетворюється то на органічну речовину, то на воду, то на молекулярний кисень.

## ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ



**Рис. 7.4. Біогеохімічний цикл Оксигену**

Весь кисень атмосфери кожні 2 тис. років проходить через живу речовину біосфери. За час свого існування людство безповоротно втратило близько 273 млрд тон кисню. У наш час щороку на спалювання вугілля, нафтопродуктів і газу витрачається величезна кількість кисню. Інтенсивність цього процесу збільшується щороку [9].

**Біогеохімічний цикл Нітрогену.** Кругообіг азоту також охоплює всі області біосфери. Хоча його запаси в атмосфері практично невичерпні, вищі рослини можуть використовувати азот тільки після сполуки його з воднем або киснем. Фіксацію молекулярного азоту з атмосфери (азотфіксацію) і його перетворення на йони амонію здійснюють бульбочкові бактерії родини *Rhizobiaceae*. Нітритні й нітратні бактерії перетворюють йони амонію на нітрити й нітрати (здійснюють нітрифікацію), які легко засвоюються рослинами. Денітрифікуючі бактерії відновляють нітрати до азоту (цей процес називають денітрифікацією). Органічні речовини, у складі яких є Нітроген (білки, амінокислоти), після гибелі організмів піддаються амоніфікації – розкладаються з утворенням амоніаку і йонів амонію амоніфікуючими бактеріями (рис. 7.5).

## ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ



**Рис. 7.5. Біогеохімічний цикл Нітрогену**

Показником масштабів біотичного кругообігу слугують темпи обороту вуглекислого газу, кисню та води, що весь кисень атмосфери проходить через організми приблизно за 2 тис. років, вуглекислий газ – за 300 років, а вода повністю розкладається та відновлюється в біотичному кругообізі за 2000 років [10].

**Біогеохімічний цикл Фосфору.** Фосфор міститься в літосфері у формі ортофосфатів (солей ортофосфатної кислоти). Деякі ортофосфати розчинні у воді, і в такому виді ортофосфат-іони легко засвоюються рослинами. А у процесі розкладання органічних речовин Фосфор переходить до складу неорганічних сполук (рис. 7.6).



**Рис. 7.6. Біогеохімічний цикл Фосфору**

Резервуаром фосфору є поклади його сполук у гірських породах. Унаслідок вимивання він потрапляє в річкові системи й

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

частково використовується рослинами, а частково несеться в море, де осідає в глибоководних відкладеннях. Крім того, в світі щороку видобувається від 1 до 2 млн т фосфоровмісних порід. Велика частина цього фосфору також вимивається та включається до кругообігу. Завдяки лову риби частина фосфору повертається на сушу в невеликих розмірах (близько 60 тис. т елементарного фосфору на рік). Рух фосфатів з океану до суші та через ґрунт надзвичайно повільний, при цьому середній фосфатний іон має час перебування в океанічному середовищі від 20 000 до 100 000 років [11].

**Біогеохімічний цикл Сульфуру.** Сполуки Сульфуру є в ґрунтах і підземних водах. Ці сполуки окиснюються сіркобактеріями до сульфатів і відновлюються десульфатуючими бактеріями до сірководню (гідроген сульфід). Сульфур у складі сульфатів засвоюється рослинами й бактеріями. В їхніх клітинах він використовується для синтезу білків. Розкладання органічної речовини повертає Сульфур у ґрунт або атмосферу – у вигляді сульфатів або сірководню (рис. 7.7).



**Рис. 7.7. Біогеохімічний цикл Сульфуру**

Сірка входить до складу білків і також є життєво важливим елементом. У вигляді сполук з металами – сульфідів – вона залягає у вигляді руд на суші та входить до складу глибоководних відкладень. Атмосферна сірка зустрічається у вигляді діоксиду сірки ( $\text{SO}_2$ ) і надходить в атмосферу трьома шляхами: від розкладання органічних молекул, від вулканічної активності і



Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

геотермальних жерл, і від спалювання викопного палива людиною. У доступну для засвоєння розчинну форму ці сполуки перетравлюються хемосинтезуючими бактеріями, здатними одержувати енергію шляхом окислення відновлених сполук сірки. У результаті створюються сульфати, які використовуються рослинами. Сульфати, що глибоко залягають, залучаються до кругообігу іншою групою мікроорганізмів, які поновляють сульфати до сірководню [12].

**Кругообіг біогенних елементів.** Крім С, N, H, O<sub>2</sub>, P, S організмам необхідні катіони K, Ca, Mg, іноді Na-макроеlementи. Fe, Br, Zn, Cu, Mn, Mo і аніон Cl-мікроеlementи, вони потрібні лише в мільйонних частках сухої речовини. На суші головним джерелом біогенних катіонів служить ґрунт, де катіони адсорбуються корінням, а потім розподіляються по різних частинах рослин, в найбільшій кількості в листках. Вони входять таким чином в корм рослиноїдним і споживачів інших порядків в ланці живлення.

Мінералізація екскрементів і трупів повертає біогенні катіони в ґрунт на рівень розташування коріння. У той самий час у вологому кліматі, внаслідок вилуговування ґрунту дощами води, біогенні катіони переносяться в систему підземного стоку. Вилуговування призводить в областях помірного клімату до опідзолення, а в тропічних – до латеритизації.

Більша частина мінеральних поживних речовин зберігається в шарі гумусу. Це резерви, які досить повільно звільнюються в доступну для рослин форму [13].

**Потік енергії в біосфері.** Жива речовина потребує великої кількості енергії. Вона безперервно поглинає енергію, яка трансформується, передається від одних організмів до інших, знову потрапляє в неживу природу і так протягом всієї історії існування живої природи постійно крізь неї протікає потік енергії.

Отже, основна функція біосфери полягає в засвоєнні, накопиченні, трансформації та перерозподілі енергії.

Живі організми концентрують, перерозподіляють хімічні елементи, синтезують із них і розщеплюють хімічні сполуки. У

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

науці ця закономірність називається **першим законом Вернадського**, або законом біогенної міграції хімічних елементів: міграція хімічних елементів на земній поверхні та в біосфері загалом здійснюється або за безпосередньої участі живої речовини, або ж у середовищі, особливості якого зумовлені живою речовиною. Жива речовина (біота) – уся сукупність живих організмів на Землі. «Можна без перебільшення стверджувати, що стан планети, біосфери цілком перебуває під впливом життя і визначається живими організмами», – писав В. І. Вернадський [14].

**Функції живої речовини в біосфері:**

•**Газова** – вплив живих організмів на газовий склад атмосфери (наприклад, утворення кисню під час фотосинтезу, виділення вуглекислого газу під час дихання, зв'язування Нітрогену завдяки азотофіксації тощо).

•**Концентраційна** – поглинання живими організмами певних хімічних елементів і їх накопичення (наприклад, накопичення водоростями, молюсками Кальцію, діатомовими водоростями, хвощами, злаками – Силіцію, морськими водоростями – Йоду).

•**Окисновідновна** – живі організми окиснюють та відновлюють певні сполуки (наприклад, залізо-, сіркобактерії перетворюють сполуки Феруму та Сульфуру);

•**Біохімічна** – синтез і розщеплення органічних сполук (білків, ліпідів, вуглеводів, нуклеїнових кислот), яких у природі до появи живого не існувало.

•**Деструкційна** – розклад редуцентами органічних решток і косної речовини, руйнування гірських порід унаслідок життєдіяльності організмів (наприклад, біологічне вивітрювання за участі лишайників).

•**Середовищеутворювальна** – зміна умов існування організмів завдяки діяльності живого (наприклад, ґрунтоутворення, самоочищення водойм).

**Другий закон В.І. Вернадського**, або закон константності: кількість живої речовини за певний час є сталою величиною. Відповідно до цього закону збільшення кількості

**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

живої речовини в одній частині біосфери супроводжується її зменшенням в іншій. Це наслідок вселенського закону збереження речовини, а отже, енергії та інформації. Справа у тому, підкреслює В.І. Вернадський, що «у складі біосфери в межах живої речовини відбувались лише перегруповання хімічних елементів, а не докорінні зміни їх загального складу й кількості».

**Третій закон В.І. Вернадського**, закон єдності живої речовини: усе живе має спільну фізичну, хімічну основу, тобто основою живих систем є однакові хімічні, біохімічні, фізичні процеси, що зумовлені загальними законами хімії, фізики, і діють вони незалежно від стану системи – живої або неживої.

Отже, функціонування біосфери як глобальної екосистеми відбувається за певними екологічними закономірностями.

Життя на планеті існує завдяки Сонцю. **Енергія, що проходить через живу оболонку планети, утворює потік, а не кругообіг!** Із всієї сонячної енергії, що поступає на Землю, безпосередньо живими організмами використовується менше 0,1% від загальної кількості. За іншими даними на фотосинтез йде 1% [15].

Головну роль у використанні сонячної енергії відіграють зелені рослини, які здійснюють фотосинтез (фотоавтотрофи). Так, рослини із неорганічної речовини з допомогою енергії Сонця накопичують органічну речовину. Зелені рослини створюють основу для різноманітних форм життя планети. Енергія, зосереджена в тканинах зелених рослин багатократно потім трансформується в біоценозах перш, ніж вийти знову в неживу природу, вже у відпрацьованій формі теплового випромінювання.

Із світла (С), адсорбованого рослинами, лише незначна частка використовується для фотосинтезу вуглеводів (хлорофіл і близькі до нього пігменти). Фіксована таким чином енергія є валовою продукцією (Пв) екосистеми. Створені вуглеводи слугують для побудови протоплазми рослин і для їх росту. Внаслідок цих процесів частина енергії затрачається на дихання за весь період продукування вуглеводів. Можна вважати, що чиста продукція = валовий мінус витрати на дихання:  $Pч = Pв - D_1$ .

**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ**

Сумарна асиміляція і валова продукція виглядає так:  $P_v = P_c + D_1$ . Це потік енергії, що проходить через рівень продукування. Частина речовин слугують кормом (К) рослиноїдним, решта залишається невикористаною (Н). Вона нарешті відмирає і стає харчем біоредукентів. Із величини К, з'їденої рослиноїдними, деяка кількість асимілюється ( $A_2$ ), решта відходить у формі виділень і екскрементів (Е). Із асимільованого корму ( $A_2$ ) лише частина використовується для утворення біомаси рослиноїдних тварин, друга частина асимільованого корму використовується як енергія під час дихання. Отже, вторинна продуктивність (на рівні рослиноїдних) визначається формулою  $P_2 = A_2 - D_2$ , а потік енергії, що проходить через перший рівень споживання, виражається  $A_2 = P_2 + D_2$ . Травоїдні слугують поживою м'ясоїдним і потік енергії, що проходить через рівень визначається формулою  $A_3 = P_3 + D_3$ . Зоофагів розділяють на рівні поетапності передачі енергії. Зоофагів, що поїдають рослиноїдних тварин, називають хижаками 1-го порядку, а тих, що поїдають зоофагів 1-го порядку називають хижаками 2-го порядку (деякі комахоїдні і хижі птиці, що живляться ящірками та зміями) і т.д. Або в морі – фітопланктон – зоопланктон – піщанка (риба) – оселедець – баклан [16].

Використання енергії сконцентрованої в тканинах зелених рослин і тварин (фітофагів і зоофагів) відбувається і після їх відмирання. На цьому етапі вступають у роль бактерії і тварини – сапрофаги. Білизько 90% енергетичних запасів рослин і тварин використовується саме на цій стадії після їх відмирання. Енергетичні запаси детриту (напіврозкладені рештки рослин) використовують гриби, бактерії і безхребетні. Трупи тварин використовують тварини-некрофаги (мухи, жуки, кондори, шакали та ін.). На поїданні екскрементів тварин спеціалізуються копрофаги (мухи, жуки-гноювики тощо).

Отже, енергія розтікаючись по живих каналах біоценозів, безперервно витрачається і поступово і незворотно перетворюється в теплову енергію, яка надходить в навколишнє середовище в процесі біохімічних реакцій (дихання і т.д.).

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

Загалом жива речовина дуже погано, з великими затратами трансформує енергію. Трансформації, що відбуваються в ланках ланцюга живлення мають дуже низький к.к.д. На кожному рівні використовується для нарощення біомаси близько 1% енергії попереднього рівня, а решта 99% витрачаються на процеси обміну речовин (дихання, виділення, рух і т.д.). Утворюється піраміда біомас – чим вищий трофічний рівень, тим менша його біомаса.

Одночасно з кругообігом речовин у біосфері йде і перетворення енергії. Біосфера загалом є відкритою системою, що постійно приймає сонячну енергію. У процесі фотосинтезу сонячна енергія перетворюється на хімічну. В живій речовині Землі зв'язано  $4,19 \times 10^{18}$  Дж. енергії; при цьому щороку виробляється та витрачається  $4,19 \times 10^{17}$  Дж. Енергія використовується рослинами на процеси життєдіяльності, а частина її переходить до рослиноїдних організмів. Останні витрачають енергію на процеси життєдіяльності, а частково вона поступає до м'ясоїдних тварин тощо. Отже, енергія запасасться в тканинах рослин і тварин у вигляді органічних сполук, які споживаються іншими тваринами й людиною. Частина енергії консервується в нафті, сланцях, торфі [17].

Разом із накопиченням енергії в живих організмах відбувається майже рівне йому за масштабами виділення енергії при руйнуванні органічних речовин у процесі дихання, бродіння та гниття. Так у біосфері підтримується баланс енергії. Під час цих перетворень відбуваються витрати енергії на процеси життєдіяльності організмів. Утрати енергії постійно заповнюються за рахунок світлової енергії Сонця.

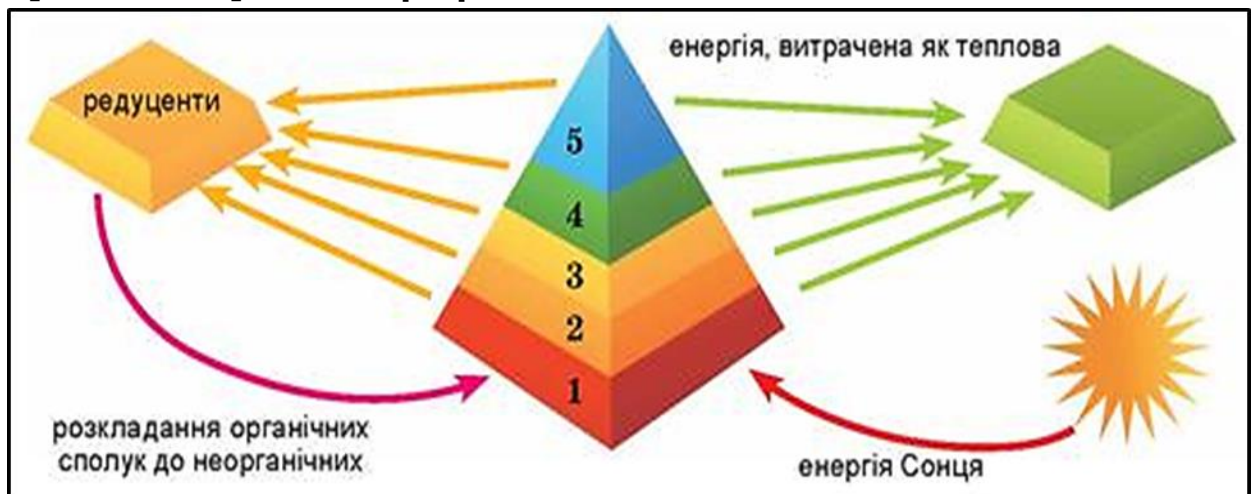
Отже, біосфера є складною екологічною системою, яка працює в стаціонарному режимі. Стабільність біосфери зумовлена тим, що результати активності трьох груп організмів, які виконують різні функції в біотичному кругообігу – продуценти (автотрофи), споживачі (гетеротрофи) і деструктори (минералізуючі органічні залишки), – взаємозрівноважуються. Гомеостатичний стан біосфери не виключає здатності її до еволюції [18].

## ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ

### 7.2. ПЕРЕТВОРЕННЯ ЕНЕРГІЇ В БІОГЕОЦЕНОЗАХ. ПОТІК ЕНЕРГІЇ КРІЗЬ ЕКОСИСТЕМУ. ПОНЯТТЯ ПРО ТРОФІЧНІ ЛАНЦЮГИ ТА ТРОФІЧНІ МЕРЕЖІ

**Перетворення енергії в біогеоценозах.** Потоки речовин та енергії в біогеоценозах підпорядковуються певним закономірностям. По-перше, це закон збереження маси: маса речовин, які вступають у хімічну реакцію, має дорівнювати масі речовин, що утворилися в процесі реакції. По-друге, це закон збереження енергії (перший закон термодинаміки): енергія не створюється і не зникає, вона лише може переходити з одного стану в інший. Другий закон термодинаміки стверджує, що при переході енергії з одного стану в інший частина її розсіюється у вигляді тепла, унаслідок чого вона втрачається системою.

Біогеоценози, як і окремі організми, є відкритими системами, що потребують постійного надходження речовини та, насамперед, енергії ззовні (рис. 7.8). Основним джерелом цієї енергії є сонячне світло, яке фототрофи вловлюють і перетворюють в енергію хімічних зв'язків синтезованої ними органічної речовини. Гетеротрофні організми отримують потрібну їм енергію внаслідок ферментативного розкладу органічних речовин [19].



**Рис. 7.8. Перетворення енергії в біогеоценозах**

Лише незначна частина енергії сонячного світла, яка сягає поверхні Землі (близько 1 %), фіксується продуцентами, інша ж відбивається в космос або розсіюється у вигляді теплоти.

**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ**

Уперше на провідну роль зелених рослин у забезпеченні енергією усіх мешканців нашої планети звернув увагу всесвітньовідомий учений Климент Аркадійович Тимірязєв (1843–1920), який обґрунтував положення про космічну роль зелених рослин (а також інших фототрофних організмів) у функціонуванні біосфери. Згідно із цим положенням фототрофні організми, уловлюючи сонячні промені та перетворюючи світлову енергію на енергію хімічних зв'язків синтезованих ними органічних сполук, забезпечують існування й розвиток життя на Землі [20].

**Потік енергії крізь екосистему.** Підтримання життєдіяльності організмів і кругообіг речовин в екосистемах можливі за рахунок постійного притоку енергії у вигляді сонячного випромінювання або готових запасів органічних речовин. Випромінювання потоку енергії через екосистему називається **енергетикою екосистем**.

Продуценти отримують її від сонячного випромінювання і переводять у процесі фотосинтезу у хімічні зв'язки органічних сполук. Гетеротрофи (консументи) отримують енергію з їжею. Усі живі істоти є об'єктами харчування інших, тобто зв'язані між собою енергетичними відношеннями.

Крім того, щодо трофічних взаємодій в екосистемах діє **закон єдиної спрямованості потоку енергії**, що формулюється так: енергія, яку отримує екосистема та засвоюють продуценти, розсіюється або разом з біомасою продуцентів передається консументам першого, другого та вищих порядків, а потім – редуцентам; потік енергії згасає на кожному трофічному рівні внаслідок дихання.

Оскільки із зворотним потоком (від редуцентів до продуцентів) надходить мізерна кількість від вихідної енергії (не більш ніж 0,25%), говорити про кругообіг енергії не можна. Ця закономірність ілюструє другий закон термодинаміки: будь-який вид енергії врешті-решт перетворюється на тепло [21].

Отже, **основними компонентами** екосистеми є, по-перше, біотоп – природна скарбниця елементів мінерального живлення і, по-друге, біоценоз – спільноти живих організмів з

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

функціонально різними властивостями у вигляді продуцентів, консументів, детритофагів і редуцентів. Продуценти – це система автотрофів, здатних за допомогою світлової енергії будувати тканини свого тіла з неорганічних сполук. Решта – гетеротрофні організми. Консументи, детритофаги і редуценти у мережі ланцюгів живлення руйнують органічні речовини, створені продуцентами, і повертають хімічні елементи у мінеральний "резервуар" неживої природи: вони знов стають доступними для автотрофів. Повернення біогенних елементів у середовище здійснюється протягом усього життя організмів шляхом дихання, різноманітних виділень, дефекації, регулярного відпадання частин тіла (волосся, шкіри, рогів, шкаралупи, листків, пагонів, корневих волосків тощо). Так само воно здійснюється і після смерті цих організмів у результаті розкладання їх трупів та відмерлих рослинних решток [22].

Речовина, зокрема необхідні для життя біогенні елементи (вуглець, азот, фосфор та ін.), а також вода багатократно використовуються усередині самої екосистеми, а енергія, що потрапляє у екосистему ззовні у вигляді сонячного випромінювання, незворотно перетворюється на тепло. Отже, енергія в екосистемі може накопичуватися у вигляді хімічних зв'язків органічних речовин, а потім знов вивільнюватися чи передаватися ланцюгами живлення; але при цьому вона ніколи не використовується повторно.

**Розподіл енергії** – це не єдине явище, яке зумовлює трофічними ланцюгами. Деякі рослини не розсіюються, а накопичуються – DDT. Широке застосування DDT – приводить до зменшення популяції хижих птахів (скопи). DDT – перешкоджає утворенню яєчної шкаралупи, впливає на дію стероїдних гормонів. Тонка шкаралупа лопається ще до того, як розвинеться пташка. Дуже малі дози – безпечні для особин, стають небезпечними для цілої популяції.

**Накопичення радіонуклідів.** У результаті взаємодії енергетичних явищ у трофічних ланцюгах (втрата енергії при кожному переносі) такого фактора, як залежність метаболізму від



Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

розміру особин, певне угруповання набуває відповідної трофічної структури.

**Поняття про трофічні ланцюги та трофічні мережі.** За вивчення біотичної структури екосистем стає очевидним, що одними з найважливіших взаємовідносин між організмами є **харчові, або трофічні, зв'язки.**

Термін "**ланцюг живлення**" запропонував Ч. Елтон у 1934 р. **Ланцюги живлення, або трофічні ланцюги,** – це шляхи перенесення енергії їжі від її джерела (зеленої рослини) через ряд організмів на більш високі трофічні рівні.

**Трофічні зв'язки** в угрупованнях – це механізми передачі енергії від одного організму до іншого. Такі ряди, в яких можна прослідкувати шлях розходження початкової дози енергії називаються ланцюгами харчування або трофічними, які не ізольовані між собою, а утворюють трофічну сітку. При кожному черговому перенесенні більша частина (80–90%) потенційної енергії втрачається переходячи в тепло. Це обмежує число етапів або "ланок" ланцюгів до 4–5.

**Трофічний рівень** – це сукупність усіх живих організмів, які належать до однієї ланки харчового ланцюга. До першого трофічного рівня належать всі продуценти – утворювачі органічної речовини; до другого – усі первинні консументи (рослиноїдні, або фітофаги); до третього – ті плотоїдні, що живляться первинними консументами (хижаки); до четвертого – ті, що споживають інших плотоїдних, і т. д. Зазвичай у екосистемах нараховують не більше 3–4 трофічних рівнів.

Зелені рослини займають перший трофічний рівень (рівень продуцентів), травоядні–другий (рівень первинних консументів), хижаки, які поїдають травоядних–третьій (рівень вторинних консументів) та вторинні хижаки–четвертий рівень (рівень третинних консументів) [23].

Ця трофічна класифікація ділить на групи не самі види, а їх типи життєдіяльності. Популяції одного виду можуть займати один або більше трофічних рівнів (рис. 7.9).

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ**



**Рис. 7.9. Трофічні рівні пасовищного ланцюга**

Людина найчастіше займає проміжне положення між первинними та вторинними консументами.

Потенціальна енергія втрачається на кожному з етапів перенесення харчової енергії, уже в першій ланці трофічного ланцюга–рослини вловлюють лише 1% сонячної енергії.

Отже, число консументів (зокрема людини), які можуть прожити при даному виході первинної продукції, залежить від довжини трофічного ланцюга; перехід до кожної наступної ділянки зменшує доступну енергію приблизно на порядок.

Тому, втрата енергії проходить при переміщенні речовини з одного трофічного рівня на інший. Через своєрідну форму цей тип діаграми називається екологічною пірамідою, її основною рисою є те, що вона є ступінчастою і не досягає плавності до вершини.

Рослини поглинають енергію Сонця. Ця енергія циркулює в системі, яку ми називаємо біотою і можемо зобразити у вигляді багатосхідчастої піраміди. Нижня сходинка – ґрунт. Сходинка, на

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

якій розташовуються рослини, спирається на ґрунт; сходинка, на якій розміщуються комахи, – на рослини; птахи й гризуни – на комах, і так далі, через різні групи тварин, до вершини, на якій перебувають великі хижаки. Види, що становлять одну сходинку, об'єднуються не походженням чи зовнішньою схожістю, а типом їжі. Лінії залежності, які відображають передавання енергії, що міститься в їжі, від її первинного джерела (рослини) – через низку організмів, кожен з яких поїдає попереднього й з'їдається наступним, називаються ланцюгами живлення. Земля, таким чином, – це не просто ґрунт, а джерело енергії, що циркулює в системі, яка складається з ґрунту, рослин і тварин. Ланцюги живлення – це живі канали, що подають енергію вгору, а смерть і тління повертають її в ґрунт.

Наприклад, для лісової екосистеми характерним є такий трофічний ланцюг: листяна підстилка – дощовий черв'як – дрізд – яструб-перепелятник. Прикладом довшого харчового ланцюга може бути послідовність організмів Арктичного моря: мікроводорості (фітопланктон) – дрібні рослиноїдні ракоподібні (зоопланктон) – плотоїдні планктонофаги (черв'яки, ракоподібні, молюски, голкошкірі) – риби (можливі 2–4 ланки послідовності хижих риб) – тюлені – білий ведмідь. Трофічні ланцюги наземних екосистем, як правило, коротші [24].

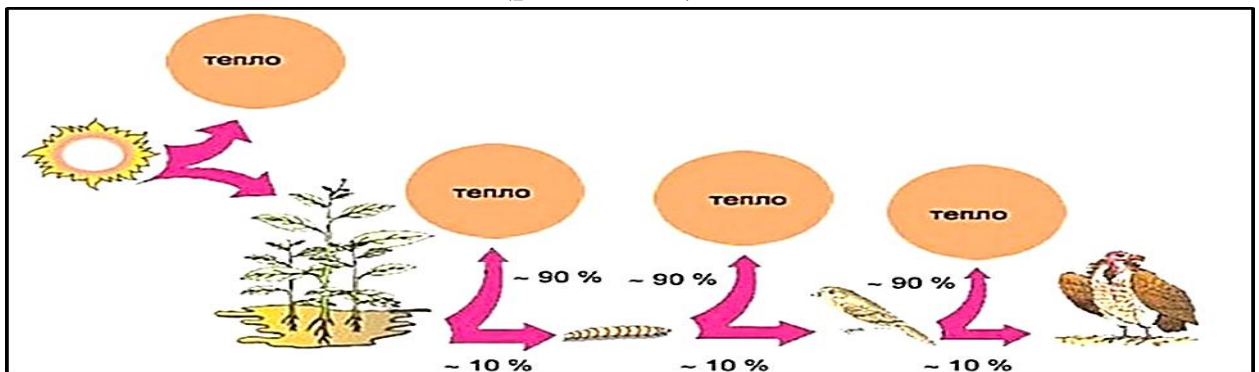
Таку різницю у кількості трофічних рівнів деякі дослідники пояснюють значними відмінностями між водним та наземним середовищем, що зумовлено різною здатністю водних і наземних організмів пристосовуватися до умов середовища. Так, у водних екосистемах біомаса та енергія рухаються швидко, оскільки досить ефективно переносяться від одного трофічного рівня до наступного. Саме це і створює умови для формування довгих харчових ланцюгів. У наземних екосистемах частина енергії швидко розсіюється, тому перенесення енергії від одного рівня до іншого виявляється менш ефективним. До того ж решта цієї енергії досить довго зберігається в самих рослинах (у вигляді опорних тканин) і у ґрунті (у вигляді органічного детриту).

У природі між окремими трофічними рівнями не завжди існують чіткі межі. Та сама рослина часто вживається в їжу

## ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ

різними тваринами, яких поїдають хижаки. Жертвою того самого хижака бувають представники кількох видів консументів першого й другого порядків. А консументи четвертого порядку можуть житися не лише консументами третього й другого порядку, але й травоядними тваринами і навіть рослинами [25].

**Трофічні ланцюги** – це перенесення енергії їжі від її джерела–рослин–через ряд організмів, який проходить шляхом поїдання одних організмів іншими. При кожному, черговому переносі, більша частина (80–90%) потенціальної енергії втрачається, переходячи в тепло. Це обмежує число етапів, або «ланок» ланцюгів – до 4–5 (рис. 7.10).



**Рис. 7.10. Ланки трофічного ланцюга**

Основою кожного ланцюга живлення є утворювачі органічних речовин. Ними є найчастіше, рослини, які й формують першу ланку більшості ланцюгів живлення. Наступні ланки трофічних ланцюгів займають гетеротрофні організми, або споживачі органічних речовин: рослиноїдні, м'ясоїдні та всеїдні тварини. Рештки організмів ще містять органічні речовини й енергію, тому можуть використовуватися живими істотами. Такі організми є руйнівниками. Це бактерії, гриби, личинки комах, дощові черв'яки тощо.

Розрізняють **кілька типів** трофічних ланцюгів:

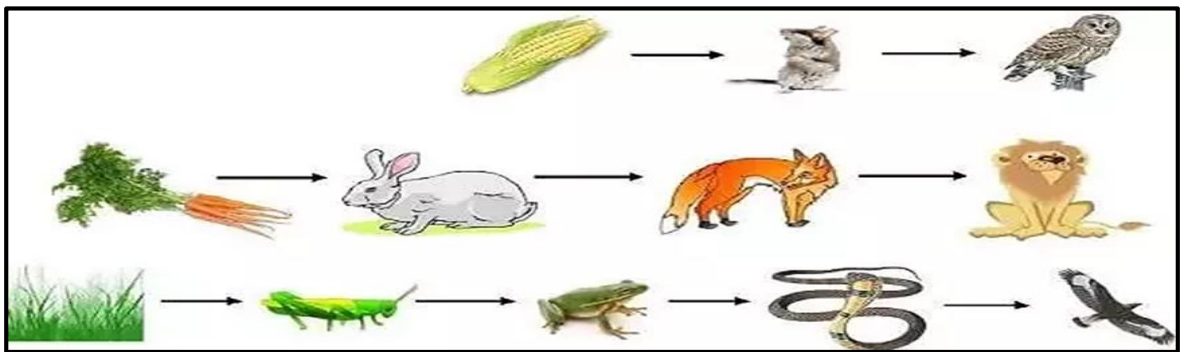
- **Пасовищні, або ланцюги експлуататорів (ланцюг виїдання)** починаються з продуцентів (рослин). Для таких ланцюгів при переході з одного трофічного рівня на інший характерне збільшення розмірів особин при одночасному зменшенні щільності популяцій, швидкості розкладання і продуктивності біомаси.

## ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ

Джерело енергії, за рахунок якої існують усі організми, – Сонце. В процесі фотосинтезу світлова енергія перетворюється ними (перша ланка таких ланцюгів живлення) на хімічну з утворенням органічних сполук. При цьому лише близько 1% світлової енергії, що потрапляє на рослину, переходить у потенціальну енергію органічних речовин; решта розсіюється у вигляді теплоти та відбивається.

Коли тварини поїдають рослини, то інша частина енергії, що міститься в кормах, витрачається на різні процеси життєдіяльності. У середньому в різних ланцюгах живлення лише 10% енергії кормів переходить у новозбудовану речовину тіла тварин [26].

Травоїдних тварин поїдають хижаки, на цьому і завершується ланцюг виїдання (рис. 7.11).



**Рис. 7.11. Ланцюги виїдання (пасовищні)**

**Перший трофічний рівень** пасовищного ланцюгу представлений продуцентами, або автотрофами. До них належать:

- **фототрофи** – фотосинтезуючі організми (зелені рослини, водорості, ціанобактерії, пурпурові та зелені сіркобактерії), які здатні використовувати сонячне проміння для утворення органічних сполук, багатих на енергію;

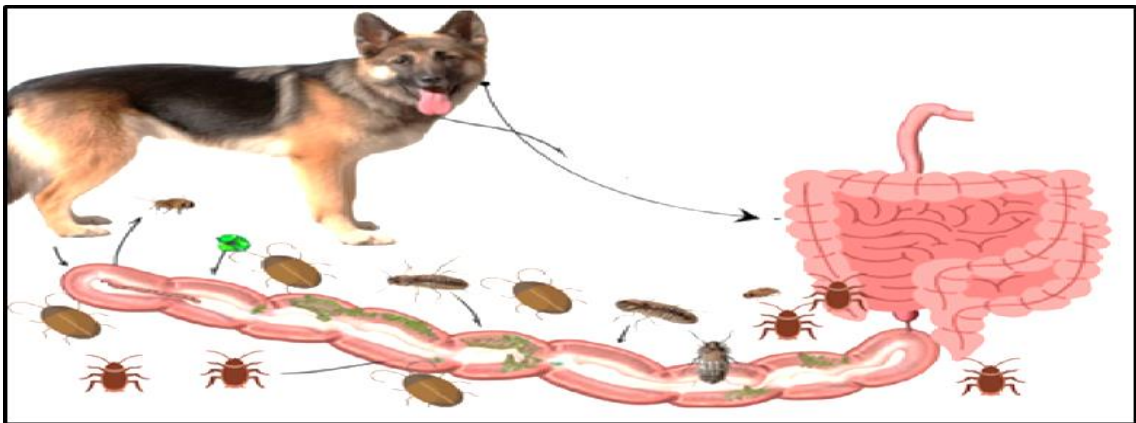
- **хемоавтотрофи**, які синтезують органічні речовини за рахунок енергії окислення неорганічних речовин ( $\text{NH}_4$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{Fe}^{2+}$ ), практично незалежні від енергії Сонця. Забезпечують формування близько 1% органічної речовини біосфери.

## ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ

**Продуценти** – це найважливіша частина біоценозу, тому що решта організмів прямо чи опосередковано залежить від запасів енергії та речовини, що були сформовані продуцентами.

**Другий трофічний рівень** пасовищного ланцюгу утворюють травоядні тварини, яких називають первинними консументами. М'ясоїдних, які живляться травоядними, називають вторинними консументами; вони перебувають на **третьому трофічному** рівні. Можуть існувати організми четвертого трофічного рівня (наприклад, паразити хижаків) та п'ятого трофічного рівня (наприклад, найпростіші та бактерії паразитів хижаків).

- **Ланцюги паразитів (дейтритні ланцюги)** ведуть до організмів, які дедалі більше й більше зменшуються в розмірах і зростають чисельно (характеризуються зменшенням розмірів особин при збільшенні чисельності, швидкості розмноження та щільності популяцій. Кожний ланцюг має розгалуження й ускладнюється наявністю в природі паразитів і надпаразитів (рис. 7.12).



**Рис. 7.12. Дейтритний ланцюг живлення**

Дуже часто ланцюги живлення починаються з неживих органічних речовин, коли консументами виявляються дейтритоїдні організми, належать до різних систематичних груп. Це можуть бути дрібні тварини, переважно безхребетні, які живуть у бенталі й живляться органічним опадом, або ж бактерії й гриби, що розкладають органічні речовини. Здебільшого діяльність обох груп організмів відзначається великою узгодженістю: тварини створюють умови для роботи

## ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ

мікроорганізмів, розділяючи трупи загиблих тварин і рослин на дрібні частини. Пасовищні й дейтритні ланцюги найчастіше представлені в гідроекосистемах одночасно, але майже завжди один з них домінує [27].

- **Детритні ланцюги (ланцюги розщеплення)**, які включають тільки редуцентів (наприклад, "опале листя – плісневі гриби – бактерії") схожі на ланцюг паразитів, але, якщо вони включають і детритофагів (черв'яків, личинок комах), то частково переходять у ланцюги експлуататорів і паразитів (рис. 7.13).



**Рис. 7.13. Детритні ланцюги**

Ланцюг розпочинається від рослинних і тваринних решток, екскрементів тварин і йде до дрібних тварин і мікроорганізмів, які ними живляться. В результаті діяльності мікроорганізмів утворюється напіврозщеплена маса – детрит.

Кожна трофічна група біоценозу внаслідок життєдіяльності утворює значну кількість органічних речовин – неперетравлені рештки, продукти виділення, відмерлі частини організмів та самі організми, що об'єднується терміном **детрит**.

Інтенсивність формування відмерлої органічної речовини в екосистемі може значно коливатися у часі (наприклад, листопад дерев або линяння птахів та ссавців). Така органічна речовина може переноситися на великі відстані та накопичуватися у значних обсягах – затоплена деревина та листки на дні водойм (запаси кам'яного, бурого вугілля та торфу ілюструють масштаби такого накопичення).

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

Ці органічні рештки розкладають **деструктори** або **редуценти** – організми, які забезпечують їх **мінералізацію** (руйнування або розкладання шляхом спрощення будови речовини). Деструкторами у пасовищних трофічних ланцюгах переважно виступають мікроорганізми (бактерії, дріжджі, гриби) та дрібні тварини (нематоди, кільчасті черви, комахи). Завдяки їхній діяльності відбувається повернення до мінеральної форми елементів, які містяться в органічних речовинах. Це забезпечує можливість їх повторного засвоєння продуцентами [28].

Пасовищний та детритні трофічні ланцюги в екосистемах найчастіше представлені одночасно, але майже завжди за масштабами потоків речовини та енергії домінує детритний ланцюг.

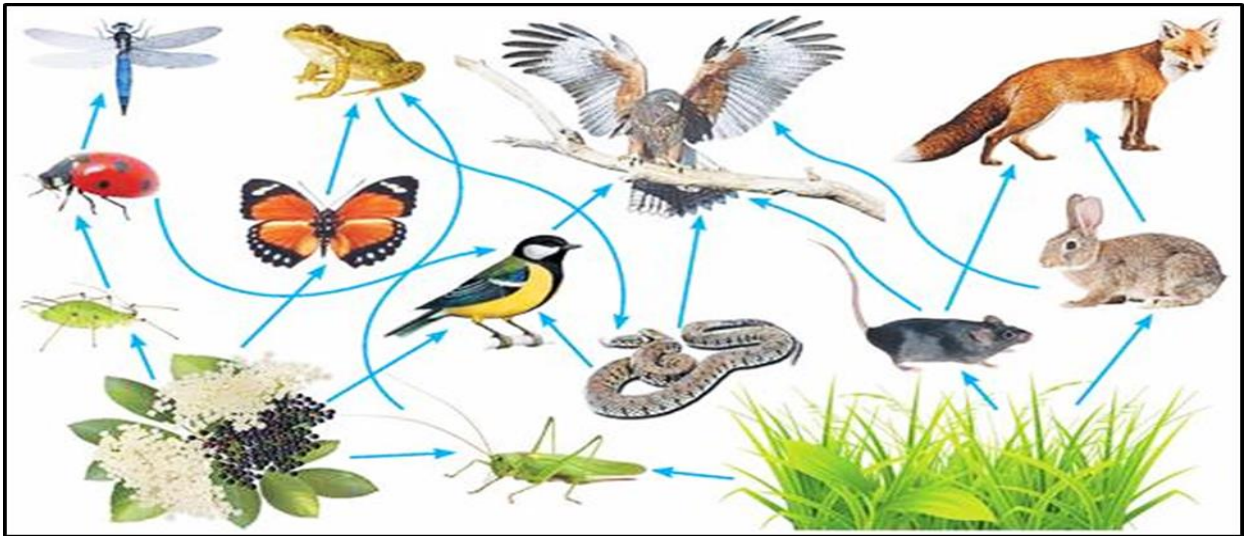
Крім трофічних ланцюгів, в екології є поняття **харчових (трофічних) мереж**. Вони утворюються тому, що практично будь-який член будь-якого харчового ланцюга одночасно є ланкою і в іншому трофічному ланцюзі, тобто він споживає і його споживають декілька видів інших організмів. Наприклад, лучний вовк койот може харчуватися до 14 тис. видами тварин і рослин. Можливо, таку саму кількість видів можуть споживати і ті організми, які беруть участь у поїданні, розкладанні та деструкції речовин трупу цього вовка.

Трофічні ланцюги не ізольовані один від одного утворюють **трофічну мережу**. Руйнування будь-якої ланки трофічної мережі порушує рівновагу в екосистемі. Тому втручатися в її життя вкрай небезпечно [29].

В угрупованні організмів (біоценозі) зазвичай буває низка паралельних ланцюгів живлення, між якими можуть існувати зв'язки, оскільки майже завжди різні компоненти живляться різними об'єктами і самі є поживою для різних членів екосистеми (рис. 7.14).



Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**



**Рис. 7.14. Трофічна мережа наземного біоценозу**

Складна структура ланцюгів живлення забезпечує цілісність і динамічність біоценозу.

Ці закономірності були визначені Елтоном. У 20–30-х роках він провів багато часу в районах Арктики. Вона є зручною моделлю, оскільки екологія цього регіону дуже спрощена.

Як підкреслював Елтон, в основі існування трофічних ланцюгів лежать так звані принципи співвідношення розмірів організмів, які поїдають один одного. Як правило, розміри їжі, яку добувають певні тварини, мають нижню та верхню межу. Співвідношення розмірів організмів змінюється по-різному в трофічному ланцюзі із хижаками та в ланцюзі із паразитами: у другому випадку організми-консументи в кожній наступній ланці ланцюга не збільшуються, а зменшуються.

Наприклад, блохи – звичайні паразити ссавців і птахів – передусім мають паразитів із найпростіших *Leptomonas*. У принципі, трофічні ланцюги паразитів повинні бути коротші, ніж ланцюги хижаків, оскільки із зменшенням розмірів тіла – збільшується інтенсивність метаболізму в результаті скорочується біомаса, яку можна підтримати при даній кількості їжі [30].

**Як організми набувають енергії в харчових мережах**

Угруповання організмів, що входять до складу біогеоценозів, складаються з трьох груп компонентів: утворювачів органічної речовини (автотрофних організмів) –

**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ**

продуцентів; споживачів живої органічної речовини – консументів; руйнівників органічних решток – переважно мікроорганізмів, які розщеплюють органічні речовини до простих мінеральних сполук, – редуцентів. Всі вони пов'язані ланцюгами живлення.

**Енергія** набувається живими істотами трьома способами: фотосинтезом, хемосинтезом і споживанням і перетравленням інших живих або раніше живих організмів гетеротрофами.

**Фотосинтетичні** та **хемосинтетичні** організми об'єднуються в категорію, відому як **автотрофи** – організми, здатні синтезувати власну їжу (точніше, здатні використовувати неорганічний вуглець як джерело вуглецю). Фотосинтетичні автотрофи (**фотоавтотрофи**) використовують сонячне світло як джерело енергії, тоді як хемосинтетичні автотрофи (**хемоавтотрофи**) використовують неорганічні молекули як джерело енергії. Автотрофи мають вирішальне значення для всіх екосистем. Без цих організмів енергія була б недоступна іншим живим організмам і саме життя було б неможливим.

Фотоавтотрофи, як от рослини, водорості та фотосинтезуючі бактерії, слугують джерелом енергії для більшості екосистем світу. Ці екосистеми часто описуються випасом харчових мереж. Фотоавтотрофи використовують сонячну енергію сонця, перетворюючи її в хімічну енергію у вигляді АТФ (і НАДФ). Енергія, що зберігається в АТФ, використовується для синтезу складних органічних молекул, таких як от глюкоза [31].

Хемоавтотрофи – це бактерії, які зустрічаються в рідкісних екосистемах, де сонячне світло недоступно, насамперед ті, що зустрічаються в темних печерах або гідротермальних жерлах на дні океану.

Багато хемоавтотрофи в гідротермальних отворах використовують сірководень ( $H_2S$ ), який виділяється з вентиляційних отворів як джерело хімічної енергії. Це дає змогу хемоавтотрофам синтезувати складні органічні молекули, як от глюкоза, для власної енергії і своєю чергою, постачає енергію решті екосистеми [32].

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

Наприклад, плаваючі креветки, кілька присідань омарів і сотні вентиляційних мідій видно на гідротермальному вентиляційному отворі на дні океану. Оскільки сонячне світло не проникає на цю глибину, екосистема підтримується хемоавтотрофними бактеріями та органічним матеріалом, який тоне з поверхні океану (рис.7.15).



**Рис. 7.15. Занурений вулкан NW Ейфуку біля узбережжя Японії (Національна адміністрація з питань океанічних та атмосферних впливів (NOAA) 2006 р.)**

Вершина цього високоактивного вулкана лежить на 1535 м нижче поверхні (Кредит: NOAA. «Хемоавтотрофи» від OpenSTAX ліцензується відповідно до CC BY 4.0).

Потік енергії залежить від довжини конкретного ланцюга живлення, яка визначається кількістю трофічних рівнів. Продуценти, що синтезують органічну речовину, належать до першого трофічного рівня. Консументи, які поїдають органічну речовину продуцентів, наприклад травоядні тварини (фітофаги), – до другого рівня; консументи, котрі поїдають фітофагів (наприклад, хижаки, що полюють на травоядних), перебувають на третьому рівні й т. д. Редуценти, які розкладають органічні речовини на мінеральні компоненти, перебувають на останньому трофічному рівні й завершують ланцюг живлення. Вони остаточно вивільняють енергію, зв'язану раніше продуцентами.

Поїдаючи або розкладаючи органічну речовину представників попереднього трофічного рівня, консументи чи

**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ**

редуценти дістають речовину й енергію, необхідні для процесів метаболізму, побудови й підтримання власного тіла. При цьому близько 90 % енергії, запасеної в спожитій органіці, розсіюється у вигляді тепла й лише в середньому 10 % використовується на побудову та підтримання тіла того, хто цю органічну речовину спожив. Наприклад, консументи першого порядку (фітофаги), які поїдають продуцентів, зберігають у вигляді органічної речовини свого тіла лише 10 % енергії, зв'язаної рослинами в процесі фотосинтезу; в тілі консумента другого порядку (зоофага, що живиться фітофагами) запасується тільки 1 % поглинутої сонячної енергії, а хижак, який живиться цим зоофагом (консумент третього порядку), в своїх клітинах містить лише 0,1 % сонячної енергії, зв'язаної рослинами [33; 34].

Продукти життєдіяльності й відмерлі тіла як продуцентів, так і консументів стають джерелом енергії для редуцентів – бактерій і грибів, що розкладають (мінералізують) цю органічну речовину й одержують від 0,01 до 10 % запасеної енергії Сонця залежно від того, до якого трофічного рівня належав об'єкт живлення. Через такі великі втрати енергії під час переходу її з одного трофічного рівня на наступний ланцюги живлення не можуть бути довгими й зазвичай налічують не більше ніж п'ять ланок: ланку продуцентів, одну-три ланки консументів, ланку редуцентів.

Отже, у процесі життєдіяльності організмів відбувається безперервний кругообіг енергії у природі, причому кожен вид використовує лише частину енергії, нагромадженої в органічних речовинах. У результаті формуються ланцюги живлення, які являють собою взаємозв'язки видів, поєднаних харчовими відносинами, що створює певну послідовність у передачі речовин та енергії. Кожна попередня ланка є певною мірою поживою для наступної [35].

**7.3. ЕКОЛОГІЧНІ ПІРАМІДИ. БІОЛОГІЧНА ПРОДУКТИВНІСТЬ. ЕНЕРГЕТИЧНИЙ БАЛАНС ЕКОСИСТЕМИ**

**Екологічні піраміди.** Екосистеми існують завдяки закономірно організованому співвідношенню **первинної**

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

(біомаса, створена за одиницю часу автотрофними організмами) і **вторинної** (біомаса, створена за одиницю часу гетеротрофними організмами) **біопродукції**, що дістало назву правила екологічної піраміди (закон піраміди енергії Р. Ліндемана, (1942).

**Правило екологічної піраміди** – продукція організмів кожного наступного трофічного рівня завжди менша у середньому до 10 разів за продукцію попереднього. Тобто маса кожної подальшої ланки ланцюга живлення прогресивно зменшується.

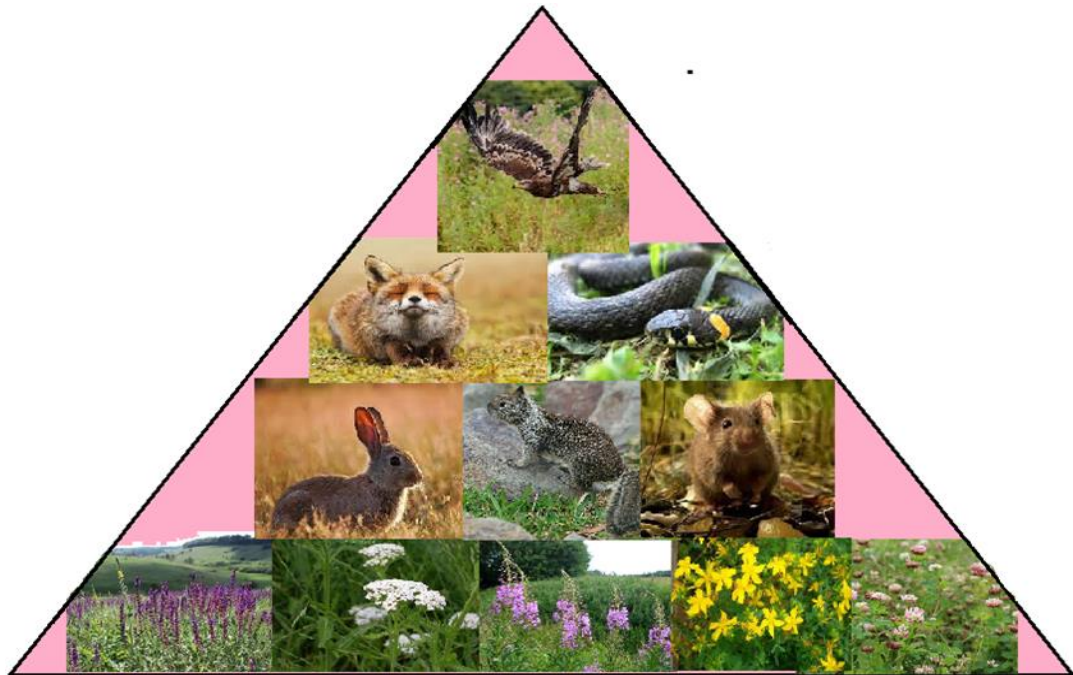
Зниження біомаси при переході з одного харчового рівня на інший обумовлене тим, що далеко не вся їжа асимілюється консументами. Крім того, велика частка енергії поживних речовин, що всмоктується у кишечнику, витрачається на дихання та інші процеси життєдіяльності і лише 10-15% використовується на побудову нових клітин і тканин.

Трофічні рівні відображають трофічну структуру екосистеми. Співвідношення між числами, масою та енергією окремих трофічних структур або трофічних рівнів в екосистемі зображають у вигляді **екологічних пірамід**. Отже, **екологічна піраміда** – це графічне відображення трофічної структури ланцюга живлення. Розрізняють такі різновиди екологічних пірамід: піраміди чисел, біомас та енергії.

**Піраміда чисел** - відображає кількісний розподіл окремих організмів на трофічних рівнях харчового ланцюга. Наприклад, **піраміда чисел Елтона** відображає співвідношення між чисельністю організмів на послідовних трофічних рівнях (рис. 7.16.) [36].

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---



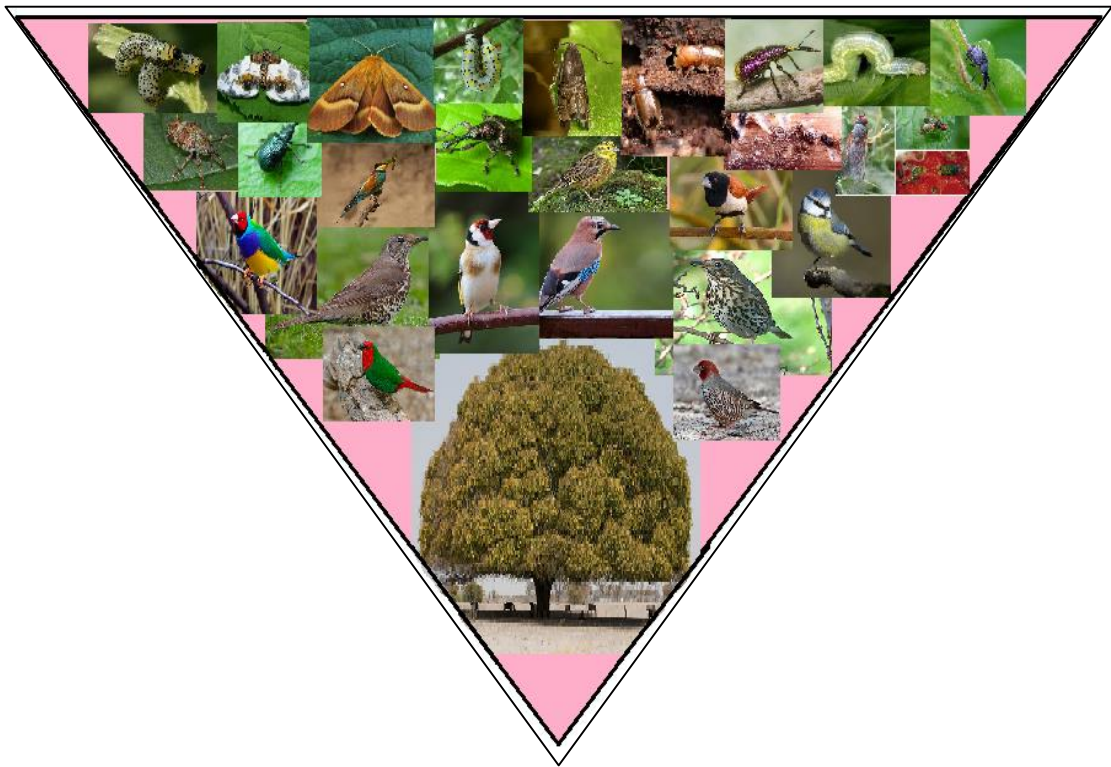
**Рис. 7.16. Піраміда чисел**

Дослідженнями встановлено, що у будь-якому середовищі рослин більше, ніж тварин; травоядних більше, ніж плотоїдних; комах більше, ніж птахів тощо. Для піраміди чисел діє таке правило: **при переході з одного трофічного рівня на інший чисельність особин зменшується, а їхні розміри збільшуються.**

Особливістю такої піраміди є зменшення чисельності організмів при русі від продуцентів до консументів. Ця закономірність пояснюється тим, що в будь-якій екосистемі дрібні тварини чисельно перевершують великих і розмножуються швидше. Для будь-якого хижака існує нижня і верхня межа розмірів їх жертв, кожному хижакові слугують їжею жертви певного розміру.

Але це правило не поширюється на детритні трофічні ланцюги та ланцюги паразитів. Слід зазначити, що у будові різних пірамід чисел спостерігається помітне різноманіття. Іноді вони можуть бути оберненими. Так, у лісі росте значно менше дерев (тобто первинних продуцентів), ніж комах (тобто рослиноїдних). Рівень первинних консументів за чисельністю перевищує рівень продуцентів (рис. 7.17).

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**



**Рис. 7.17. Обернена піраміда чисел**

Зазвичай видове різноманіття та чисельність продуцентів є значно меншими, ніж консументів (кількість дерев у дубовому лісі на 1 га вимірюється десятками, а кількість комах-фітофагів – мільйонами). Це пов'язано зі значною розгалуженістю трофічної мережі та відсутністю чіткої трофічної приуроченості більшості консументів. Крім того, зазвичай у пірамідах чисельності не відображають частку деструкторів, видове різноманіття та чисельність яких на порядки перевищує всю сукупність продуцентів та консументів!

Піраміда чисельності, як екологічна модель не дає змоги глибоко проаналізувати енергетичний потенціал біоценозу, оскільки величина особини не завжди відображує екологічну роль виду у процесах перерозподілу речовини та, головне, – енергії [38; 39].

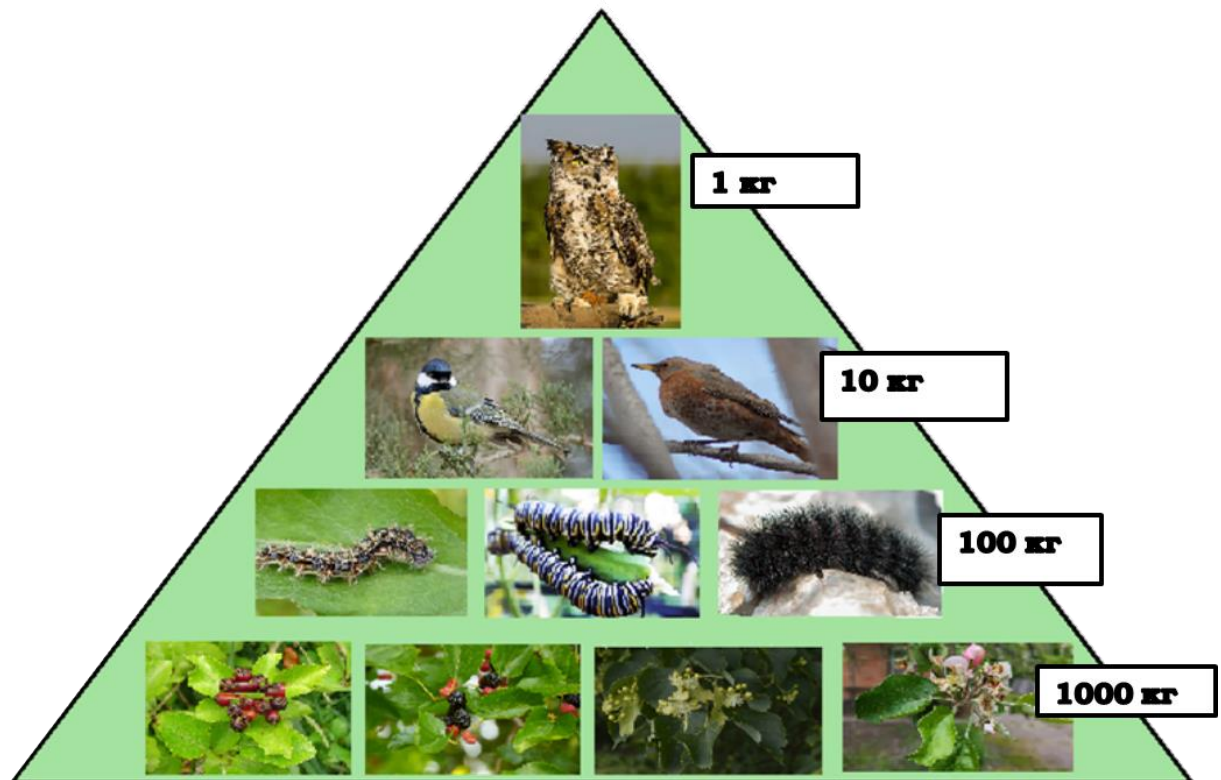
**Піраміда біомаси** – показує співвідношення загальної кількості живої речовини на трофічних рівнях харчового ланцюга. В результаті фотосинтезу енергія Сонця перетворюється продуцентами на енергію хімічних зв'язків органічних речовин. Ефективність поглинання енергії та її кількість пропорційна

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

кількості органічної речовини, що синтезувалася. Основним показником продукції біоценозів є біомаса – кількість живої речовини біоценозу, яка виражена в питомих одиницях маси ( $\text{г}/\text{м}^2$ ,  $\text{кг}/\text{га}$ ,  $\text{г}/\text{м}^3$ ) або в енергетичних одиницях ( $\text{Дж}/\text{м}^2$ ,  $\text{Дж}/\text{м}^3$ ).

Піраміда біомаси показує кількість біомаси на кожному з трофічних рівнів, в той час як піраміда біопродуктивності показує кількість надлишкової біомаси, що продукується організмами на кожному з рівнів.

Це піраміда більш повно розкриває харчові взаємовідносини в екосистемі, оскільки показує біомасу на кожному трофічному рівні у певний момент. Для піраміди біомас діє таке правило: **загальна біомаса на кожному наступному трофічному рівні зменшується** (рис. 7.18).



**Рис. 7.18. Піраміда біомаси**

Екологічні піраміди починаються продуцентами на нижньому рівні і продовжуються вгору через один або кілька рівнів консументів.

Піраміда біомаси може мати два графічних різновиди - правильна і обернена. Така піраміда є характерною для багатьох

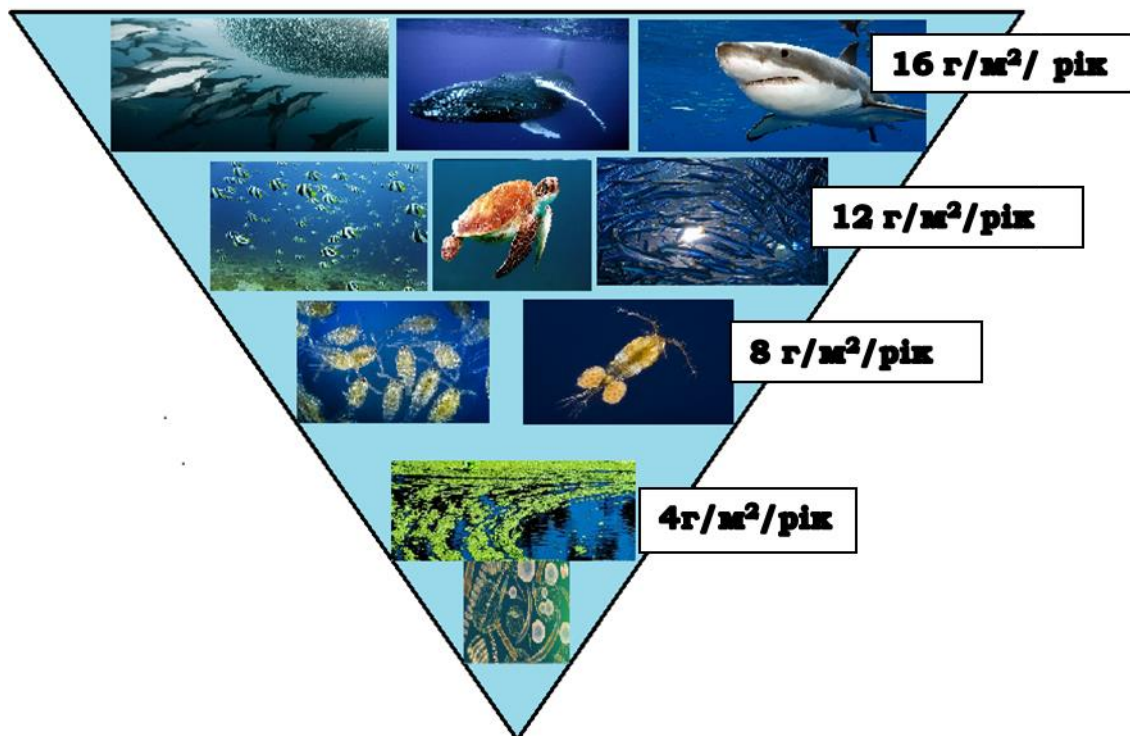


Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

водних екосистем, в яких біомаса фітопланктону поступається біомасі зоопланктону, але швидше оновлюється.

Спостерігаються такі закономірності: піраміди з широкою основою і вузькою вершиною характерні для наземних і мілководних екосистем, в яких продуценти мають великі розміри і живуть порівняно довго [40].

Форма піраміди біомас зазвичай схожа на форму піраміди чисел, але є й винятки: у прісноводному середовищі первинна продуктивність забезпечується мікроскопічними організмами з високою швидкістю обміну речовин (біомаса мала, а продуктивність велика) (рис. 7.19).



**Рис. 7.19. Обернена піраміда біомас**

Недолік піраміди біомас полягає у тому, що в ній не розділяються компоненти, які мають різний хімічний склад та різну енергетичну значимість.

**Піраміда біопродуктивності.** Екологічна піраміда біопродуктивності звичайно є більш наочною та корисною для кількісного вираження взаємодії між трофічними рівнями, позаяк оперує об'ємами біомаси, що продукується на кожному з рівнів за деякий проміжок часу, а не об'ємами біомаси на

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

кожному рівні в деякий момент часу. Замість показу одномоментного стану системи, така піраміда показує потік енергії через харчовий ланцюг. Типовою одиницею виміру є грами на квадратний метр на рік або калорії на квадратний метр на рік. Як і в піраміді біомаси, графічне представлення в цьому випадку починається продуцентами на нижньому рівні, та вміщує більш високі трофічні рівні наверху.

Коли екосистема перебуває в здоровому стані, графічне представлення піраміди біопродуктивності загалом виглядає як стандартна екологічна піраміда біомаси. Це зумовлено тією обставиною, що для підтримання рівноваги в системі, згідно за законом збереження енергії, на більш низькому рівні такої піраміди має бути більше енергії, ніж на більш високому. Це дає змогу організмам на більш низькому рівні підтримувати стабільну кількість популяції одночасно з харчуванням організмів на більш високих рівнях, таким способом забезпечуючи перенос енергії вгору по піраміді. Виключення з цього правила можуть спостерігатись у разі, коли частина харчового ланцюга отримує харчові ресурси ззовні відносно співтовариства, що піддається спостереженню. Наприклад, у невеликих, сильно зарослих струмках, велика кількість консументів харчуються опалим листям, що потрапляє у водойму. Отже, біопродуктивність на цьому трофічному рівні є більшою, аніж може підтримувати попередній трофічний рівень [41].

Порівняно до піраміди біомаси, піраміда біопродуктивності має такі переваги:

- Вона бере до уваги рівень продуктивності за деякий період часу.
- Два види, що мають приблизно однакову біомасу, можуть при цьому мати дуже різний час життя. Таким чином, використання для порівняння їх біомас вводить в оману, але дані по їхній біопродуктивності можуть бути порівняні коректно.
- Відносна кількість енергії, що передається всередині екосистеми, може бути обчислена з використанням

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

енергетичної піраміди; у такому разі можна порівнювати різні екосистеми.

- При побудові піраміди біопродуктивності не виникають обернені піраміди.
- Під час обчислення потоку енергії є можливість брати до уваги надходження сонячної енергії до екосистеми.

**Недоліки піраміди біопродуктивності:**

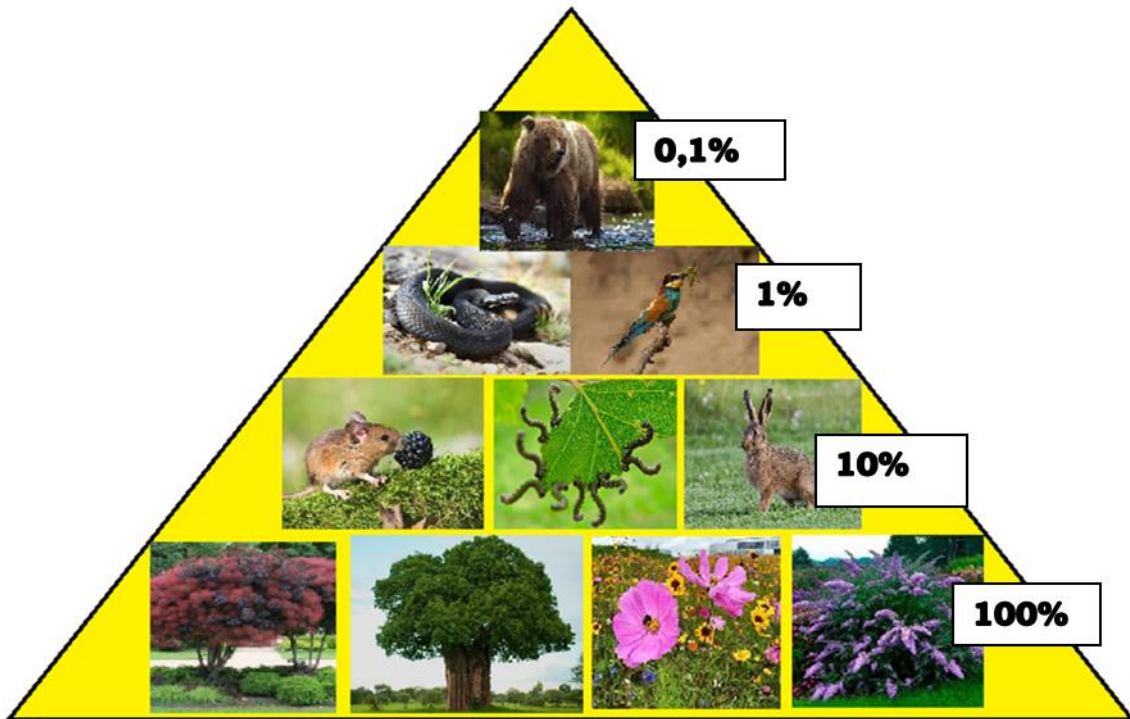
- Для коректних обчислень треба знати рівень продукування біомаси індивідуальним організмом, що потребує доволі складних спостережень протягом тривалого часу.
- У реальних екосистемах доволі важко віднести організм до чітко визначеного трофічного рівня, з огляду на складність взаємовідносин в харчових мережах. Особливо складним є розміщення на трофічних рівнях редуцентів та детритофагів.

Тим не менше, заумов ретельного збору та обробки інформації, екологічні піраміди є потужним інструментом дослідження взаємовідносин в екологічних співтовариствах [42; 45].

**Піраміда енергії.** Отже, як було показано на попередніх прикладах, співвідношення чисельності та біомаси організмів, які складають певний трофічний рівень у біоценозі, не може відображати реальні процеси в екосистемах. Дані по чисельності призводять до переоцінки значення дрібних організмів, а дані по біомасі – до переоцінки ролі великих організмів. Більш точно трофічну структуру біоценозу відображає піраміда енергії.

**Піраміда енергії** – величина потоку енергії, що проходить через різні трофічні рівні. На відміну від піраміди чисел або біомаси, що характеризують статику екосистеми, піраміда енергії характеризує динаміку проходження маси їжі через харчовий ланцюг (рис. 7.20).

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**



**Рис. 7.20. Піраміда енергії**

Піраміда енергії дає найповніше уявлення про функціональну організацію угруповання. На противагу пірамідам чисельності і біомаси, що відображають статичний стан системи (тобто характеризує кількість організмів у даний момент), піраміда енергії відображає картину швидкості потоку біомаси через трофічну мережу. На форму цієї піраміди не впливають зміни розмірів та інтенсивності метаболізму особин. Якщо враховані всі джерела енергії, то піраміда завжди буде мати «правильну форму».

**Піраміди енергії** відображають кількість енергії, накопиченої в біомасі або чистій продукції на різних трофічних рівнях будь-якої екосистеми.

В основі пірамід завжди лежать показники першого трофічного рівня – продуцентів, над яким розташовують показники наступних трофічних рівнів. Піраміди енергії характеризують ефективність перетворення енергії і продуктивність харчових ланцюгів [46; 44].

Для піраміди енергії правило таке: **при переході з одного трофічного рівня на інший енергія витрачається у процесі**

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

**життєдіяльності організмів у вигляді тепла та механічної роботи.**

Піраміди енергії будуються шляхом підрахування кількості енергії, яка акумульована одиницею поверхні за одиницю часу і використовується організмами на кожному трофічному рівні. Так, деструктори, значимість яких здається дуже низька у піраміді біомас, отримують велику частину енергії, котра проходить через екосистему. Наскрізний потік енергії, проходячи трофічним ланцюгом екосистеми, поступово згасає, оскільки на всіх ланках цього ланцюга відбувається втрата енергії здебільшого у вигляді тепла [47; 49].

Американський дослідник Р.Л. Ліндеман 1942 р. сформулював правило, яке називають **законом піраміди енергії Ліндемана**, або **правилом "десяти відсотків"**: з одного трофічного рівня екологічної піраміди може переходити на вищий рівень у середньому не більше 10 % енергії, яка надійшла на попередній рівень.

На сьогодні вже підраховано, що у природі від одного трофічного рівня "населенню" наступного рівня передається доступної енергії у середньому не більше, а значно менше 10 %, і чим довший харчовий ланцюг, тим більше енергії втрачається.

**Біологічна продуктивність** Первинним джерелом речовини та енергії для будь-якої екосистеми є продуценти. На суходолі це – вищі рослини, у водному середовищі – нижчі (водорості). Саме на першому трофічному рівні створюється первинна продукція – органічна речовина, утворена в результаті фотосинтезу. Отже, первинна продукція являє собою масу синтезованої рослинами органічної речовини. Оцінюють первинну продуктивність швидкістю накопичення органічної речовини рослинами. При цьому одна частина первинної продукції йде на обслуговування самих рослин (переважно на дихання), а друга частина, так звана чиста продукція, стає доступною консументам. Органічні речовини, вироблені на другому і вищих трофічних рівнях, є вторинною продукцією. По суті, це консументи і редуценти – тварини і сапротрофні мікроорганізми [48; 43].

## ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ

**Біологічна продуктивність** – це відтворення біомаси організмів, що входять до складу біогеоценозу. Найбільш продуктивними біоценозами є вологі тропічні ліси, коралові рифи, екотони (угруповання на межах двох біомів) (рис. 7.21).



**Рис. 7.21. Біоценози з найбільшою продуктивністю:**  
**a – тропічний ліс, б – коралові рифи, с – екотон**

Як найкраще оцінити продукцію конкретної екосистеми? Простіше за все – виміряти біомасу, тобто визначити сукупну масу всіх організмів, що живуть у даній екосистемі. Звичайно, зважити всі живі організми біогеоценозу не реально. Зробити вказану оцінку можна лише непрямым шляхом – за якоюсь частиною (наприклад, визначити масу всього живого з 1 м<sup>2</sup> луки, поверхні або дна водойми), а потім добуте значення помножити на всю площу.

Загальну біомасу організмів на кожному трофічному рівні можна визначити шляхом збирання або відлову та подальшого зважування відповідних вибірок тварин та рослин. На кожному трофічному рівні біомаса на 90–99% нижча, ніж на попередньому. Якщо припустити, що біомаса продуцентів на певній площі лучної екосистеми становить 1 тону, то біомаса фітофагів на тій самій площі буде не більше 100 кг, а плотоїдних видів на наступному трофічному рівні – не більше 10 кг. Тобто існування більшої кількості трофічних рівнів неможливе через швидке наближення біомаси до нуля.

Оскільки клітини на 80 % складаються з води, то для одержання точніших цифр продуктивності використовують масу сухої речовини, яка точніше відбиває продукцію екосистеми [50].

Цілком очевидно, що як рослини не здатні вловити всю сонячну енергію, яка на них падає, так і тварини не можуть

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

засвоїти всю потенційну енергію, яку вони одержують, поїдаючи рослини і одне одного. Значний відсоток цієї енергії розсіюється у вигляді тепла. Крім того, частина органічних речовин, синтезованих клітинами рослин, залишається неперетравленими.

Наприклад, травна система більшості тварин не в змозі розщепити клітковину на молекули глюкози. Для цього у цих тварин немає спеціальних ферментів. Крім того, велика частка енергії поживних речовин, які організм тварини засвоює, витрачається на дихання та інші процеси життєдіяльності.

Підраховано, що лише 10–15 % її використовується на побудову нових клітин і тканин. Тому при переході від одного трофічного рівня до іншого відбуваються постійні втрати речовини та енергії, й їх потоки стають дедалі біднішими. У результаті навіть для четвертого трофічного рівня вже майже не залишається ані речовини, ані енергії, які були накопичені рослинами на першому рівні. Відповідно до зменшення речовини та енергії на кожному трофічному рівні знижується кількість особин, що його складають.

Енергія надходить у біотичний компонент екосистеми первинних продуцентів. Швидкість накопичення енергії первинними продуцентами у формі речовини, яке може бути використане в їжу, називається первинною продукцією.

Під час поїдання одних організмів іншими їжа переходить з одного трофічного рівня на наступний. Неперетравлена частка їжі викидається. Тварини, як і рослини втрачають частину енергії при диханні (клітинному). Енергія, що залишилася після втрат, пов'язаних із процесами дихання, травлення та екскреції, йде на зростання, підтримку життєдіяльності і розмноження [12].

Кількість органічної речовини, що накопичена гетеротрофними організмами, називається вторинною продукцією (на будь-якому трофічному рівні).

У кожній ланці харчового ланцюга частина енергії втрачається, з чого випливає, що довжина харчового ланцюга лімітується розмірами цих втрат.

**Асимільована енергія** (валова продукція) складається з суми **чистої продукції** та **витрат на дихання** (переважно на

**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ ЖИВЛЕННЯ**

окисне фосфорилування):  $A=P+R$ . Отже, чиста продукція системи буде дорівнювати різниці асимільованої енергії та витрат на дихання. Часто неправильно вважають, що вся чиста продукція організму (або трофічного угруповання) може переходити до наступного трофічного рівня. Насправді значна її частка витрачається на забезпечення інших фізіологічних процесів, не пов'язаних з диханням (ріст, диференціювання, екскреція), а величина накопиченої енергії в системі розраховується як  $S=P-(G+E)$ . Крім того, слід відмітити, що значну частку енергетичного балансу трофічного рівня становить невикористана енергія (NU) – енергія, яка після надходження до системи одразу її покидає. У випадку автотрофних організмів такою енергією є витрати на відбите сонячне світло, випаровування та нагрів. У випадку гетеротрофних організмів – це енергія, що міститься у неперетравлених рештках.

**Неефективність використання енергії** теплокровними тваринами має широкі наслідки для світового продовольства. Широко визнано, що м'ясна промисловість використовує велику кількість сільськогосподарських культур для годування худоби, а значна частина енергії від кормів для тварин втрачається. Наприклад, це коштує близько 1 цента, щоб виробляти 1000 дієтичних калорій (ккал) кукурудзи або сої, але приблизно 0,19 дол. США для виробництва аналогічної кількості калорій вирощування великої рогатої худоби для споживання яловичини. Така сама енергоємність молока від великої рогатої худоби також коштує дорого, приблизно в 0,16 дол. США на 1000 ккал. Отже, у всьому світі спостерігається зростаючий рух, спрямований на сприяння споживанню нем'ясних та немолочних продуктів, щоб менше енергії витрачалось даремно на годування тварин для м'ясної промисловості [1; 9; 12].

**Енергетичний баланс екосистеми.** Закономірність, що розкриває механізм екологічного балансу екосистем, називається **законом внутрішньої динамічної рівноваги екосистем** (закон Реймерса): **речовини, енергія, інформація та динамічні якості природних екосистем перебувають у тісному взаємозв'язку, за якого зміна одного з показників неминуче**



Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

**призводить до змін інших за умови збереження загальних властивостей системи [12].**

З енергетичних позицій сукцесія – такий нестійкий стан угруповання, який характеризується нерівністю двох показників: загальної продуктивності і енергетичних витрат всієї системи на підтримання обміну речовин [19; 20].

Можливість переходу нестійкої екосистеми до сукцесійного стану визначається законом одного відсотка: зміна енергетики природної системи в межах 1%, як правило, не виводить екосистему з рівноважного стану, і навпаки [12; 20].

У ході сукцесії загальна біомаса угруповання спочатку зростає, а потім темпи усього приросту зменшуються і на стадії клімаксу біомаса системи стабілізується. Це проходить тому, що на перших етапах сукцесії, коли видовий склад угруповання ще збіднений і харчові ланцюги короткі, не вся частина приросту рослинної маси споживається гетеротрофами. Отже, відносно висока чиста продукція угруповання, яка йде на збільшення його біомаси. Накопичується як загальна маса живих організмів, так і запаси мертвої, органічної речовини, яка не розклалась. У зрілих, стійких екосистемах практично весь річний приріст рослинності поступає і витрачається в ланцюгах живлення гетеротрофами, ось тому чиста продукція біоценозу, його урожай наближається до нуля [24; 47].

Сукцесії ведуть до максимального накопичення біомаси. Це найбільш очевидно в лісових угрупованнях, де в ході сукцесії рослини стають все більшими і більшими [47].

У міру проходження сукцесії дедалі більша частка доступних поживних речовин накопичується в біомасі угруповання і відповідно зменшується їх вміст в абіотичному компоненті екосистеми (ґрунті або воді). Тобто, біогенні елементи рослини спочатку черпають із запасів ґрунту, але поступово у міру виснаження цих запасів і накопичення в системі мертвої органічної речовини, розклад його стає основним джерелом мінерального живлення рослин і кругообіги біогенних речовин із відкритих перетворюються у закриті [4; 8].

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

Нерівність втрат енергії на утворення первинної продукції і сумарний метаболізм (дихання) угруповання проявляється в тих сукцесіях, в яких беруть участь лише гетеротрофні організми. В цьому окремому випадку первинна продукція рівна нулю, і якщо притік мертвої органічної речовини, за рахунок якого існує угруповання, не поповнює запаси в системі, то угруповання скоро вичерпує свою енергетичну базу [24].

З продовженням ланцюгів живлення збільшується ефективність використання поступаючої енергії, іншими словами – ККД всієї системи, тоді як одна і та сама порція енергії йде на підтримання більшої кількості біомаси [13].

Із вищевказаних характеристик найбільше значення мають наступні 4 аспекти:

1. Видовий склад рослин і тварин у процесі сукцесії безперервно змінюється. Це свідчить про те, що види, які домінували на початкових стадіях сукцесії, у міру досягнення біоценозом клімаксового стану, поступово втрачають цю властивість (рис. 7.22) [18; 6].



**Рис. 7.22. Заміна березового лісу ялиновим**

2) Біомаса органічної речовини збільшується по ходу сукцесії. Відповідно ясно, що з часом проходить накопичення органічної речовини як в наземному, так і у водному середовищі. Природні водойми часто містять в розчиненому стані стільки ж органічної речовини, скільки його міститься в тілі тварин.

3) Видовий склад має тенденцію збільшуватися по ходу сукцесії.

**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

4) Зниження чистої продукції угруповання і відповідно підвищення інтенсивності дихання – найбільш важливі явища сукцесії. Проходить це за такими причинами. Максимальна продуктивність рослин спостерігається тоді, коли сумарна продуктивність листків, які освічуються світлом, в 4–5 разів більша продуктивності ґрунту. Збільшення маси листків не веде до збільшення фотосинтезу, оскільки підвищена затіненість зменшує корисну площу фотосинтезувальної поверхні. Ось тому дихання затінених листків негативно впливає на чисту продуктивність фотосинтезу [7; 29].

Отже, продуктивність угруповання на різних стадіях сукцесії різна. На початкових її стадіях прихід її (створення органічного енергетичного матеріалу) перевищує витрати (затрати на дихання). В результаті швидко збільшується біомаса угруповання. У міру наближення сукцесії до клімаксового рівня продуктивність, досягнувши максимуму, починає зменшуватись. У клімаксовому угрупованні продуктивність та дихання (прихід і розхід) врівноважуються і збільшуються. Як першого, так і другого процесів не спостерігається. Біоценоз досягає більш або менш стабільного, гомеостатичного стану. Це означає, що в клімаксовому біоценозі всі створювані харчові ресурси використовуються, внаслідок чого чиста продукція лишається невеликою [24; 1].

Знання цих закономірностей має велике практичне значення для людини. Вилучаючи надлишок чистої продукції із біоценозів, які знаходяться на початку сукцесійних рядів, ми затримуємо сукцесію, але не підриваємо основу існування угруповання. Втручання ж в стабільні, клімаксові системи, які з більшою повнотою використовують енергію на «свої» потреби, неминуче викликає порушення рівноваги, яка склалась [4; 18; 6]. Поки такі порушення не перевищують самовідновлювальної здатності ценозу, то виникаючо демутаційні зміни можуть повернути його до вихідного стану [34]. Цим користуються, наприклад, при вирубці лісу. Однак якщо сила та частота впливу виходять за рамки цих можливостей, то почастиково стійке, багате видами угруповання поступово деградує, змінюючись похідними

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

угруповання з малою здатністю до самовідновлення (рис. 7.23.) [13].



**Рис. 7.23. Утворення ялинового лісу на покинутих землях**

Відомо, що насіння деревних порід (берези, вільхи і т. д.) легко і на великій відстані переносяться вітром, а також птахами, тваринами. Потрапивши на слабо задернований ґрунт (закинуту рілля або вирубку), насіння починає проростати. Правда, умови життя в таких місцях проживання виявляються несприятливими для проростання насіння ялини і життя її сходів і багато з них гинуть, тоді як проростки берези, завдяки своїй здатності проростати лучно, виробляють сильно алелопатичні впливи на навколишні рослини. Крім того, утворюючи густу «щітку» проростків (сходів), береза утворює затінення ґрунту. Все це сприяє виживанню багатьох проростків і молодих екземплярів берези (рис. 7.24.) [13].



**Рис. 7.24. Самосійні березові ліси**

Проростки ялини не володіють такими властивостями і тому у великій кількості гинуть і від бурхливого розвитку трав, під впливом розкладу листопадового опаду трав, особливо злаків, або

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

ж внаслідок намокання насіння і т. д. Відповідно березовий ліс розвивається раніше ялинового [10].

Справа в тому, що береза, особливо в ранні роки життя володіє великою швидкістю росту, набагато обганяючи ялину 2–3 річні берези звичайно досягають у довжину 80–100 см, тоді як в тому самому віці ялини лише 5–7 см. До 6–10 років ялина витягується в довжину не більше, ніж 50–60 см, тоді як їх однолітки берези виростають до 8–10 м, при цьому нерідко вже плодоносять. Річний приріст берези в цьому віці буває більше 1 м і більше, тоді як у ялини–1–3 см [50].

У результаті дуже швидко проходить замикання крон дерев, у зв'язку з цим помітно збільшується її вплив на середовище проживання. Змикання крон берези створює помітне затінення, що скоро відбивається на ході температур і режимі вологості в цьому місці проживання. Ці умови виявляються сприятливими для цілого ряду інших видів, які починають тут поселятись. Це різні злаки кущового типу (вівсяниця степова), полуниці, Іван-да-Мар'я і т. д. З'являється багаточисленне пернате поселення, зокрема ті, які живляться плодами берези, комахами, які тут зустрічаються. Це зяблик, щиглик, славка-чорноголовка і т. д. Поселяються тут лісові популяції полівок, землерийок, кротів, птахів і т. д. [50].

Усі вони розміщуються по відповідних ярусах, в певному добовому і сезонному ритмі, беруть участь у життєдіяльності сформованого біогеоценозу «березовий ліс» і, взаємодіючи між собою і середовищем, утворюють його єдність [7].

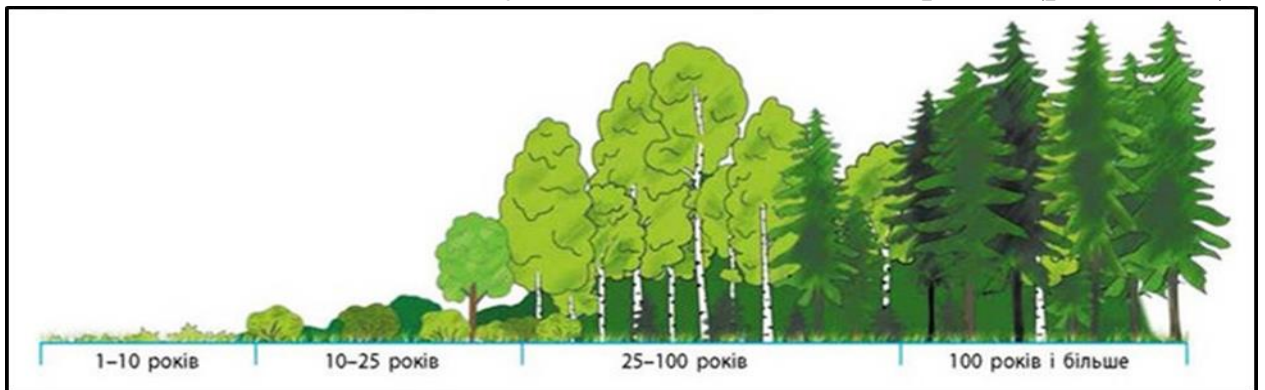
Однак вже з того моменту, як берези, зімкнувши крони, створили затінення, низки світлолюбних рослин став випадати із травостою, поступаючи місцем більш тіньовитривалим. Поява затінення є сприятливим для молодих ялинок, які швидко набирають силу [3]. Володіючи до цього моменту вже добре розвиненою кореневою системою, вони швидко ростуть. Якщо в перші роки життя їх річний приріст був малий, то тепер у цих умовах 10–15 річні ялинки щороку збільшуються в довжину на 40–60 см. Так що до 40–80 років ялина доганяє березу і включається в I ярус лісу. Так на місці березового лісу з'являється

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

змішаний. Одночасно проходить і зміна складу населення. В ньому дедалі більше стає видів, які співіснують з ялиною, і такі, які надають перевагу проживання в змішаних лісах. Поселяються дятли, з'являється іволга. Типовими жителями цих місць є заєць-біляк, лісові миші, руді полівки, ласка,... – білка.

Однак змішаний ліс існує відносно недовго, оскільки світлолюбна береза не виносить затінення і скоро випадає із деревостою. Так на місці змішаного лісу з'являється ялиновий. Змінюється видовий склад. З'являються кисличка, плавуні, чорниця і т. д. Покинули темнохвойний ліс їжак, полівка, лише на відкритих полянах і галявинах зустрічається кріт. Однак у таких лісах завжди можна зустріти білку, куницю. Змінюється склад птахів, тепер тут живуть чубата синиця, чиж, на зиму прилітають снігурі. В старих ялинових лісах поселяються ворони [49; 1].

Увесь процес зміни біоценозів проходить за час життя лише одного покоління – тобто протягом 60–80 років. Повне відновлення ялинового лісу займає близько 200 років (рис. 7.25).



**Рис. 7.25. Відновлення ялинового лісу**

Класичним прикладом сукцесії є заростання озера й перетворення його спочатку на болото, а потім, через тривалий час, – на лісовий біоценоз (рис. 7.26) [29; 10].



Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

**Рис. 7.26. Сукцесія озера**

Спочатку водойма міліє, її краї вкриваються водяними й вологолюбними рослинами (очеретом, тростиною, осокою). На дні поступово відкладаються відмерлі частини рослин, дзеркало води затуляє трава. Через декілька десятків років на місці озера утворюється торф'яне болото. Згодом на болоті з'являється деревна рослинність [49; 5; 10].

Подібні процеси можна спостерігати на водоймі-охолоджувача ЧАЕС, що збудована у 1976 році, у 1982 – площа водойми збільшується і становить 22,9 км<sup>2</sup>. З травня 2014 розпочато процес виведення водойми-охолоджувача ЧАЕС з експлуатації. За чотири роки рівень води знизився на чотири метри, акваторія перетворилась на водно-болотне угіддя із домінуванням суходолу на ранніх стадіях сукцесії (рис. 7.27) [34].



**Рис.7.27. Водойма-охолоджувач ЧАЕС на стадії  
виведення з експлуатації**

Отже, створився новий радіаційний біогеоценоз з унікальним складом джерел випромінювання [34].

Система зв'язків у біосфері надзвичайно складна і поки що розшифрована тільки в загальних рисах. Найголовнішою ланкою управління є енергія, це насамперед енергія Сонця, потім енергія тепла Землі та енергія радіоактивного розпаду елементів. Неживою частиною біосфери керують продуценти. Продуцентами керують консументи, але діяльність їх визначається зворотними зв'язками, що йдуть від продуцентів. У результаті здійснюється біотичний колообіг речовин у біосфері. Головна спільна риса всіх екосистем – це те, що в певних ланках

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

трофічного ланцюга екосистеми засвоюється, передається й перетворюється енергія [19; 20].

Стабільність біосфери ґрунтується на високій розмаїтості живих організмів, окремі групи яких виконують різні функції в підтримці загального потоку речовини і розподілі енергії, на найтіснішому переплетенні і взаємозв'язку біогенних і абіогенних процесів, на узгоджених циклів окремих елементів і зрівноважуванні ємності окремих резервуарів. У біосфері діють складні системи зворотних зв'язків і залежностей [47].

Вважають, що еволюція біосфери відбувалася в напрямі зменшення екологічної ентропії. Адже за постійної кількості енергії, що надходить, чим менше тепла випромінюється, тим більше виконується корисної роботи, тим упорядкованішою стає система [20].

### **ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ**



1. Охарактеризуйте поняття "трофічний ланцюг" і "трофічна сітка".
2. Що відображають екологічні піраміди? Які їх різновиди?
3. Що називають трофічним ланцюгом (мережею)?
4. Яка суть трофічного ланцюга та його значення для функціонування екосистеми.
5. Розкрийте зміст правила екологічної піраміди.
6. З'ясуйте сутність енергетичного підходу до вивчення екосистем.
7. Сформулюйте правило екологічних пірамід Елтона.
8. Що таке енергетичний баланс екосистеми.

### **ЛІТЕРАТУРА ДО РОЗДІЛУ 7**

1. Адаменко О. М., Коденко Я. В., Консевич Л. М. Основи екології: Навч. Посіб. для вищих навч. закл.; Ін-т менеджменту та економіки "Галицька академія". 2-е вид. К.: Центр навчальної літератури, 2005. 314 с.



**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

2. *Андерсон Оксана* Біологія: підруч. для 9 кл. закладів заг. середньої освіти/ Оксана Андерсон, Марина Вихренко, Андрій Чернінський. 2-ге вид., переробл. Київ : Школяр, 2022. 256 с.
3. *Барановський В.А.* Україна. Еколого-географічний атлас. Київ, 2006. 220 с.
4. *Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Безусько А.Г.* Закономірності та тенденції розвитку рослинного покриву України у пізньому плейстоцені та голоцені. К.: Альтерпрес, 2011. 448 с.
5. *Білявський Г.* Основи екології: Підручник для студентів вищих навчальних закладів. К.: Либідь, 2004. 406 с.
6. *Білявський Г.О., Фурдуй Р.С.* Практикум із загальної екології. / Навч. Посібн. К.: Либідь, 1997. 160 с.
7. *Бойчук Ю., Шульга М., Цалін Д., Дем'яненко В.* Основи екології та екологічного права: Навчальний посібник; За ред. Юрія Бойчука, Михайла Шульги. Суми: Університетська книга, 2004. 351 с.
8. *Бондаренко О.Ю.* Конспект флори пониззя межиріччя Дністер – Тилігул. Київ, 2009. 332 с.
9. *Боткін Д.Б., Келлер Е.А.* Наука про навколишнє середовище: Земля як жива планета. 9-е вид. Wiley & Sons, Нью-Йорк.
10. *Бровдій В.М., Гаца О.О.* Енергетичні закони екології. Київ: НПУ ім. Драгоманова, 2001. 103 с.
11. *Гандзюра В.П.* Екологія: навч. посіб. 2-ге вид., переробл. і доп. К.: ТОВ «Сталь», 2009. 375 с.
12. *Глібовицька Н.І.* Біологія: конспект лекцій. Івано-Франківськ: ІФНТУНГ, 2018. 71 с.
13. *Глібовицька Н.І.* Екосистемологія: метод. вказівки. Івано-Франківськ : ІФНТУНГ, 2018. 14 с.
14. *Голубець М.А.* Екосистемологія. Львів, 2000. 316 с.
15. *Дідух Я.* Енергетичні проблеми екосистем і забезпечення сталого розвитку України. *Вісник Національної академії наук України.* 2007. №4. С.3–12.  
URL:[http://nbuv.gov.ua/UJRN/vnanu\\_2007\\_4\\_1](http://nbuv.gov.ua/UJRN/vnanu_2007_4_1).
16. *Дідух Я.П.* Енергетичні проблеми екосистем і забезпечення сталого розвитку України К.: Вісн. НАН України, 2007. № 4. С. 3–12.

**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

- 
17. *Заверуха Н., Серебряков В., Скиба Ю.* Основи екології: Навч. посіб. для вищ. навч. закл., К.: Каравела, 2006. 365 с.
18. Закон України «Про ратифікацію Європейської ландшафтної конвенції». Відомості Верховної Ради України. 2005. № 51. С.547. 2. Земельний кодекс України. *Відомості Верховної Ради України.* 1992. №25. С. 743.
19. *Запольський А.* Основи екології: Підруч. для студ. тех.-технол. спеціал. вищ. навч. закл. К.: Вища школа, 2003. 357 с.
20. *Запольський А.К., Салюк А.І.* Основи екології. Навч. посібн. К.: Вища школа., 2003. 358 с.
21. *Кіш Р.Я., Андрик Є.Й., Мірутенко В.В.* Біотопи Natura 2000 на Закарпатській низовині. Ужгород: Мистецька Лінія, 2006. 64 с.
22. *Клименко М.О., Прищепка А.М., Вознюк Н.М.* Моніторинг довкілля: підруч. К.: Академія, 2006. 360 с.
23. *Корсак К., Плахотнік О.* Основи екології: Навч. посіб.; МАУП. 3-тє вид., перероб. і доп. К.: МАУП, 2002. 294 с.
24. *Кучеренко М.Є., Вервес Ю.Г., Балан П.Г., Войцицький В.М.* Загальна біологія: підруч. для 11 кл. загальноосвіт. навч. закл. К.: Генеза, 2006. 272 с.
25. *Кучерявий В.П.* Екологія. Львів: Світ, 2000. 500 с.
26. *Лавров В.В.* Системний підхід як методологічна основа для оцінки і зменшення загроз біорізноманіттю (лісові екосистеми). Оцінка і напрямки зменшення загроз біорізноманіттю України; за заг. ред. О. В. Дудкіна. Київ : Хімджест, 2003. С. 156–273.
27. *Лановенко О.Г., Остапівщина О.О.* Екологічна піраміда: навч.-метод. посіб. Херсон: ПП Вишемирський, 2013. С. 76–77.
28. *Лановенко О.Г., Остапівщина О.О.* Енергетика екосистеми: навч.-метод. посіб. Херсон: ПП Вишемирський В.С., 2013. С. 84.
29. Літопис природи за 2020 рік. Чорнобильський радіаційно екологічний біосферний заповідник. URL: [https://zapovidnyk.org.ua/files-pdf/litopys\\_2020\\_tom\\_4.pdf](https://zapovidnyk.org.ua/files-pdf/litopys_2020_tom_4.pdf) (дата звернення 20.10.2023 р.).
30. *Лю П.І.* Вступ до енергетики, технологій та навколишнього середовища. 2-е вид. ASME Press, Нью-Йорк, Нью-Йорк, 2009.

**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

31. *Масікевич Ю.Г., Шестопалов О.В., Негадайло А.А.* Теорія систем в екології: підруч. Суми: Сумський державний університет, 2015. 330 с.
32. *Мірутенко В.В.* Методичний посібник з курсу “Екологія тварин”. Ужгород, 2014. 40 с.
33. *Мусієнко М.М., Серебряков В.В., Брайон О.В.* Екологія. Охорона природи: словник – довідник. К.: Знання. 2002. 550с.
34. Національна доповідь про стан нав колишнього природного середовища в Україні. К., 2004. 227 с.
35. *Одум, Е.П.* Базова екологія. Видавництво коледжу Сондерс, Нью-Йорк, Нью-Йорк, 1993.
36. *Петренко О. В.* Моніторинг довкілля : навч. посіб. Київ: Київ. ун-т ім. Т. Шевченка, 2015. 303 с.
37. *Петрук І.В.* Екологія з основами біобезпеки. Ч.1. Інгрідієнтне забруднення. Херсон: Олді, 2019. 196 с.
38. *Плиска О. І.* Фізіологія: Навч. посіб. К.: Парламентське видавництво, 2004. 361 с.
39. *Потіш Л.А.* Екологія: навчал. посіб. для вищої школи. К.: Знання, 2008. 272 с.
40. *Романенко, В. Д.* Основы гидроэкологии. К.: Обереги, 2001. 728 с
41. *Священик Ж.* Енергетика: принципи, проблеми, альтернативи. 8-е вид. Видавництво Кендалл Хант, 2012.
42. *Скиба Ю. А., Лазебна О. М.* Моніторинг довкілля: навч. посіб. К.: Каравела, 2013. 216 с.
43. *Сухарев С.* Основи екології та охорони довкілля: Навчальний посібник. Мін-во освіти і науки України, Ужгородський нац. ун-т. К.: Центр навчальної літератури, 2006. 391 с.
44. *Тараріко Ю.О.* Формування сталих агросистем: теорія і практика. К.: Аграрна наука, 2005. 506 с.
45. ФАО. Состояние лесов мира. Леса и сельское хозяйство: проблемы и возможности землепользования. Рим, 2016. URL: <https://www.fao.org/documents/card/en/c/df8516f6-a8cc-4af2-af7c-79b300fd6c7b>.

Розділ 7.  
**ЕНЕРГЕТИКА ЕКОСИСТЕМ. ЛАНЦЮГИ ТА МЕРЕЖІ  
ЖИВЛЕННЯ**

---

46. *Хінрікс Р.А., Клейнбах М.* Енергетика: її використання та навколишнє середовище. 5-е вид. Брук Коул, Флоренція, Кентуккі, 2012.
47. Хустайська декларація 2010 р. «Про степи Євразії». URL: <http://pryroda.in.ua/step/yevrazijski-stepi-stan-zagrozi-ta-adaptaciya-doklimatichnix-zmin/>.
48. *Царенко О., Несветов О., Кадацький М.* Основи екології та економіка природокористування: навч. посібн. для студ. вузів,. 2-е вид., стереотипне. Суми: Університетська книга, 2004. 399 с.
49. *Цибуленко Г., Цибуленко Л.* Аграрна криза на тлі екологічної катастрофи в Херсонській губернії на початку ХХ століття. *Scriptorium nostrum*. 2015. №3. С. 107–124. URL: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/scno\\_2015\\_3\\_8](http://nbuv.gov.ua/UJRN/scno_2015_3_8).
50. *Шелест З. М., Войцицький В.М., Гайченко В.А., Байрак О.М.* Біологія: підручник Вид. 2-ге, доп. і перероб. К.: Кондор, 2007. 760 с.

**ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”**

Пріоритетним напрямом в екологічних дослідженнях є з'ясування закономірностей екологічних зв'язків, розуміння їхньої сутності, характерної для надорганізмових систем [3]. В основі екології сформовані закономірності перебігу досліджуваних процесів, які представлені у вигляді коротких логічних та перевірених практикою положень – законів [8]. Оскільки, для дослідження системи рослина-паразит важливими є знання закономірностей впливу екологічних чинників, популяційних закономірностей, створення нових штамів та ін., що базується на основі екологічних законів, які є необхідною умовою збереження природи та розвитку суспільства [22].

**8.1. ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ**

**Екологічний закон** - це об'єктивний, постійний і необхідний взаємозв'язок між біосистемами та навколишнім середовищем, що випливає з їх внутрішньої екологічної сутності [5].

Більшість цих та інших екологічних принципів і законів вдало узагальнив американський еколог Б. Коммонер у 1974 р., звівши їх до чотирьох законів [10].

**Закон перший:** усе пов'язане з усім. Екологія розглядає біосферу нашої планети як складну систему з багатьма взаємопов'язаними елементами. Ці зв'язки реалізуються за принципами зворотного негативного зв'язку (згадаємо, наприклад, систему «хижак-жертва»), прямих зв'язків (в екосистемах «працюють усі дії логічної алгебри - «або», «і», «не»), а також завдяки різноманітним взаємодіям, що взаємовиключають одна одну. За рахунок цих зв'язків формуються гармонійні системи кругообігу речовин та енергії. Будь-яке втручання в роботу збалансованого механізму біосфери викликає відповідь одразу за багатьма напрямками, що робить прогнозування в екології надзвичайно складною справою [14].

**Закон другий:** усе має кудись діватися. На прикладі біологічного кругообігу видно, як рештки й продукти життєдіяльності одних організмів є в природі джерелом існування для інших. Людина поки ще не створила такого гармонійного кругообігу в своїй господарській діяльності. Будь-яке

**ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”**

виробництво постійно «випускає» принаймні дві речі – необхідну продукцію й відходи. Відходи самі собою не зникають: вони нагромаджуються, знову втягуються в кругообіг речовин і призводять до непередбачених наслідків [10].

**Закон третій:** природа знає краще. «Живе складається з багатьох тисяч різноманітних органічних сполук, – пише Б. Коммонер, – і часом здається, що принаймні деякі з них можуть бути поліпшені, якщо їх замінити якимось штучним варіантом природної субстанції». Третій закон екології стверджує, що штучне введення органічних речовин, які не існують у природі, а створені людиною, але беруть участь у живій системі, швидше завдасть шкоди.

Одним із найдивовижніших фактів у хімії живих речовин є те, що для будь-якої органічної субстанції, виробленої живими істотами, в природі є фермент, здатний цю субстанцію розкласти. Тому, коли людина синтезує нову органічну сполуку, яка за структурою значно відрізняється від природних речовин, цілком імовірно, що для неї немає розкладального ферменту, й ця речовина «накопичується». Другий закон допомагає зрозуміти, які наслідки матиме таке накопичення [10; 14].

**Закон четвертий:** ніщо не дається задарма. «Глобальна екосистема де єдине ціле, в межах якого ніщо не може бути виграно або втрачено й яке не може бути об'єктом загального поліпшення: все, що вилучається з неї людською працею, має бути відшкодовано. Четвертий закон стверджує: природні ресурси не нескінченні.

Людина в процесі своєї діяльності бере у природи в «борг» частину її продукції, залишаючи під заставу ті відходи й ті забруднення, яким не може чи не хоче запобігти. Цей борг зростатиме доти, доки існування людства не опиниться під загрозою й люди сповна не усвідомлять необхідність усунення негативних наслідків своєї діяльності. Це усунення потребуватиме дуже великих затрат, які й стануть сплатою цього боргу [16].

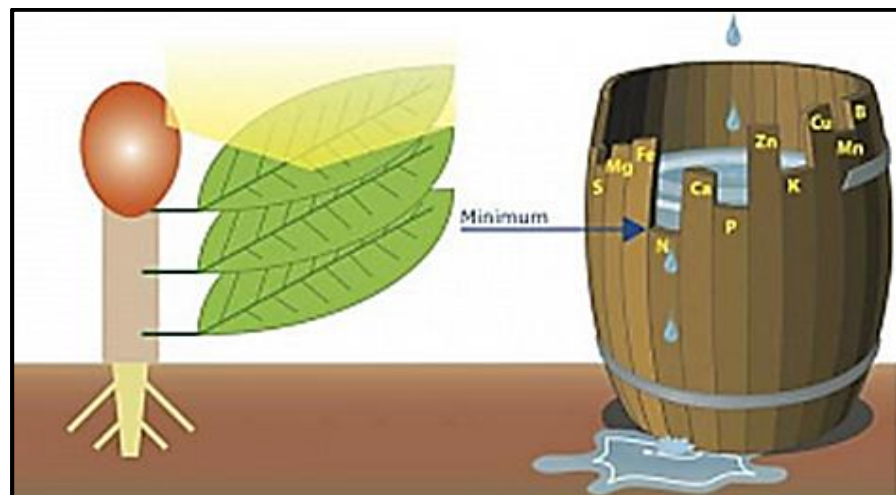
**Основні екологічні закони:**

- **Закон мінімуму (закон Лібіха)**

## ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”

- **Закон толерантності (закон Шелфорда)**
- **Закон (принцип) видлучання Гаузе**
- **Закон оптимуму**

**Закон лімітуючого чинника (або закон мінімуму)** сформульований у середині ХІХ ст. німецьким фізіологом і хіміком Ю. Лібіхом, який вивчав вирощування рослин на штучних субстратах. Він встановив, що результуючу витривалість особини визначає найслабша ланка її потреб, тобто той чинник, значення якого потрапляє у зону пригнічення або й смерті (рис. 8.1). Практичне застосування закону Лібіха має насамперед в агрономії. Фактична врожайність визначається кількістю в ґрунті того елемента, потреби рослин в якому задовольняються найменшою мірою **(де тонко, там і рветься!)** [23].



**Рис. 8.1. Бочка Лібіха**

Закон мінімуму добре виконується лише в незмінних умовах перебування особини. Правильне і своєчасне визначення лімітуючого чинника надзвичайно важливе для складання точного екологічного прогнозу, для своєчасного уникнення проблем.

**Закон рівнозначності чинників середовища** стверджує, що всі життєво необхідні екочинники однаково важливі, не можна обминати чи ігнорувати жодного з них. На жаль, у своїй практичній діяльності людина часто не враховує вимог цього закону. Прикладом може бути застосування у рільництві дедалі

Розділ 8.  
**ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-  
МІКРООРГАНІЗМ”**

---

потужніших і важчих машин. Їх використання ущільнювало ґрунт, порушувало умови руху води, а отже, живлення рослин. Тепер для усунення цього шкідливого явища машини обладнують великою кількістю широких коліс, щоб зменшити їх тиск на ґрунт до прийняттого значення [15; 21].

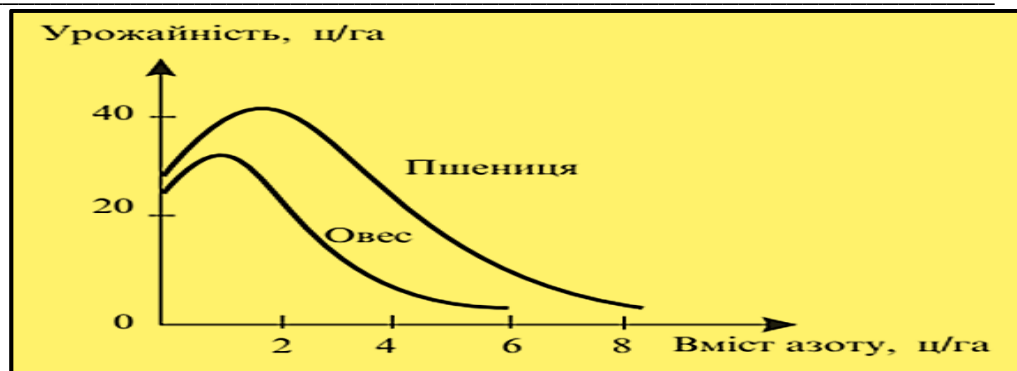
**Закон сукупної (спільної) дії чинників середовища** є певним розширенням і уточненням закону мінімуму (Ю. Лібіха). Згідно з цим законом, фізіологічна активність особини (наприклад, результуючий врожай на полі) залежить не лише від одного (навіть і лімітуючого чинника), а від повної сукупності всіх екологічних чинників одночасно. Це означає, що відбувається своєрідна **комбінація впливів**, що істотно ускладнює роботу науковців, змушує їх виконувати щоразу точніші дослідження й широко залучати математичні методи та комп'ютери [6; 23].

Дослідження свідчать, що ефективність впливу кожного окремого екочинника (його «вага» або коефіцієнт дії) неоднакова і її можна визначити дослідним способом. Особливо ретельно і точно досліджено вплив чинників на врожайність, бо крім основних чинників (температура, освітлення, опади, вміст у ґрунті азоту, фосфору і калію) враховувалися додаткові (наприклад, наявність мікроелементів живлення, кількості шкідливих сполук тощо) [6].

Виявилася помилковою думка про те, що чим більше елементів живлення в ґрунті, тим вищий урожай. Одночасність і спільність дії екочинників, змінність потреб рослини на різних стадіях її розвитку зумовляють існування певної найефективнішої кількості життєво необхідних речовин у ґрунті. Прикладом цього є криві на рис. 8.2, які показують залежність середнього врожаю пшениці і вівса від рівня забезпеченості рослин азотом. Застосування цього закону аутоєкології має величезне практичне значення [23].

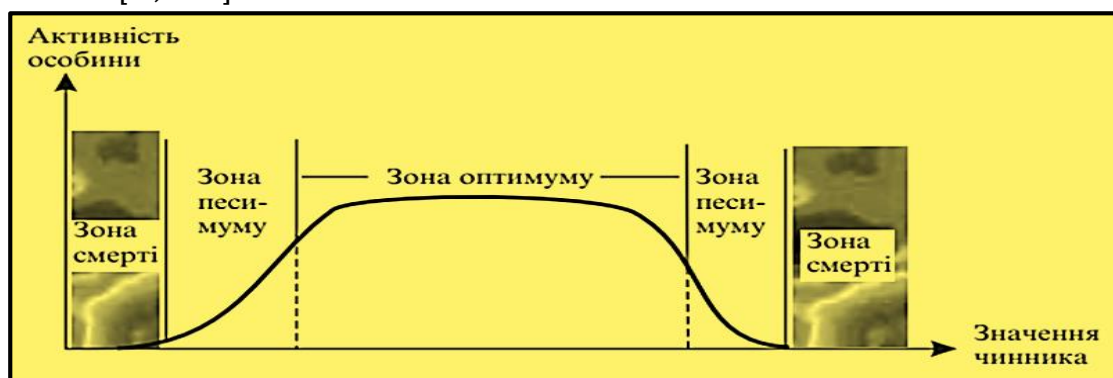


Розділ 8.  
**ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”**



**Рис. 8.2. Вплив маси добрив на врожайність**

Кожний екологічний фактор впливає на живі організми позитивно чи негативно, залежно від сили прояву його дії. Сприятливу силу впливу фактора, тобто таку, що забезпечує найкращі або оптимальні умови життєдіяльності особин, називають зоною оптимуму екологічного фактора. Будь-яке відхилення від оптимуму негативно впливає на розвиток організмів. Чим більші ці відхилення, тим сильніше пригнічується життєдіяльність організмів. Мінімальні і максимальні значення екологічного фактора є критичними – за їх межами життя вже неможливе. В екології цей принцип названо **законом оптимуму**. Сутність закону біологічної стійкості можна проілюструвати у вигляді графіка (рис. 8.3). Якщо на ньому по вертикалі відкласти фізіологічну активність особини (швидкість росту, розмноження тощо), а по горизонталі – значення довільного з важливих чинників (температуру, вологість чи інші), то легко виявити зону **оптимуму** – інтервал сприятливих (оптимальних) значень цього чинника [7; 26].



**Рис. 8.3. Графічне зображення закону біологічної стійкості**

**ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”**

Поza зоною нормальної життєдіяльності лежить зона *песимуму*, де активність більшою або меншою мірою пригнічується (припиняється розмноження, гальмується ріст тощо). Часто зону пригнічення називають зоною екстремальних умов. Рухомі істоти намагаються покинути такі некомфортні умови і знайти сприятливіші. Втім, людина для тренування чи випробування себе може свідомо робити протилежне і підніматися на захмарні вершини або пірнати на сотню метрів. За зоною *песимуму* розміщується зона смерті. Тривале перебування у цій зоні закінчується загибеллю особини.

Отже, кожен організм має свої межі, які коливаються між мінімумом та максимумом, тобто оптимум, котрий забезпечує існування організму. У кожного виду є свої межі [18].

Природним обмежуючим чинником існування організму може бути як мінімальний, так і максимальний екологічний вплив, діапазон між якими визначає ступінь витривалості (толерантності) організму до цього чинника.

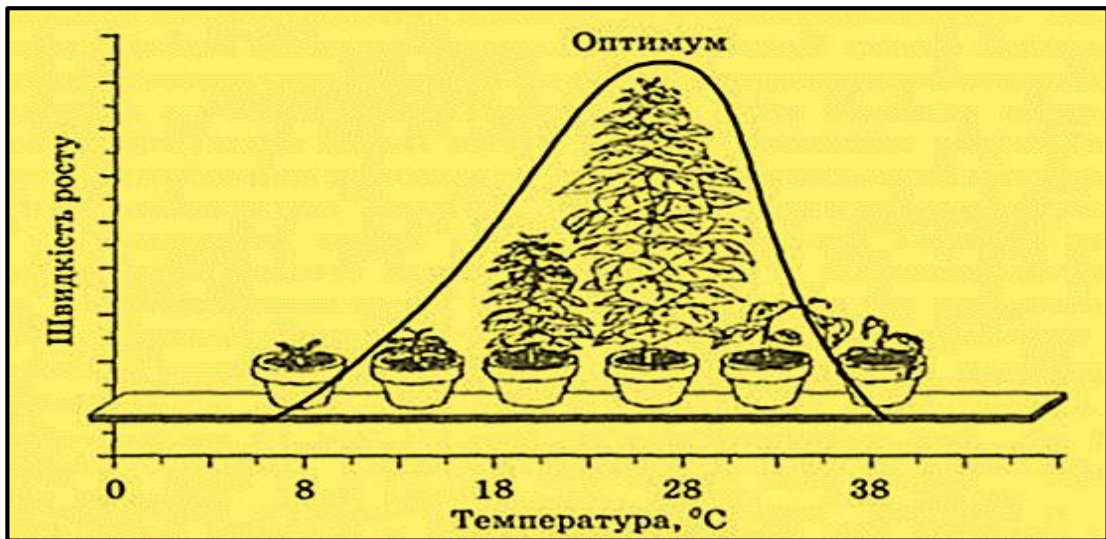
Ю. Одум (1975) вводить низку доповнень до закону Шелфорда, які стосуються неоднорідності впливу екологічних факторів та реакції на них живих організмів:

- ✓ організмам властивий як широкий діапазон толерантності до одного фактора, так і вузький до іншого;
- ✓ організми із більшим діапазоном толерантності, як правило, широко розповсюджені;
- ✓ якщо умови існування, визначені одним екологічним фактором, змінюються за межі оптимуму, то змінюється і діапазон толерантності до інших екологічних факторів;
- ✓ у природі організми часто потрапляють в умови, далекі від оптимально встановлених у лабораторних експериментах;
- ✓ період розмноження, росту, як правило, є критичним, межі толерантності організму в цей час набагато вузьчі, ніж у дорослої особини [5].

Роз'яснення, надані Ю. Одумом, багато в чому допомагають за з'ясування причин неоднорідності отриманих результатів під час проведення екологічних досліджень. Отже, при будь-якому екологічному дослідженні є необхідність ретельного аналізу не

## ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”

тільки фізико-хімічних умов середовища або ступеня впливу живих організмів одне на одного, але і фаз існування організму. Наочно вплив оптимальних умов на ріст, розмноження та існування певних організмів можна продемонструвати на темпах розвитку і плодоношення сільськогосподарських культур залежно від температурних параметрів. Ті з них, які будуть вирощувати в оптимальних умовах, ростимуть швидше і дозріватимуть раніше за тих, які ростуть в умовах, близьких до критичних (рис.8.4) [10].

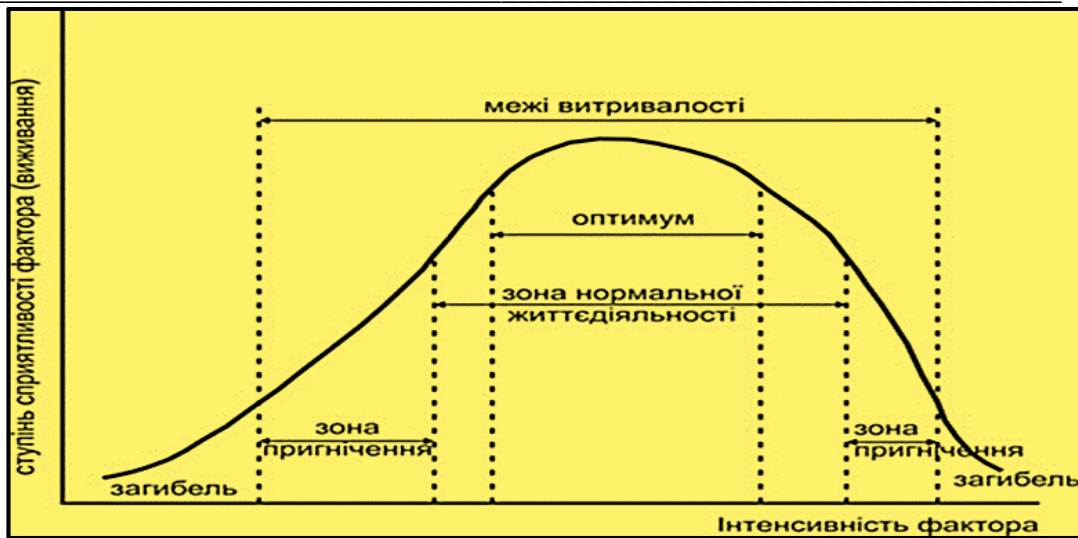


**Рис. 8.4. Ріст рослини щодо температури (Назарук, Сенчина, 2000)**

У центрі знаходиться зона оптимуму, яка є найсприятливішою для функціонування організму.

**Закон толерантності Шелфорда (1913).** Фактором, що лімітує процвітання організму (виду), може бути як мінімум, так і максимум екологічного впливу, діапазон між якими визначає величину витривалості (толерантності) організму до даного фактора (Віктор Ернест Шелфорд). Міра процвітання популяції залежно від інтенсивності чинника, що діє на неї, зображують у вигляді так званої кривої толерантності, яка зазвичай має дзвоноподібну форму з максимумом, який відповідає оптимальному значенню даного чинника [1].

## ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”



**Рис. 8.5. Крива толерантності**

В основу екологічної характеристики організмів покладено їх реакцію на вплив факторів середовища. Організм здатний вижити лише в діапазоні мінливості даного фактора, який ще називають амплітудою. Як дуже високі (максимальні), так і дуже низькі (мінімальні) значення факторів середовища можуть бути згубними для організму. Критичне значення даного фактора, вище або нижче якого організм не може існувати, називають критичною точкою. Між цими критичними значеннями і розташована зона екологічної толерантності (рис. 5) [6].

Однак при всьому цьому слід враховувати ще один етап вивчення сукупної дії факторів. У 1909 р. німецький агрохімік та фізіолог рослин

А. Мітчерліх провів після Лібіха низку дослідів і показав, що кількість урожаю залежить не тільки від якого-небудь одного (нехай навіть лімітуючого) фактора, але від усієї сукупності чинних факторів водночас. Ця закономірність була названа Законом ефективності факторів, але в 1918 р. Б. Бауле перейменував його в Закон сукупної дії природних факторів (тому іноді його називають Законом Мітчерліха-Бауле). Таким чином, встановлено, що в природі один екологічний фактор може діяти на інший. Тому успіх виду в навколишньому середовищі залежить від взаємодії факторів. Наприклад, підвищена

**ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”**

температура сприяє більшому випаровуванню вологи, а зменшення освітленості зумовлює зниження потреб рослин у цинку та ін. Цей закон може розглядатися як поправка до закону мінімуму Лібіха [2].

Схема стосунків у діапазоні екологічної толерантності була запропонована в 1924 р. німецьким екологом і зоогеографом Р. Гессе, який назвав її валентністю екологічних факторів. Варто зазначити, що крива, яка представляє екологічну валентність у межах зони толерантності, не завжди має симетричний вигляд із оптимальною зоною, розташованою в центрі. Наприклад, для прісноводних організмів оптимум знаходиться в нижній межі вмісту солі у воді, тоді як у морських організмів – на протилежному кінці мінливості фактора в зоні толерантності, де вміст солі найвищий [6].

**8.2. АУТЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ**

**Аутекологія (екологія видів, факторіальна екологія)** вивчає організм та умови його існування, онтогенез, розмноження, інші життєві функції в певних умовах природного або штучно створеного середовища. **Аутекологічні закони** відображають закономірності дії екологічних чинників на структуру, функції і розвиток організмів. До найвідоміших законів цієї групи окрім закону обмежувального чинника відносять ще: закон єдності середовища та організмів, закон оптимуму; закон компенсації екологічних чинників [24, 29].

**Закон єдності “організм – середовище”** життя розвивається в результаті постійного обміну речовиною й інформацією на базі потоку енергії в сукупній єдності середовища і організмів, що населяють це середовище. Інший допоміжний принцип стосується взаємозаміни факторів. Так, висока концентрація чи доступність якоїсь речовини або дія іншого фактора може змінити споживання мінімальної поживної речовини. Іноді трапляється так, що організм здатний замінити речовину, якої не вистачає, на іншу, хімічно близьку та достатньо представлену в навколишньому середовищі. Цей принцип ліг в основу [12].

## ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”

**Закону компенсації факторів** (Закон взаємозамінності факторів), який ще відомий за ім'ям автора Е. Рюбеля з 1930 р. Недостатня освітленість теплиці може бути компенсована або збільшенням концентрації двооксиду вуглецю, або стимулювальною дією деяких біологічно активних речовин (напр., гіберелінів - стимуляторів росту) (рис. 8.6) [5; 29].



**Рис. 8.6. Взаємозаміна факторів**

Однак при цьому не варто забувати про існування **Закону незамінності фундаментальних факторів (або Закону Вільямса, 1949)** [10]. Згідно з ним повна відсутність у довкіллі фундаментальних екологічних факторів (світла, води, двооксиду вуглецю, поживних речовин) не може бути замінена (компенсована) іншими факторами.

Лімітуючим (обмежувальним) фактором, як з'ясувалося в подальшому, може бути не тільки той, який знаходиться в мінімумі, а навіть і той, що наявний у надлишку (верхня доза толерантності). І мінімальна, і максимальна дози якогось фактора (на межі толерантності) обмежують сприйняття оптимальних доз інших факторів. Тобто будь-який дискомфортний фактор не сприяє нормальному сприйманню інших оптимальних факторів.

### 8.3. ДЕМЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ

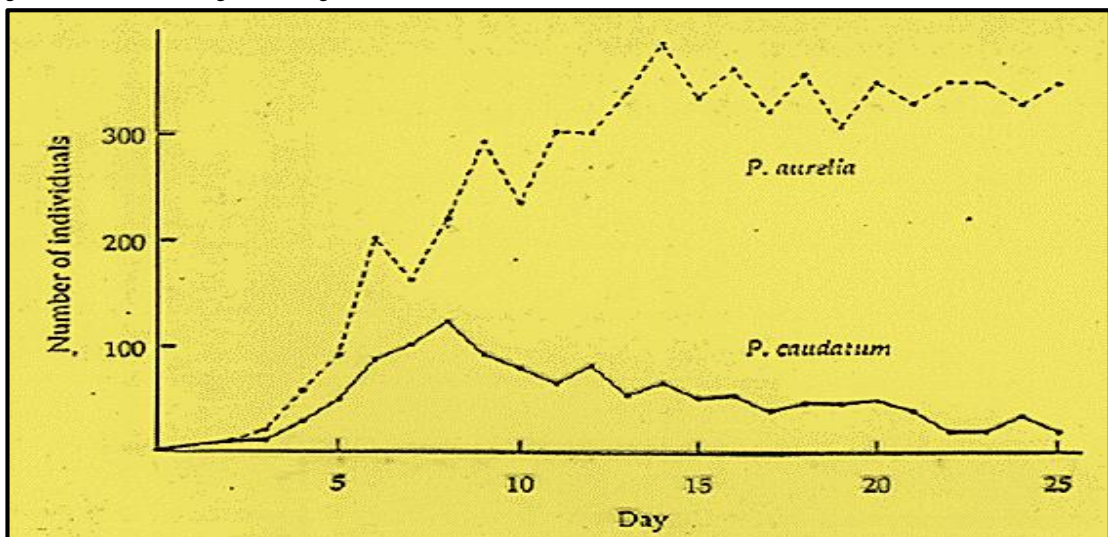
**Демекологія (екологія популяцій)** досліджує властивості популяцій у конкретних умовах їх існування, динаміки, адаптації до природного середовища, внутрішньо- і міжвидові взаємовідносини; вивчає динаміку розвитку популяцій, їхні

## ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”

механізми саморегуляції, формування адаптацій. **Демекологічні закони** – це закономірності екологічних явищ на рівні популяцій та видів. Закон обмеженого росту, закон Гаузе, правило Бергмана, правило Аллена є прикладами законів популяційної екології [18].

**Закон обмеженого росту закон сформульований Чарлзом Дарвіном у праці «Походження видів» (1859):** "не існує жодного винятку з правила, за яким будь-яка органічна істота природно розмножується в настільки швидкій прогресії (геометричній), що, якби вона не піддавалася винищуванню, потомство однієї пари дуже скоро заповнило б усю земну кулю" [6].

**Закон Гаузе або принцип конкурентного витіснення** твердження в популяційній екології, що полягає в неможливості стабільного співіснування двох видів, що конкурують за однаковий набір ресурсів за умови незмінності екологічних факторів. Згідно з цим принципом, один з таких видів завжди буде мати перевагу над іншим, що за деякий час призведе до витіснення суміжного виду або до його еволюційного переходу в іншу екологічну нішу.



**Рис. 8.7. Конкурентне витіснення двох видів інфузорій**

Еколог Георгій Францевич Гаузе сформулював свій закон конкурентного витіснення, базуючись на результатах лабораторних спостережень за конкуренцією двох видів

**ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”**

інфузорій (*Paramecium aurelia* та *Paramecium caudatum*). Протягом лаг-фази (період затримки в розмноженні мікроорганізмів) *Paramecium aurelia* стабільно витісняла інший вид аж до його повного зникнення з середовища. При цьому експериментатор щодня додавав в середовище свіжу воду та забезпечував постійний приток харчових ресурсів. З іншого боку, Гаузе зміг домогтись виживання *Paramecium caudatum*, змінюючи параметри навколишнього середовища іншим чином. Це демонструє, що закон Гаузе в повною мірою виконується тільки за умови стабільного стану екосистеми (рис. 8.7) [28].

**Закон оптимальності породжує правило Бергмана:** у межах біовиду, поширеного від тропіків до Полярного кола, маса і розміри особин збільшуються при переході від дуже теплих зон життя до дуже холодних. Наочними прикладами є пінгвіни, крачки та інші птахи, ведмеді, дельфіни [4].

**Правило Гессе** – правило, згідно з яким особини популяцій у північних районах мають відносно більшу масу серця порівняно з особинами південних місць існування. Це й зрозуміло – велика інтенсивність обміну і необхідність підтримувати відносно постійну температуру тіла за більш низьких температур вимагає кращого кровопостачання. А для цього потрібний більш потужний серцевий м'яз. Є ніби доповненням до **правила Бергмана** [5].

**Правило Аллена:** придатки до тіла тварини (вуха, хвости, лапи) порівняно тим менші, чим нижча навколишня температура. Вуха у фенека (лисичка пустель) набагато більші, ніж у звичайної лисиці. Зовсім короткі вуха і хвіст мають песці, які змушені переносити заметілі і страшенні морози сибірської і канадської тундри [5].

**Правило Глогера** говорить про те, що види тварин, які мешкають у теплих та вологих зонах, мають інтенсивнішу пігментацію тіла (найчастіше чорну або темно-коричневу), ніж мешканці холодних та сухих областей.

Це правило було запропоноване К. Глогером (1833). Вважають, що така особливість забарвлення дає змогу акумулювати тваринам достатньо велику кількість тепла [9].



## ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”

### 8.4. СИНЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ

**Синекологія (екологія біоценозів, біогеоценологія)** вивчає різноманітні угруповання рослин, тварин, грибів, мікроорганізмів, трофічні зв'язки між ними, форми співіснування. **Синекологічні закони, або закономірності функціонування біоценозів й угруповань.** Це закон обмеженості (вичерпності) природних ресурсів, правило екологічного дублювання, правило «метаболізм і розміри особин» (правило Ю. Одума) [24].

**Закон обмеженості (вичерпності) природних ресурсів планета** є природно обмеженим цілим, на ній не можуть існувати безконечні частини. Якщо швидкість споживання природного ресурсу менша за швидкість його відтворення, то створюється ілюзія його невичерпності (напр., прісноводні запаси деяких регіонів). До них також відносять енергетичні ресурси води, вітру, де сонячна енергія практично є невичерпним джерелом корисної енергії.

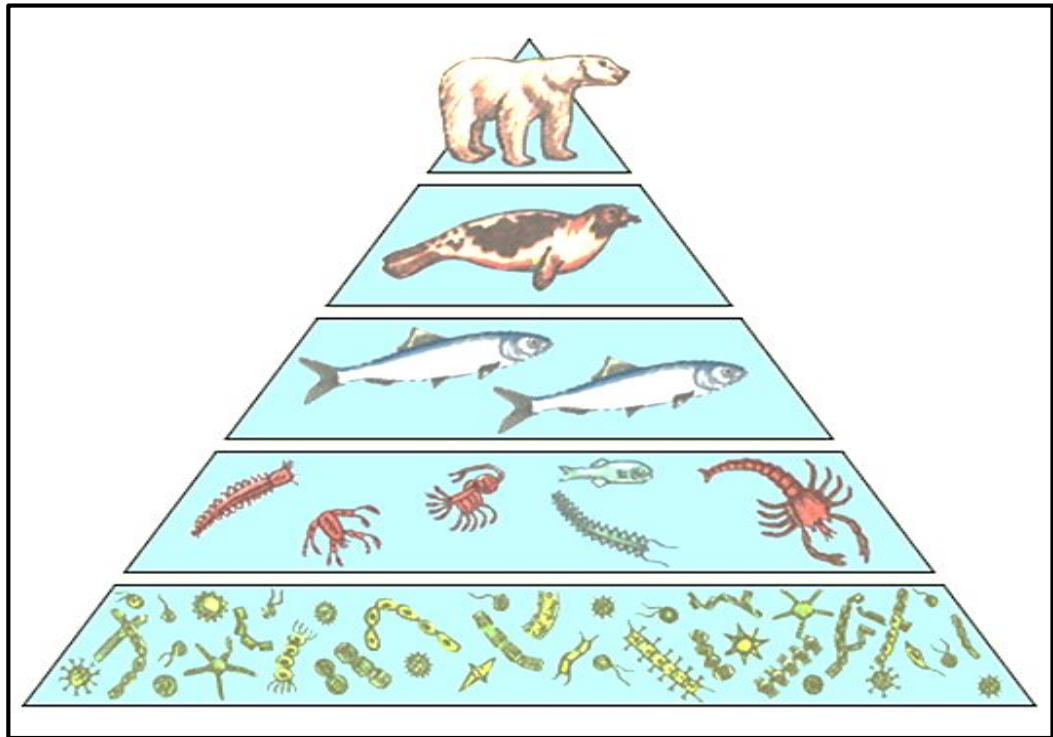
Згідно з **правилом екологічного дублювання:** зникаючий або знищений вид живого в рамках одного рівня екологічної піраміди замінюється іншим, аналогічним за схемою: дрібний змінює крупного, еволюційно нижче організований – більш високоорганізованого, більш генетично лабільний та мутабільний – менш генетично мінливого. Оскільки екологічна ніша в біоценозі не може пустувати, екологічне дублювання відбувається обов'язково. Тому, приміром, ми бачимо, як знищуваних копитних у степу замінюють гризуни, а в ряді випадків і рослиноїдні комахи.

**Правило «метаболізм і розміри особин» (Ю. Одума)** «Дрібніші наземні організми з високим метаболізмом створюють відносно меншу біомасу, ніж великі, оскільки порівняно з останніми, більш значна частина їх енергії іде на підтримку обміну речовин, а у теплокровних – постійної температури тіла» [25].

### 8.5. ЕКОСИСТЕМОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ

## ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”

Відображають закономірності існування екосистем та їхні взаємозв'язки. Наприклад, правило екологічної піраміди (правило 10 %), відповідно до якого маса організмів наступного трофічного рівня становить 10 % від маси попереднього [11].



**Рис. 8.8. Правило екологічної піраміди**

**Закон еволюційно-екологічної незворотності** своїм нормативним змістом поєднаний із законами внутрішньої динамічної рівноваги та екологічної кореляції. Згідно з ним, екосистема, яка втратила частину своїх елементів або замінена іншою екосистемою внаслідок дисбалансу екологічних компонентів, тобто в якій втрачені старі, а натомість виникли нові функціональні зв'язки і сформована нова пристосованість видів – нова кібернетична пам'ять, не може повернутися до свого первинного стану в процесі природної сукцесії. Цей закон фактично відображає загальну спрямованість біотичної еволюції і підтверджується незворотними її наслідками від архею до наших днів (Голубець, 1997) [13].

Поряд із названими, заслуговують на увагу **чотири закони екодинаміки Ю. Голдсмита**. Перший із них – закон збереження інформаційної та соматичної структури біосфери.

**ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”**

Згідно з М.Ф. Реймерсом (1994), він співзвучний із законом фізико-хімічної єдності і постійної кількості живої речовини В.І. Вернадського. **Другий закон** екодинаміки визначає нормою – стремління до клімаксу, підсилює закони послідовності фаз розвитку і сукцесійного сповільнення на стадії ендегенезу екосистем [11].

**Третім є закон екологічного порядку, або екологічного мутуалізму**, названий М.Ф. Реймерсом (1994) «законом упорядкованості заповнення простору і просторово-часової визначеності: заповнення простору всередині природної системи через взаємодію між її підсистемами впорядковане таким чином, що дозволяє реалізовуватися гомеостатичним властивостям системи з мінімальними суперечностями між її частинами».

Згідно з цим законом, будь-який випадково чи штучно внесений людиною в систему чужий компонент буде елімінований нею, або на підтримання його існування в системі будуть потрібні додаткові енергетичні засоби [5].

**Четвертий закон Ю. Голдсмита** – це закон самоконтролю і саморегуляції живого, який констатує, що живі системи здатні до самоконтролю і саморегулювання в процесі їх адаптації до змін в навколишньому природному середовищі.

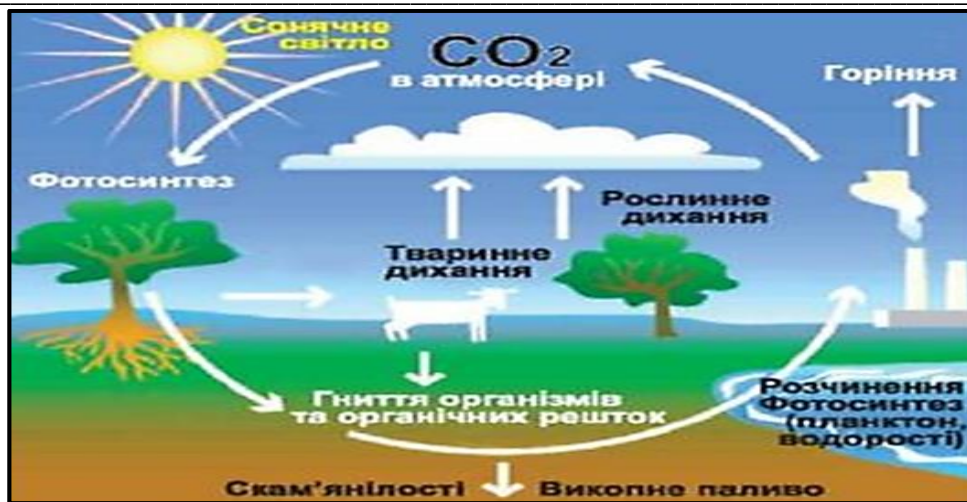
Самоконтроль і саморегуляція забезпечуються в процесі боротьби за існування, природного добору, адаптації систем і підсистем, широкої коеволюції, а також самопідтримання і самоформування системою свого внутрішнього абіотичного середовища (Реймерс, 1994).

Застосовуючи екологічні закони, людство зможе подолати одну з глобальних криз сучасності – екологічну [14].

**8.6. БІОСФЕРОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ**

Низку законів, пов'язаних з функціонуванням живої речовини і біосфери, запропонував В.І. Вернадський. Це закон біогенної міграції хімічних елементів, закон єдності живої речовини, закон ноосфери (рис. 8.9).

## ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”



**Рис. 8.9. Кругообіг Карбону в біосфері**

**Закон біогенної міграції:** міграція хімічних елементів на земній поверхні та в біосфері загалом здійснюється під переважаючим впливом живої речовини. Жива речовина або бере участь у біогеохімічних процесах безпосередньо, або створює відповідне, збагачене киснем, вуглекислим газом, водою, азотом, фосфором та іншими речовинами, середовище власного існування. Розуміння всіх хімічних процесів, що відбуваються в земних оболонках (геосферах), неможливе без урахування дії біогенних факторів, зокрема еволюційних [16; 17].

Застосування екологічних законів у практичній діяльності людина має освоїти кілька принципів:

- принцип оновлення ресурсів – людина має використовувати такі ресурси й у такій кількості, щоб відбувалося їх поступове відновлення внаслідок природних процесів;
- принцип цілісності природи – вплив на якийсь елемент природи позначається на її інших складниках, оскільки всі елементи й процеси природи нерозривно пов'язані між собою;
- принцип рециклічності, або повторне багаторазове використання найважливіших речовин, оскільки в природі є й невідновні ресурси;
- принцип завбачливості – людина має передбачати наслідки впливу на природу, запобігати виникненню та розвитку негативних змін.

**ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”**

Основними галузями застосування екологічних закономірностей є сільське господарство, рибне господарство, лісова промисловість, охорона природи. Так, для вирощування рослин необхідними є знання закономірностей впливу екологічних чинників, для розведення тварин - знання популяційних закономірностей, створення штучних екосистем має відбуватися на основі законів [19; 27].

**8.7. КОНЦЕПЦІЯ РЕГУЛЯЦІЇ ФІТОПАТОГЕННИХ МІКРООРГАНІЗМІВ В АГРОФІТОЦЕНОЗАХ**

За умов антропогенного навантаження на агроценози, шляхом нераціонального застосування пестицидів, зростають темпи поширення фітопатогенних грибів, утворюються їхні резистентні форми з посиленою агресивністю, які призводять до епіфітотійного розвитку хвороб культурних рослин та істотного зниження якості рослинної продукції. Тому у світі дедалі більше уваги приділяють органічному виробництву, за якого відбувається регуляція фітопатогенних мікроорганізмів в агроценозах.

Велике теоретичне і практичне значення має вивчення механізмів і чинників, що зумовляють швидкість формування природних екотипів грибів-паразитів. Спрощення багатьох екосистем перешкоджає їхньому оптимальному функціонуванню та стабільності, що призводить до погіршення біологічної безпеки в агроценозах та до стимулювання фенотипової мінливості патогенних грибів унаслідок контакту зі стійкими сортами культурних рослин. Отже, розуміння механізму взаємодії «рослина-живитель-патоген» за впливу технологій вирощування рослин розкриває шляхи створення бази знань із динаміки накопичення інфекційного матеріалу в агрофітоценозах.

У 2016–2023 рр. в Інституті агроєкології і природокористування НААН розроблено систему показників оцінки сорту, як біотичного чинника тиску на мікобіом ризосфери культурних рослин та їх вегетативних органів: а саме на швидкість радіального росту міцелію та інтенсивність споруляції мікроміцетів, їх агресивність, патогенність та

## ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”

фітотоксичність; а також на щільність фітопатогенних мікроміцетів у ризосфері, вегетативних органах та насінні протягом онтогенезу рослин та під час зберігання насінневого матеріалу, як чинників біологічного забруднення агроєкосистем та зниження біобезпеки рослинної продукції.

Для зниження біоекологічних ризиків, зумовлених біологічним забрудненням упродовж періоду вегетації і зберігання рослинної продукції, особливо за органічного виробництва, визначено екологічно стабільні та пластичні сорти, які характеризуються груповою стійкістю до патогенів грибною і бактеріальною етіологій.

Отже, за останні тридцять-сорок років екологія стала багатогранною комплексною наукою, головною метою якої є розробка наукових основ порятунку людства і середовища її існування – біосфери планети, раціональне природокористування і охорона природи. Тому наразі, коли екологічним вихованням охоплено всі маси населення на планеті, знання екологічних законів допоможе людству знайти правильні шляхи до виходу з екологічної кризи.

Усі вище наведені закони екології слугують фундаментальною базою знань, які дадуть змогу виражено, обдуману передбачити далеку перспективу.

### ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ



1. Що таке екологічні закони?
2. Охарактеризуйте закони Баррі Коммонера. В якій книзі він їх представив?
3. Які основні екологічні закони вам відомі? Яке їхнє значення?
4. Що таке зона оптимуму?
5. Що Вам відомо про принцип конкурентного витіснення?
6. Що таке синекологія? Які основні закони вона вивчає?

### ЛІТЕРАТУРА ДО РОЗДІЛУ 8

**ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”**

1. *Аллабі М.* “Закон толерантності Шелфорда.” Словник зоології. Отримано 26 червня 2020 року з Encyclopedia.com: encyclopedia.com.
2. *Аніщенко В.О.* Навчальний посібник з екології, економіки природокористування та екологічного менеджменту. Чернігів, Європ. ун-т, Чернігівська філія, 2007. 132 с.
3. *Білявський Г.О.* Основи екології : підруч. для студ. вищих навч. закл. Київ. Лібра, 2004. 368 с.
4. *Бойчук Ю.Д.* Екологія і охорона навколишнього середовища: Навч. посіб. Суми. Університетська книга, 2002. 284 с.
5. *Бровдій В.М., Гаца О.О.* Закони екології: навч. посіб. Київ. Освіта України, 2007. 384 с.
6. *Бедрій Я.І.* Основи екології та охорона навколишнього природного середовища: навч. посіб. Київ. ЦУЛ, 2002. 248 с.
7. *Бойчук Ю., Шульга М., Цалін Д., Дем'яненко В.* Основи екології та екологічного права: навч. посіб.; за ред. Бойчука Ю., Шульги М. Суми. Університетська книга, 2004. 351 с.
8. *Бондар О.І., Барановська В.Є., Єресько О.В. та ін.* Екологічна освіта для сталого розвитку у запитаннях та відповідях: науково-методич. посіб. для вчителів; за ред. О.І. Бондаря. Херсон. Вид. Грінь Д.С., 2015. 228 с.
9. *Волошина Н.О.* Загальна екологія та неоекологія. Опорний конспект лекцій. НПУ ім. М.П. Драгоманова. Київ, 2014. 168 с.
10. *Гандзюра В.П.* Екологія: навч. посіб. 2-ге вид., переробл. і доп. Київ. ТОВ «Сталь». 2009, 375 с.
11. *Голубець М.А.* Екосистемологія. Поллі. Львів, 2000. С. 316.
12. *Джигирей В.С.* Екологія та охорона навколишнього природного середовища: навч. посіб. 2-ге вид., стер. Київ. Т-во «Знання», 2002. 203 с.
13. *Добрянська Л.О., Жарова Л.В., Хлобистов Є.В.* Стратегічний потенціал екологічної безпеки: технологія економічного зростання: [монографія]; за наук. ред. проф. Хлобистова Є.В. Український бестселер. Львів, 2012. 284 с.
14. *Злобін Ю.А., Кочубей Н.В.* Загальна екологія: навч. посіб.. Суми. ВТД „Університетська книга”, 2003. 416 с.
15. *Кучерявий В.П.* Загальна екологія. Львів. Світ, 2010. 520 с.

**ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-МІКРООРГАНІЗМ”**

- 
16. Назарук М.М., Койнова І.Б. Екологічний менеджмент. Запитання та відповіді: навч. посіб. Львів. Еней, 2004. 216 с.
17. Сонько С.П. Агроекосистема як екологічна ніша людини. Збірн.наук.праць Уманського ДАУ. 2009. Ч.1. Агрономія. Вип. 71. Умань, С. 188–199. URL: <https://www.udau.edu.ua/assets/files/zbirniki/papers/sonko/Agroecosystema.pdf>.
18. Федряк М.М., Москалик Г.Г. Основи екології: навч. посіб. Чернівці. ЧНУ. 2009. 336 с.
19. Шмандій В.М., Клименко М.О., Голік Ю.С. Екологічна безпека: підруч. Херсон, Олді-плюс. 2013. 366 с.
20. Шматько В.Г., Нікітін Ю.В. Екологія і організація природоохоронної діяльності. Київ. Національна академія управління, 2006. 304 с.
21. Bengtsson J., Ahnström J., Weibull A. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: A meta-analysis. *J Appl. Ecol.*, 2005. 42 p.
22. Crona B., Hubacek K. Social network analysis in natural resource governance. Special Feature. *Ecology and Society*, 2010. Vol. 15(4). P. 5.
23. Gorban N., Radulescu O. Chapter 3 Dynamic and Static Limitation in Multiscale Reaction Networks, Revisited. *Advances in Chemical Engineering*, 2008. Vol. 34. P. 103–173. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0065-2377\(08\)00003-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2377(08)00003-3).
24. Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge, D.M., Loreau M., Naeem S., et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol Monogr*, 2005. Vol. 75. P. 3–35. DOI: <https://doi.org/10.1890/04-0922>.
25. Mojtaba K. 'Environmental Damage in the Practice of the UN Compensation Commission' in Michael Bowman and Alan Boyle (eds.). Environmental Damage in International and Comparative Law: Problems of Definition and Valuation Oxford. *Oxford University Press*, 2002. P. 129–39.



**ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ СИСТЕМИ “РОСЛИНА-  
МІКРООРГАНІЗМ”**

---

26. *Parmesan C.* Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2006. Vol. 37. P. 637–669.
27. *Fusco G., Minelli A.* Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 2010. Vol. 365 (1540). P. 547–556. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0267>.
28. *Schkade J.K., Schultz S.* Occupational Adaptation in Perspectives, Ch. 7 in: *Perspectives in Human Occupation: Participation in Life*, By Paula Kramer, Jim Hinojosa, Charlotte Brasic Royeen (eds). *Lippincott Williams-Wilkins, Baltimore*, 2003. P. 181–221.
29. *Walter G., Hengeveld. R.* Autecology: Organisms, interactions and environmental dynamics. FL: CRC Press. Boca Raton, 2014. P. 484. DOI: <https://doi.org/10.1201/b16805>.

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ ОРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

Мікроорганізми є у ґрунті, повітрі, воді, тваринних та рослинних організмах, кормах, предметах побуту, навіть у льодах Крайньої Півночі, вершинах Евересту, пустелях, глибинах морів та океанів, гарячих джерелах із температурою близько 100°C та в космосі. Вони засвоюють і змінюють поживні субстрати, органічні та мінеральні сполуки, беруть участь у створенні і руйнуванні гірських порід, накопиченні покладів корисних копалин [14; 3]. Умови довкілля мають велике значення для життєдіяльності мікроорганізмів. Чим сприятливіші вони, тим інтенсивніше розвиваються мікроорганізми, і навпаки. Отже, надлишок або нестача вологи, низька або висока температура, освітлення, радіоактивне випромінювання, наявність поживних речовин обумовлюють відповідний темп розвитку мікроорганізмів [37; 16].

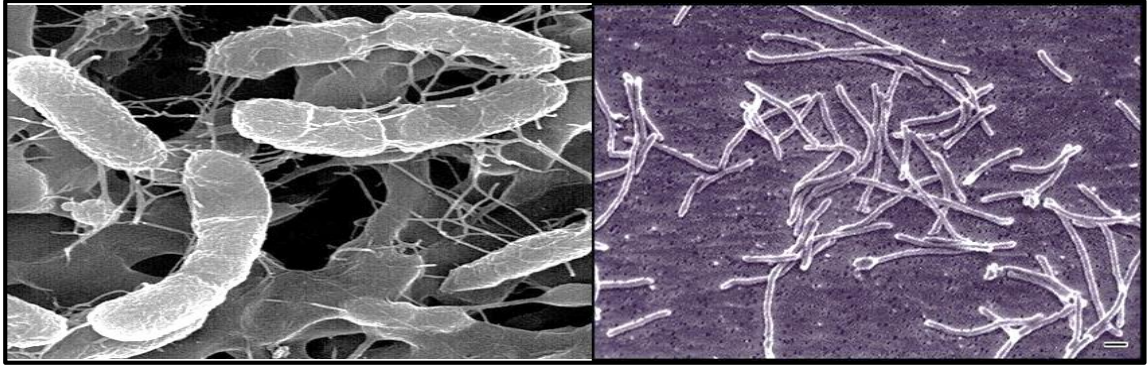
### 9.1. ЖИТТЄДІЯЛЬНІСТЬ МІКРООРГАНІЗМІВ ПІД ВПЛИВОМ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ СЕРЕДОВИЩА

Певні фактори середовища можуть по-різному впливати на мікроорганізми, пригнічуючи їх життєдіяльність або викликаючи загибель популяції мікроорганізмів. Залежно від цього всі фізичні й хімічні фактори підрозділяють на мікробостатичні й мікробоцидні. Фактори зовнішнього середовища, які повністю або частково пригнічують ріст і затримують розвиток мікроорганізмів належать до **мікробостатичних**. **Мікробоцидні** фактори викликають загибель мікроорганізмів. Залежно від концентрації або дози діючого агента, тривалості контакту й виду мікроорганізмів той самий фактор може виявляти як мікробостатичну, так і мікробоцидну дію. Отже, позитивний або негативний ефект діючого фактора зумовлений як природою самого фактора, так і властивостями мікроорганізму [23].

Мікроорганізми зустрічаються в найрізноманітніших екологічних нішах. Так, деякі види бактерій (*Bacillus submarinus*) здатні існувати в океанах на глибині понад 5000 м, витримуючи гідростатичний тиск понад  $3,1 \cdot 10^8$  Па, екстремальні термофільні

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

бактерії *Thermus aquaticus* виділяються з води й мулу гарячих джерел, температура яких досягає 92°C, крайні галофільні бактерії виявлені у воді Мертвого моря (рис. 9.1) [27].



**Рис. 9.1. Термофільні бактерії *Bacillus submarinus* та *Thermus aquaticus***

Усі чинники зовнішнього середовища, які впливають на розвиток мікроорганізмів, можна розподілити на три основні групи: фізичні, хімічні і біологічні. До фізичних факторів належать: волога, температура, концентрація розчинених речовин, світло та інші форми променевої енергії, радіохвилі, ультразвук [55; 22].

### 9.2. ВОЛОГІСТЬ ЯК ФАКТОР ВПЛИВУ НА ЖИТТЄДІЯЛЬНІСТЬ ОРГАНІЗМІВ

Вода є найбільш рухомим хімічним сполученням на земній кулі. Вона існує практично повсюдно і відіграє важливу роль кліматоутворювального фактора, будучи основною частиною середовища і живих організмів. Загальна кількість води, яка знаходиться на Землі постійна. Чимала частина води зосереджена у рідкому стані в океанах і морях. Материки одержують воду у вигляді атмосферних опадів. Частина з яких випаровується, частина вбирається ґрунтами, а частина у вигляді поверхневого стоку потрапляє спочатку у водні потоки, а після цього у моря і океани.

Оцінка кількості води, яка знаходиться у кругообігу на Землі може проводитися в об'ємних одиницях, міліметрах опадів, або у відсотках. Баланс водних ресурсів будується на припущенні, що вся кількість води, що надійшла з атмосферними опадами,

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

дорівнює кількості води випаровування з поверхні ґрунту і води [66].

Більша частина кругообігу води відбувається на просторах океанів. Річне надходження води з опадами тут, проте, менш, ніж втрати шляхом випаровування. Зворотна ситуація спостерігається на континентах, де вирівнювання водного балансу відбувається завдяки поверхневому стоку [19].

Гідросфера виробляє 84% водяного пару, який знаходиться в атмосферному кругообігу. Більша частина цього пару (76%) конденсується у вигляді дощів над океанами, інша частина (8%) переноситься на поверхню материків. Майже 2% водяного пару досягає океанів із поверхні материків. Половина цієї кількості входить до складу дощових хмар, утворюються над океанами. Опали над поверхнею океану менші випаровування (77%). Материк вологої зони дають лише 10% загального випаровування Землі, з яких 8% входить до складу локальних дощових хмар, 2% переноситься на поверхню сухих материків. Дощові хмари, що утворюються у вологій зоні, містять додатково 9% вологи, яка переноситься з океанів. Загальна кількість опадів в вологій зоні становить 17%. Суха зона доставляє з випаровуванням в атмосферу лише 6% води, з яких 4% потрібно на утворення локальних хмар, а 2% – додатково на воду, що надходить у цю зону ззовні. На суху зону материків випадає 6% опадів земної кулі [8].

Воду можна назвати тим фактором середовища, що відіграє особливо значущу роль у житті будь-якого організму. Історія виникнення і розвитку життя на землі тісно пов'язана з водою. Отже, будь-яка група організмів, що населяє Землю, споконвіку пов'язана з водою як зі середовищем існування. Перехід з води на сушу явище вторинне і для багатьох груп організмів не цілком закінчене. Так, наприклад павуки або земноводні несуть явні риси слабкої пристосованості до наземного способу життя.

В аспекті відношення організмів до води еволюція проходила у двох напрямках.

Перший із них **пойкілогідризм**. Ці організми, які здатні виносити значні коливання вологості середовища. Періоди засухи

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

такі організми зазвичай переживають у стані спокою і значного зневоднення власних тканин. У рослин, що мають такі адаптації, клітини позбавлені вакуолій, через що в процесі пересихання вони скорочуються значно менш, ніж ті, що мають нормально розвинені вакуолі [25].

Однак особливо різучі пристосування до пойкилогідричного способу життя є у деяких тварин. Так, наприклад, протоптер, риба, що мешкає у Західній Африці у районах, де дощовий сезон розпочинається у травні-липні і триває 2–3 міс., а іншу частину року стоїть засушливий період. Він мешкає в тимчасових водоймищах, де у дощовий час веде активний спосіб життя. З початком засушливого сезону у міру висихання водоймища протоптери починають готуватися до сплячки. Великі риби (довжиною до 90 см) розпочинають це робити, коли рівень води знижується до 10 см, а більш дрібні – коли шар води не перевищує 3–5 см. Зазвичай у таких водоймищах дно покрите м'яким мулом шаром у 2,5–5,0 см, а під ним лежить щільна глина з домішками піску. За допомогою рота риба, що готується до сплячки, занурюється в ґрунт, розташовується головою вгору і за допомогою ґрунту зачиняє вхідний отвір. У міру просихання ґрунту рівень води, що залишився у камері поступово падає і вона стає в'язкою від великої кількості слизу. Риба захищена коконом, що має надто тонку плівку 0,05–0,06 мм, яка утворюється при твердінні слизу (рис. 9.2).



**Рис. 9.2. Риба протоптер, яка здатна впадати у сплячку**

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

У протилежність усім іншим хребетним тваринам, що впадають у сплячку, протоптер, захищений у кокон, витрачає не жирові запаси, а свої мускульні тканини. Риби можуть проводити в сплячці до 6–9 місяців, втрачаючи при цьому до 20% маси тіла і на 10% зменшуючись у розмірах. З початком періоду дощів, водоймища, що пересохли, швидко наповнюються водою, і протоптери повертаються до активного життя [61].

Друге – **гомойгідризм**. Гомойгідричні організми пристосовані до постійного вмісту води в клітинах. У рослин у таких клітинах містяться великі вакуолі. Така структура клітин забезпечує високу біологічну продуктивність, але вимагає підтримки постійної кількості води. Якщо пересихання переходить, через де яке крайнє значення, то модифікації, що відбуваються в тканинах, набувають незворотного характеру, що призводить до загибелі організму. Дані організми зберігають свій водний баланс за допомогою екологічних і етологічних, а не фізіологічних адаптацій.

Роль води як екологічного фактора визначається її фізичними властивостями і рухом. Багато планктонних організмів володіє спеціальними пристосуваннями, що дозволять їм без будь-якої напруги утримуватися в зваженому стані у товщі води. Зменшення питомої ваги тіла досягається зменшенням розміру цих організмів або зникненням вапняних утворень (скелета, раковин), збільшенням числа жирових пухирчиків у протоплазмі, високим вмістом води у тканинах (понад 95% у медуз). Тому велика частина планктонних організмів, безбарвна і прозора. Збільшення поверхні тіла також сприяє плавучості [47].

Дослідження Бодуена (1964) дає змогу уточнити роль поверхневого натягіння для деяких членистоногих, які мешкають на поверхні водоймища [36]. Будь-яке членистоноге, що торкається води закінченнями своїх придатків, викликає її деформацію з утворенням угнутого меніска і складний перерозподіл сили, що діє в цій системі і дозволяє організму утримуватися на воді. Життя на поверхні води можливе лише для порівняльно дрібних тварин, бо вага росте пропорційно кубу розміру, а поверхня натягіння збільшується як лінійна величина.

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

Отже, у великих видів, площа доторкання з водою повинна збільшуватися. Саме так склалося у водомірки, звичайного мешканця стоячих водойм України, найбільш великого з членистоногих, які мешкають на поверхні води (рис. 9.3).



**Рис. 9.3. Водомірка, мешканець стоячих водойм**

Водомірка наступає на поверхню води лапкою разом із гомілкою. У цих тварин, що ковзають по поверхні води, тіло рухають передні і задні лапки, а середні кінцівки слугують веслами.

**Кислотність води.** На розподілі водних організмів нерідко відбивається і рН. Кислі води торфовища, сприяють розвитку сфагнових мохів, але в них надзвичайно рідкі молюски через відсутність вапна [28].

Риби загалом виносять рН від 5 до 9. При рН менш 5, можна очікувати їхню масову загибель, хоча окремі види здатні пристосуватися до рН 3,7. Продуктивність прісних водоймищ з рН нижче 5 різко знижена. Там, де рН вище 10, вода губельна для всіх риб. Максимальна продуктивність вод спостерігається з рН у межах 6,5–8,5. Паросфромени є вузькоспеціалізованими рибами, вони пристосовані до специфічних умов своєї екологічної ніші з екстремальними параметрами води та низьким рівнем освітлення і значення рН 3–4 [50].

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

**Рис. 9.4. Паросфромени – вузькоспеціалізовані риби**

**Текучі води.** До прісних вод відносяться стоячі води. У швидкому потоці часто зустрічаються бочаги, де вода буває спокійною. Рух води призводить до вирівнювання і зниження температури по всій її товщі, а також до води збагачення поживними речовинами і киснем.

Дуже багато тварин пристосувалися до боротьби з течією. Тварин, які здатні до швидкого плавання і долання сили течій, об'єднують в екологічну групу – нектон. Це риби, кальмари, дельфіни. З комах тут мешкають лише види, що мають зябра, і яким не потрібно підійматися на поверхню за киснем. Тіло риб у поперечному розтині майже кругле, а не стисле з боків, як у риб стоячих вод. У безхребетних тіло часто стисле у дорсовентральному (спинно-черевному) напрямку, що дає змогу їм мешкати під каменями або на каменях, де швидкість течії невелика [47].

Організми текучих вод мають також етологічні пристосування, найбільш цікавим з яких є реотропізм: тварина тримається головою назустріч течії і намагається подолати її. Існують організми, які ведуть прикріплений спосіб життя, наприклад асцидії (рис. 9.5). Їх тіло має вигляд мішка, оточеного щупальцями.



**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ****Рис. 9.5. Асцидії – прикріплений спосіб життя**

У морі хвилювання середовища особливо відчутно у приливно-відпливній зоні. Хвилі, котрі розбиваються об берег, чинять тиск, що досягає 3 кг/см<sup>2</sup>. Скелясті береги, на які заливається прибій, населені лише видами, що щільно утримуються на скелях [3].

Води біосфери дуже різноманітні щодо свого хімічного складу. Надто різні в них кількісні і якісні характеристики розчинених речовин (газів і мінеральних солей).

**Гази.** Основними газами, що підтримують біоту води, є кисень і вуглекислий газ. Інші, наприклад сірководень або метан, відіграють другорядну роль. Розподіл кисню у воді озера залежить від температури і перемішування шарів, а також від характеру і кількості організмів, що проживають в ньому. Об'єднуючи ці показники можна виділити три групи озер [20].

**Оліготрофні** – глибоководні озера. В їхній глибоководній зоні з низькою температурою підвищений вміст кисню, продуктивність низька, розпад загиблих тварин і рослин йде поволі. Вода у цих озерах блакитна і прозора. Риби представлені здебільшого лососевими, які потребують високого вмісту кисню.

**Еутрофні озера** – неглибокі і придонні води у них мають більш високу температуру. Вони відрізняються великою продуктивністю, інтенсивним розпадом, у результаті діяльності бактерій, що розкладають відмерлу органіку, зеленим кольором води. Риbam у цих озерах достатньо невеликої кількості кисню.

**Дистрофні озера** відрізняються від еутрофних високим умістом гумусових кислот, що роблять води кислими і надають їм

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

коричневий відтінок. Вони бідні трав'янистими фітоценозами і тваринним життям.

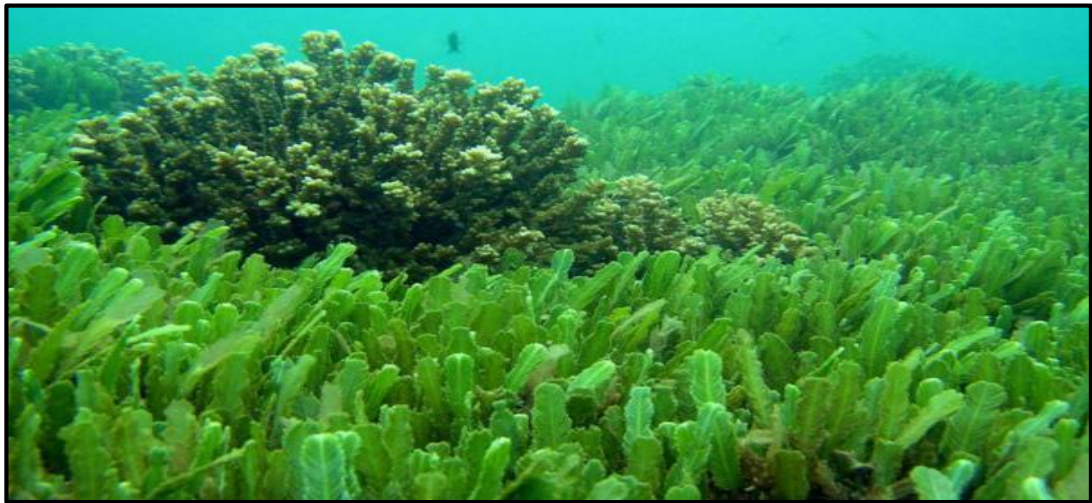
На відміну від наземних місць проживання, кисень у воді може виступати як фактор, що лімітує. Ступінь насичення води киснем пропорційна її температурі.

**Вуглекислий газ** розчиняється у воді в 35 разів у більшій кількості, ніж кисень і знаходиться там або в розчиненому стані, або у формі карбонатів лужних і лужноземельних металів. Морська вода є головним резервуаром вуглекислого газу, оскільки вона містить від 40 до 50 см<sup>3</sup> газу на 1 л, що в 15 разів перевищує його концентрацію в атмосфері.

Вуглекислий газ у воді відіграє вагомую роль у забезпеченні фотосинтезу, а також бере участь у формуванні вапняних утворень (раковини, скелети, панцирі) численних безхребетних.

З розвитком сучасних технологій та утворенням надмірної кількості промислових забруднень виникає необхідність удосконалення існуючих методів очищення навколишнього середовища. Серед них широкого загалу набули так звані альтернативні, енергоефективні, методи знешкодження, зокрема із застосуванням біологічних об'єктів. Природньому навколишньому середовищу притаманна циклічність процесів, що, своєю чергою, лежить в основі енергозбереження. Використання запозичених у живої природи елементів та принципів стають основою для розробки майбутніх екотехнологій [18; 60].

Із розвитком екобіотехнологій дедалі ширшим стає використання мікроскопічних водоростей одноклітинних зелених (*Chlorophyta*), які є унікальними біологічними об'єктами, що здатні адаптуватися у край несприятливих умовах існування (рис. 9.6). Мікрowodорості типу *Chlorella* активно накопичують вуглеводні, що лягає в основу їх використання у промисловості для знешкодження вуглекислого газу [63; 12].

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

**Рис. 9.6. Мікроскопічна водорість *Chlorella***

Порівняно з наземними рослинами, мікрроводорості поглинають приблизно у десятки разів більше вуглекислого газу за однаковий проміжок часу, їх швидкість росту значно більша та відома витривалість до несприятливих умов існування. Їх здатність розвиватися в закритих системах зберігаючи при цьому фотосинтетичні властивості дає можливість застосовувати їх у промисловості для зв'язування великих кількостей вуглекислого газу, що є об'єктивною умовою для очищення промислових газових викидів від діоксиду карбону за допомогою фотосинтезу [7].

**Мінеральні солі.** В природних водах концентрація солі надто різна. Серед прісних вод багато майже чистих, але багато і таких, що містять до 0,5 г/л солі. В морській воді вміст розчинених солей становить 35 г/л. Так звані солонуваті води відрізняються сильною мінливістю цього показника.

У порядку значущості найбільш важливими з розчинених речовин є карбонати, сульфати і хлориди. Катіони по їхньому вмісту у воді розташовуються так: кальцій – 64%, магній – 17%, натрій – 16%, калій – 3%. Це середні значення, бо в кожному окремому випадку співвідношення може бути дуже різним [31].

У прісних водах в порядку значущості найбільш важливими з розчинених речовин також є карбонати, сульфати і хлориди.

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

Хлориди надходять переважно з дощем, джерелом сульфатів слугує насамперед гіпс, інколи залізний колчедан, що легко окислюється, та вулканічні випаровування.

Важливим елементом є кальцій. Він часто відіграє роль фактора, що обмежує. Розрізняють м'які бідні на кальцій (менш 9,0 мг/л) води і жорсткі, що містять його у великій кількості (понад 25,0 мг/л). Кальцій особливо потрібен молюскам для побудови раковини.

Хімічний склад морської води більш постійний, ніж прісної. Середня солоність морської води рівна приблизно 35%, у відкритому океані вона коливається між 33,0 і 37,0 %, в Червоному морі досягає 41,0 %, а в Чорному і Балтійському морях падає відповідно до 19,0 і 12,0%. Опріснення спостерігається переважно в майже закритих морях, які отримують багато прісної води і в гирлах великих рік.

Солонуваті води – під цією назвою об'єднують всі води за винятком прісних і морських. Їхня солоність може бути дуже високою. Солонуваті води відрізняються дуже великою різноманітністю. Води з постійною солоністю називають **гомойгалініми**, а з мінливої – **пойкілогалініми**. Розрізняють їх залежно від середньорічної солоності: води слабо солонуваті – 0,5–5,0 г/л, солонуваті – 5,0–16,0 г/л, солоні – 16,0–40,0 г/л і надсолоні понад 40,0 г/л.

Солоність відіграє важливу роль у розповсюдженні організмів. Багато сімейств і групи є цілком або майже цілком морськими тваринами. Види, спроможні переносити підвищену солоність, мешкають у солонуватих водах. Чисельність мешканців солонуватих вод дуже велика, але їх видовий склад збіднено, бо тут можуть мешкати лише евригалінні види, як морського, так і прісноводного походження [48].

Залежно від екологічної валентності розрізняють **стеногідрічні** і **еврігідрічні** види. В межах деяких систематичних груп можна розмістити види в ряд, що розпочинається ксерофітами і закінчується крайніми гігрофілами. Кожний з видів такого ряду може слугувати

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

надійним індикатором екологічних умов, що домінують у даному місці.

Водний баланс організмів. Водний баланс організмів складається з джерел надходження води і її витрат. Тварини можуть отримувати воду різними шляхами.

- Надходження води через шлунково-кишковий тракт у тих видів, які вживають воду.
- Використання води, що міститься в кормі. Багато тварин пустельних районів ніколи не вживають води, і їжа є для них її єдиним джерелом.
- Проникнення води через шкірний покрив. Крім того абсорбція парів води з повітря доведена для таких комах як колорадський жук, постільна блощиця, борошністий хрущак.
- Використання метаболічної води, що утворюється при окисленні жиру. Цей засіб, окрім верблюда, притаманний і ряду комах, які проживають у дуже сухих умовах, наприклад платтяна міль, амбарний довгоносик.

Втрати води пов'язані з транспірацією і випаровуванням через шкірний покрив, диханням, а також із виділенням.

Механізми захисту від зневоднення надто різноманітні. Їх можна поділити на 3 категорії: зменшення втрат води, використання метаболічної води, етологічні адаптації [43].

**Зменшення втрат води** здійснюється різноманітними засобами морфологічного і фізіологічного порядку. **Водонепроникний покрив.** Ця особливість дуже необхідна тваринам, що населяють сухі місця проживання. Вона однаково притаманна ссавцям, птахам і рептиліям, а також ряду комах [53].

Покрив тіла дафнії являє собою хітинізовану кутикулу. Вона виділяється гіподермою і відзначається міцністю. У деяких кутикула просочується вапном (не пропускає пари води, що захищає наземні форми від висихання; слугує зовнішнім скелетом). У наземних форм поверх хітинової оболонки є тонкий шар воскоподібної речовини. Черепашкові раки розміром 0,5 см,

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

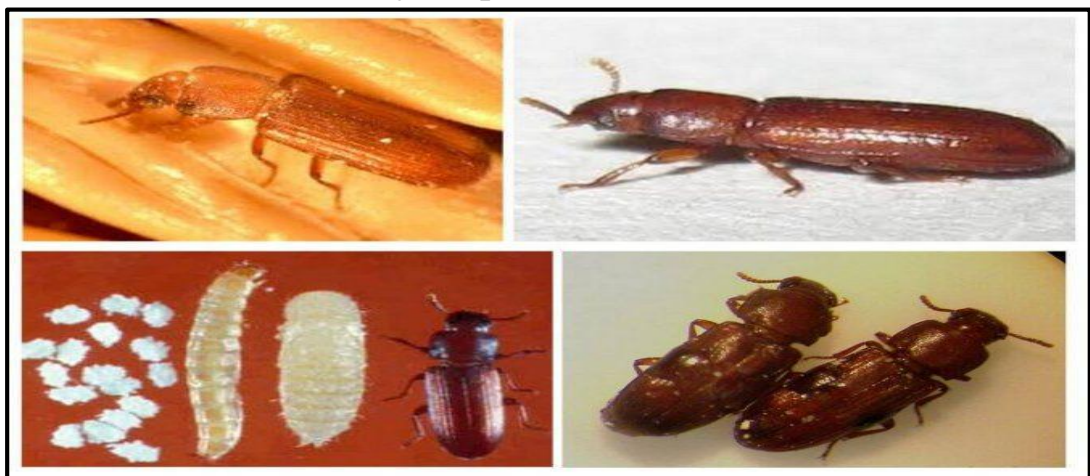
тіло їх вкрите двостулковою черепашкою. Тіло рака вкрите твердим покривом – панциром-карапаксом (рис. 9.7).



**Рис. 9.7. Водонепроникний покрив тіла дафнії та рака**

Одним із засобів, що зменшують витрати води, і використовуються багатьма тваринами, є виділення дедалі більш концентрованої сечі. Хребетні (головним чином рептилії), комахи і наземні молюски замість аміакових сполук, що вимагають для їхнього розчинення до нетоксичних концентрацій більшої кількості води, виділяють тверді урати.

**Використання метаболічної води** притаманно переважно комахам. Найкраще в цьому відношенні вивчений борошністий хрущак (рис. 9.8). Личинки цього виду при годуванні борошном з'їдають більше їжі в сухій атмосфері, ніж у вологій. При цьому ріст личинки в сухій атмосфері практично не відбувається, бо більша частина їжі йде на утворення метаболічної води.



**Рис. 9.8. Борошністий хрущак (використання метаболічної води)**

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

Найінтенсивнішими адаптаціями до отримання метаболічної води володіє верблюд і кенгуровий пацюк.

До екологічних і етологічних адаптацій відноситься група самих різноманітних пристосувань. Життя в лігвищах, нічний спосіб життя, міграції до водопою і т. д. [44].

Вологість середовища часто є важливим фактором, який визначає можливість виживання наземних тварин, і здатен впливати на найрізноманітніші сторони життєдіяльності організмів.

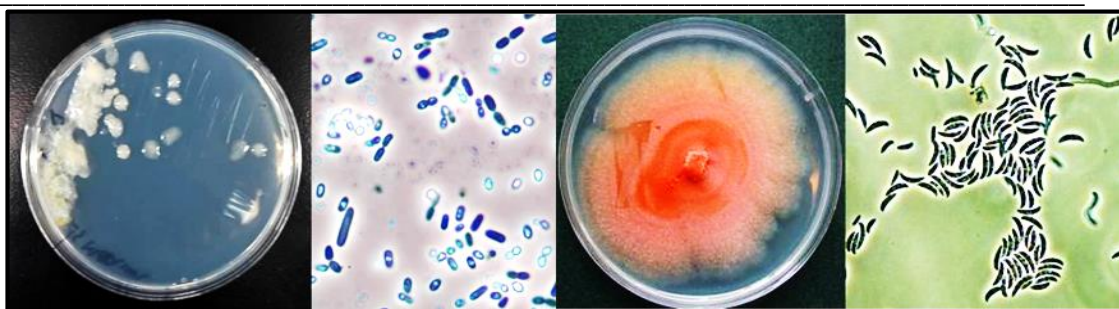
Температура і вологість мають універсальне значення в наземних місцях проживання, і тісно пов'язані між собою. Взаємодія температури і вологості, як і взаємодія більшості інших факторів, залежить не лише від відносної, але і від абсолютної величини кожного з них. Так, наприклад температура може виявляти більш виражений лімітуючий вплив на організми, якщо умови вологості близькі до критичних.

Отже, яким би значущим в екологічних дослідженнях не здавався той або інший фактор оцінити його справжню роль можна лише при аналізі різноманітних факторів, діючих спільно з ним у реальних екологічних системах [54].

Наявність вологи обумовлює рівень процесів метаболізму в клітині, надходження до неї речовин живильного субстрату, енергію зростання й розмноження бактерій. Найменша кількість води, при якій ще можливий розвиток мікроорганізмів, становить 20–30% загальної маси. Менш вимогливі до умов вологості цвілеві гриби, які можуть розвиватися при вологості 10–15%. Більшість бактерій розвиваються нормально при вологості середовища понад 20%.

Стійкість бактерій до зневоднення різна: кількість клітин *Pseudomonas* через місяць знижується в 100 разів, *Azotobacter* завдяки цистам зберігається десятки років. Дуже стійкі актиноміцети (через спори), потім гриби.

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ



**Рис. 9.9. Різна кількість клітин бактерій та грибів**

Часто й в умовах глибокого зневоднення бактерії зберігають життєздатність. Так, мікобактерії туберкульозу зберігають життєздатність у висохлому мокротинні хворого понад 10 міс., спори бацил сибірської виразки в сухому стані виживають до 10 років. Молочно-кислі бактерії й дріжджі зберігають життєздатність після висушування впродовж кількох років.

Висушування бактерій призводить до зневоднювання цитоплазми клітини, майже повному припиненню процесів метаболізму й в остаточному підсумку до переходу мікробної клітини до стану анабіозу. Використання висушування застосовується за зберіганні харчових продуктів. Метод сублимацій (висушування) широко застосовується для тривалого зберігання живих вакцин проти туберкульозу, чуми, віспи, грипу, при готуванні сухих молочно-кислих заквасок, а також для зберігання виробничих і музейних культур мікроорганізмів. Ліофілізація – метод одержання сухих культур мікроорганізмів шляхом висушування із заморожених культур ( $-76^{\circ}\text{C}$ ) під високим вакуумом [57].

### **9.3. ТЕМПЕРАТУРА, ЯК ФАКТОР ВПЛИВУ НА РІСТ, РОЗВИТОК ТА РЕПРОДУКТИВНІСТЬ ПОПУЛЯЦІЙ ОРГАНІЗМІВ**

Сонячне випромінювання не лише забезпечує світлом, але й створює температурні умови, необхідні для росту та розвитку рослин. Частина теплового випромінювання від земної поверхні нагріває внутрішні води, частина – атмосферне повітря, частина – проходить через атмосферу і розсіюється у космосі. Нічна температура залежить від кількості тепла та інтенсивності



**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

віддачі, поглиненого наземними об'єктами і атмосферою протягом дня [49].

На Землі, залежно від зміни температури з широтою, починаючи від екватора, виділяють декілька кліматичних зон:

✓ **Тропічна зона.** Мінімальна середня річна температура становить понад  $+16^{\circ}\text{C}$ , незначні сезонні коливання температур, вегетаційний період триває протягом року.

✓ **Субтропічна зона.** Температурні коливання дещо більші, ніж у тропічній зоні, вегетаційний період триває весь рік, але протягом 1–4 міс. спостерігається деяке зниження температури.

✓ **Помірно тепла зона.** Мінімальна середня річна температура вища  $0^{\circ}\text{C}$ , але нижча  $+16^{\circ}\text{C}$ , помітний період пониження температур взимку, перерви у вегетації через нестачу тепла немає, але теплолюбних рослин дуже мало.

✓ **Помірно холодна зона.** Середня річна температура часто нижча  $0^{\circ}\text{C}$ , чітко розрізняються чотири сезони року. Вегетаційний період триває 7–8 міс. і закінчується через нестачу тепла в кінці осені.

✓ **Холодна полярна зона.** Середня річна температура нижча  $0^{\circ}\text{C}$ , середня температура липня нижча  $+10^{\circ}\text{C}$ , вегетаційний період короткий – 3,5 – 4 місяці.

Температурний режим залежить від рельєфу місцевості. Відмінності в температурному режимі, які формуються під впливом місцевих топографічних особливостей, призводять не лише до змін видового складу фітоценозів, але й умов росту і розвитку рослин. У низинах формуються так звані “морозобійні ями”, в яких ріст рослин уповільнюється. Температурний режим гірських місцевостей та слабо хвилястого рельєфу залежить від експозиції схилу. Отже, видовий склад фітоценозів закономірно змінюється у відповідь на температури умови, пов'язані як з географічними, так і з ландшафтними особливостями місця зростання. Ці зміни відбуваються поступово [42].

Рослини різних систематичних та екологічних груп пристосувалися до досить широкої амплітуди мінімальних температур. У рослин південних районів ростові процеси

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

починаються за температур, вищих, ніж у рослин, які призвичаїлися до життя у північних районах. Деякі рослини успішно ростуть і розвиваються за низьких температур. Їм властивий дуже низький рівень інтенсивності ростових процесів, у результаті чого ці рослини виростають карликовими [38].



**Рис. 9.10. Карликові рослини**

Щодо температури, як екологічного фактора, рослини можна поділити на дві групи:

✓ термофільні або термофіти (від грецьк. *therme* – тепло) – теплолюбні рослини, які ростуть і розвиваються за відносно високих температур. Багато представників термофітів добре переносять надвисокі температури (наприклад, верблюжа колючка – до  $+70^{\circ}\text{C}$ , синьо зелені водорості – до  $+75^{\circ}\text{C}$ ) (рис. 9.11).



**Рис. 9.11. Термофіл – верблюжа колючка *Alhagi pseudoalhag***

✓ фригофільні або криофіти (від грецьк. *kryos* – холод) – рослини, що ростуть за більш низьких температур. До типових криофітів належать високогірні та полярні рослини. Вони

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

характеризуються дуже низьким рівнем інтенсивності ростових процесів, наслідком чого є низькорослість (рис. 9.12).



**Рис. 9.12. Кедровий сланець (криофіт)**

Численні фізіологічні процеси, які протікають у рослинах, залежать від трьох значень температурних величин [32]:

- **мінімальної** (холодостійкі сільськогосподарські рослини (ріпак, буряки, капуста) без помітних пошкоджень і зниження врожайності витримують температуру від 0 до +5°C. У нехолодостійких рослин (огірки, квасоля, кукурудза, бавовник) температурний мінімум значно вищий, ніж у холодостійких);

- **оптимальної** (загалом, щодо температури як екологічного фактора рослини поділяються на дві умовні групи: термофіти – теплолюбні та криофіти– холодолюбні);

- **максимальної** (для гарбуза, кукурудзи і квасолі настає приблизно за +46°C, для льону – в межах від +39°C до +40°C, а для клена звичайного – за +26°C (рис. 9.13).



**Рис. 9.13. Водносно до температури різні види рослин:  
(a – ріпак; б – бавовна; с – льон )**

Рослинні метаболічні процеси мають досить широку амплітуду температур, але найчутливішими серед них є такі [9]:

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

---

✓ функціонування ферментних комплексів, що каталізують різноманітні біохімічні реакції, особливо реакції фотосинтезу та дихання;

✓ розчинність вуглекислого газу та кисню в цитоплазмі рослинних клітин;

✓ транспірація;

✓ здатність кореневої системи всмоктувати воду та розчини мінеральних речовин з ґрунту;

✓ проникність клітинних мембран.

**Температурний коефіцієнт** – це показник, значення якого показує у скільки разів прискорюється відповідна реакція за зростання температури на 10°C.

Для звичайних фізичних та хімічних реакцій значення температурного коефіцієнта знаходиться в межах 2–2,5.

Це означає, що такі процеси підпорядковуються правилу Я. Вант-Гоффа, згідно з яким швидкість хімічної реакції зростає вдвічі за збільшенні температури на 10°C [26].

Пристосування рослин до зміни температури та вплив на них екстремальних температурних умов (рис. 9.14).

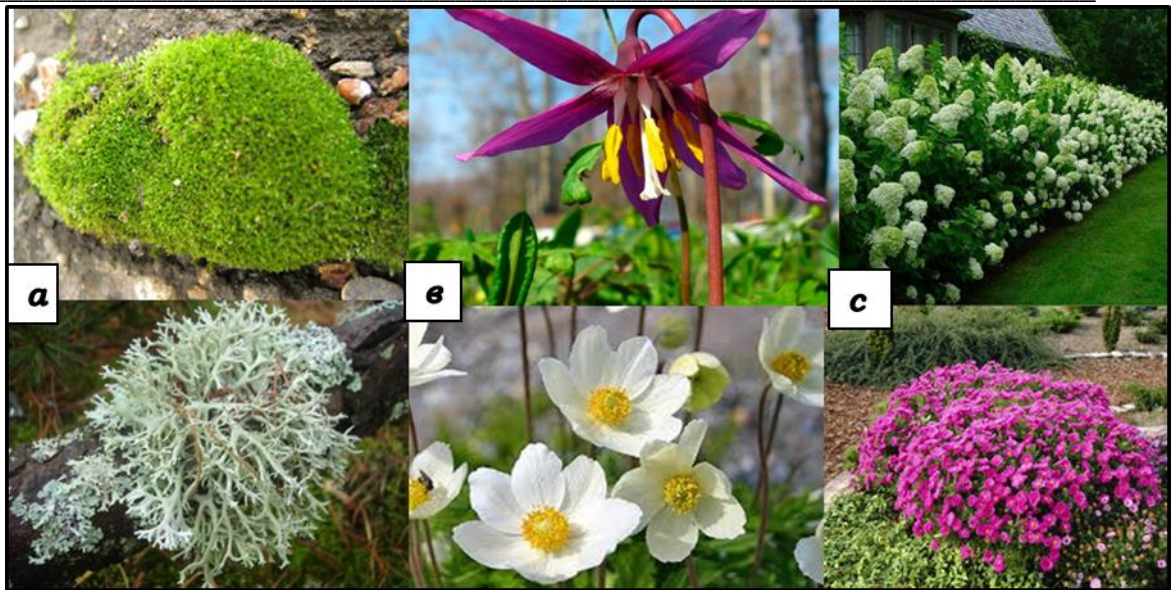
### **Щодо низьких температур розрізняють:**

✓ холодостійкість – це здатність рослин протягом тривалого часу переносити низькі додаткові позитивні температури;

✓ морозостійкість – здатність рослин переносити низькі мінусові температури;

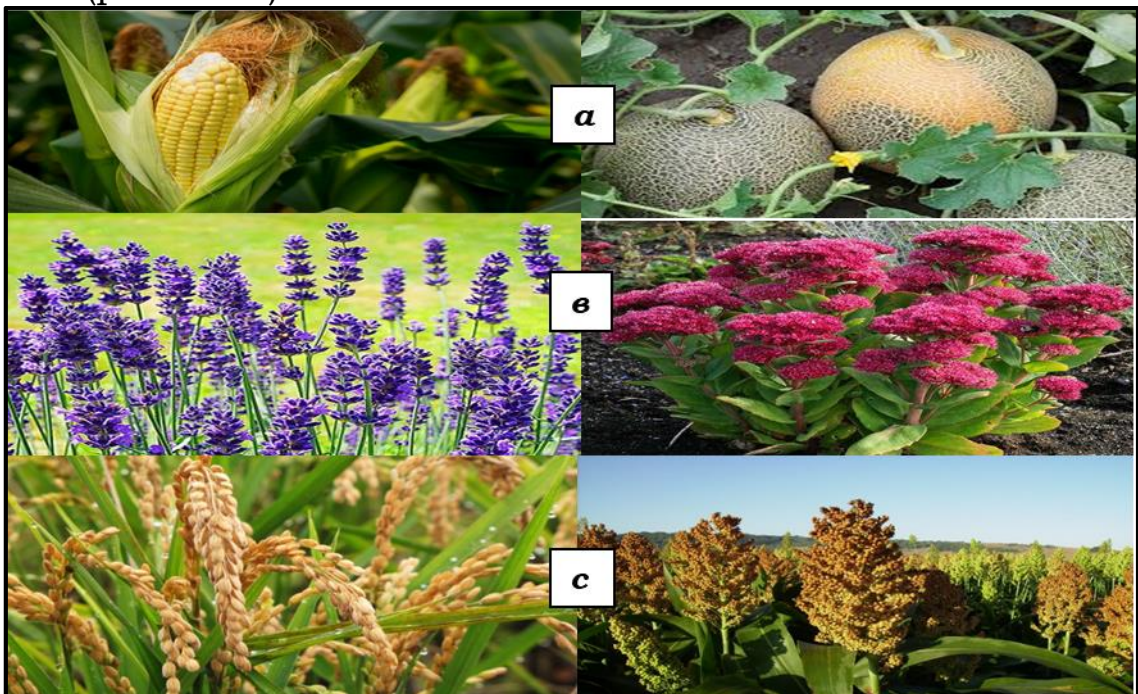
✓ зимостійкість – здатність рослин без пошкоджень переносити несприятливі погодні умови взимку.

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**



**Рис. 9.14. Щодо низьких температур різні рослини:  
а – холодостійкі (лишайники та мохи); в – морозостійкі  
(анемона та кандик сибірський); с – зимостійкі (гортензія  
вологиста і айстра новобельгійська)**

Щодо високих температур розрізняють такі властивості рослин (рис. 9.15):



**а – теплолюбні (кукурудза, диня); в – посухостійкі  
(седум та лаванда); с – жаростійкі (рис та сорго)**

✓ теплолюбність – потреба рослин у теплі протягом вегетаційного періоду;

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

✓ жаростійкість – здатність рослин переносити перегрів (вплив високих температур);

✓ посухостійкість – здатність рослин переносити тривалі періоди посухи (зниження вологості повітря і ґрунту та високі температури повітря і ґрунту) без значних порушень життєвих функцій.

У зимовий період морози нижче  $-20^{\circ}\text{C}$  – звичайне явище для багатьох країн, зокрема і для України. Мороз впливає на однорічні, дворічні та багаторічні рослини (рис. 9.16), тому вони переносять низькі температури у різних стадіях онтогенезу [35]:

✓ однорічні – у вигляді насіння або невеликих рослин (озимі);

✓ дворічні;

✓ багаторічні – у бульбах, коренеплодах, цибулинах, кореневищах, у вигляді дорослих рослин.



**Рис. 9.16. Рослини: а – однорічні; в – дворічні;  
с – багаторічні рослини**

Для того, щоб переносити зимовий період та низькі температури, рослини виробили ряд пристосувань. В їх надземній частині накопичуються запасні поживні речовини – цукри і масла, а у підземній – крохмаль. Вони використовуються протягом зими на дихання. Пристосування рослин до зимівлі та низьких температур проявляється у численних особливостях їх форм, будови та фізіологічних властивостях. Зменшення поверхні випаровування у зимуючих дерев і кущів досягається не тільки скиданням на зиму листків, але й розвитком ксероморфних структур. Проявом цього є шпильки сосни, ялини, ялиці [58].

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

**За жаростійкістю виділяють три групи рослин та прокаріотів:**

✓ жаростійкі – термофільні синьо-зелені водорості і бактерії гарячих мінеральних джерел, що здатні переносити підвищені температури до + 75 – + 100 °С;

✓ жаровитривалі – рослини пустель і сухих місць зростання (сукуленти, деякі кактуси, представники родини товстянкових), які витримують нагрівання від сонячних променів до + 50 – + 65°С;

✓ нежаростійкі – мезофітні та водні рослини. Мезофіти відкритих місць зростання можуть витримувати нетривале підвищення температури до + 40 – + 47°С, а водні рослини – до + 40 – + 42°С.

Здатність переживати тривалий жаркий та посушливий період є комплексною властивістю рослин, об'єднаних у групу ксерофітів. Для цього рослини виробили певні пристосування [24]:

✓ геміксерофіти стійкі до засухи завдяки кореневій системі, яка досягає ґрунтових вод, інтенсивним процесам транспірації та обміну речовин, вони не виносять тривалого зневоднення;

✓ евксерофіти мають в'язку цитоплазму, уповільнений метаболізм, вони добре переносять зневоднення та перегрів;

✓ пойкилоксерофіти за зневоднення призупиняють метаболічні процеси та впадають в анабіоз.

Серед рослин посушливих місцезростань виділяються сукуленти – багаторічні рослини з соковитим, м'ясистим листям (агави, алое) або стеблом (кактусові, деякі молочаї). Вони мають властивість накопичувати воду у спеціальній водоносній паренхімі. Сукуленти ростуть, переважно, в пустелях Центральної, Північної й Південної Америки та Південної Африки. В Україні у природній флорі сукуленти практично не зустрічаються, за винятком представників родини товстолистих та як кімнатні рослини. Деякі кактуси здатні накопичувати в стеблах 1–3 тони води та економно використовувати її завдяки

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

товстій кутикулі, малому числу продихів та іншим особливостям [11].

Отже, вплив екстремальних температур зумовлює розвиток різноманітних пристосувальних особливостей у рослин. При зміні температури за межі норми реакції можлива загибель окремих частин і, навіть, усього рослинного організму. Порівняно з рослинами, тварини наділені різноманітними можливостями регулювати, постійно або тимчасово, температуру власного тіла [17].

Основні шляхи температурних адаптацій у тварин такі:

- **хімічна терморегуляція** – активна зміна величини теплопродукції у відповідь на зміну температури середовища;

- **фізична терморегуляція** – зміна рівня тепловіддачі, здатність утримувати тепло або навпаки розсіювати його надлишок. Вона здійснюється завдяки особливим анатомічним і морфологічним рисам будови тварин: волосяному і пір'яному покривам, деталям будови кровоносної системи, розподілу жирових запасів, можливостям випаровувальної тепловіддачі;

- **поведінка організмів** – при переміщеннях тварин у просторі, вони можуть уникати крайніх температур. Для багатьох тварин поведінка – майже єдиний і дуже ефективний спосіб підтримання теплового балансу.

**Пойкілотермні тварини** відзначаються більш низьким рівнем обміну речовин порівняно з **гомойотермними**, навіть за однакової температури тіла. У зв'язку з пониженим рівнем обміну власного тепла у холоднокровних тварин виробляється мало, отже можливості хімічної терморегуляції у них мізерні. З пониженням температури середовища всі процеси життєдіяльності дуже уповільнюються і тварини впадають у заціпеніння. В такому неактивному стані вони характеризуються високою холодостійкістю, яка забезпечується біохімічними адаптаціями. Щоб перейти до активності, тварини спочатку мають дістати певну кількість тепла ззовні [51].

Основні способи регуляції температури тіла у холоднокровних поведінкові – зміна пози, активний пошук сприятливих мікрокліматичних умов, зміна місць поселення, та ряд інших



## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

спеціалізованих форм поведінки. Зміною пози тварини може посилити чи послабити нагрівання тіла за рахунок сонячної радіації. Наприклад, деякі комахи вранці підставляють сонячному промінню широкі бокові поверхні, а опівдні – вузьку спину. В спеку тварини, ховаються в тінь або тікають у нори. У пустелях ящірки та змії заповзають на рослини, щоб уникнути дотику до розпеченої поверхні піску [25]. Суспільні комахи: бджоли, мурахи, терміти будують свої житла так, щоб температура добре регулювалася, а в зимовий період лишалася сталою.

Деякі **пойкілотермні** (холоднокровні) тварини (рис. 9.17) можуть підтримувати оптимальну температуру тіла за рахунок роботи м'язів, однак із припиненням рухової активності вироблення тепла припиняється, і в зв'язку з недосконалими механізмами фізичної терморегуляції, воно з організму швидко розсіюється. Наприклад, джмелі розігрівають тіло спеціальними м'язовими скороченнями – тремтінням – до +35 °С, що дає їм змогу злітати і годуватися в прохолодну погоду [41].



**Рис. 9.17. Холоднокровні тварини (пойкілотерми)**

Теплокровні тварини (**гомойотермні**) відзначаються настільки ефективною регуляцією надходження й віддачі тепла, що це дає їм змогу підтримувати сталу оптимальну температуру тіла в усі пори року. Теплокровність виникла із холоднокровності внаслідок удосконалення способів регуляції теплообміну (рис. 9.18). Здатність до такої регуляції у малят ссавців та

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

пташенят виражена слабо і повністю проявляється лише у дорослому віці [65].



**Рис. 9.18. Теплокровні тварини (гомойотермі)**

Механізми терморегуляції у кожного виду численні й різноманітні. Це забезпечує велику надійність механізму підтримання температури тіла. Мешканці півночі: песці, зайці, куріпки нормально життєдіяльні і активні, навіть, у найсильніші морози, коли різниця температури повітря і тіла становить понад  $70^{\circ}\text{C}$  [45].

У теплокровних тварин дуже висока здатність до хімічної терморегуляції. Вони характеризуються високою інтенсивністю обміну речовин і виробленням великої кількості тепла. При дії на них холодних температур, в їхньому організмі, і особливо в скелетних м'язах, посилюються окислювальні процеси. У багатьох тварин часто помітне тремтіння, що призводить до виділення додаткового тепла. Тепловий ефект м'язового скорочення різко зростає за зниженні температури середовища [4].

Підтримання температури за рахунок зростання теплопродукції потребує великої витрати енергії. Тому тварини за посилення хімічної терморегуляції потребують великої кількості їжі або витрачають багато жирових запасів, накопичених раніше. Отже, жирові запаси забезпечують кращу терморегуляцію. Ссавці мають спеціалізовану буру жирову тканину, в якій уся хімічна енергія, що вивільняється, не переходить у зв'язки АТФ, а

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

розсіюється у вигляді тепла, тобто для обігрівання організму. Птахам, що залишаються взимку, потрібно багато корму, тому що їх лякає не мороз, а голод. А от для мешканців тропіків, хімічна терморегуляція не характерна, оскільки в них не виникає потреби в додатковому продукуванні тепла [56].

**Фізична терморегуляція** – це адаптація за рахунок збереження тепла в тілі тварини (а не за рахунок його вироблення). До такої регуляції відносять: рефлекторне звуження кровоносних судин шкіри, зміна теплоізолюючих властивостей хутра і пір'яного покриву, регуляція випаровувальної тепловіддачі шляхом потовиділення або крізь вологі слизові оболонки ротової порожнини і верхніх дихальних шляхів. Наприклад, у собаки частота дихання досягає 300-400 вдихів на хвилину. Звичайно, вода, що виділяється обов'язково повинна компенсуватися її надходженням в організм [39].

Неабияке значення для підтримання температурного балансу має відношення поверхні тіла до його обсягу, тому що масштаби продукування тепла залежать від маси тварини. Існує правило К. Бергмана: якщо два близьких види теплокровних тварин відрізняються розмірами, то більший живе в холоднішому, а менший у теплішому кліматах. Таким чином, при адаптації до холоду проявляється закон економії поверхні тіла.

Д. Аллен відмітив, що у багатьох ссавців і птахів північної півкулі відносні розміри кінцівок і різних частин тіла, котрі виступають (хвости, вуха, дзьоб), досить малі і в міру віддалення на південь збільшуються. А в умовах жаркого клімату, виступаючі частини тіла великі, що має терморегуляційне значення. Великі вуха слонів та американських зайців перетворилися на спеціалізовані органи терморегуляції, оскільки наділені безліччю кровоносних судин [6].

Дуже важливим способом регуляції теплообміну є спорудження складних нір, гнізд та здійснення близьких і далеких міграцій. У норах риючих тварин зміна температур згладжується тим сильніше, чим більша глибина нори. На відстані 150 см від поверхні ґрунту перестають відчуватися сезонні коливання температури. Особливо вправно збудовані гнізда

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

також мають властивість підтримувати рівний сприятливий мікроклімат. У гнізді ремеза лише один вузький боковий вхід, тому там сухо і тепло в будь-яку погоду.

Особливу цікавість становить групова поведінка тварин, пов'язана з терморегуляцією. Деякі пінгвіни у сильний мороз і завірюху збиваються в щільний гурт «черепаха». Спочатку одні назовні, а потім переміщаються всередину і так весь час «черепаха» повільно рухається, а всередині підтримується постійна тепла температура. Мешканці пустелі у сильну спеку збиваються до купи, притискаючись один до одного боками, чим уникають перегрівання поверхні тіла сонячним промінням. Усередині такого гурту температура десь до +40 °С, а спина і боки крайніх тварин нагріваються до +70 °С [34; 35].

Отже, поєднання ефективних способів хімічної, фізичної та поведінкової терморегуляції за умов загального високого рівня окислювальних процесів в організмі дає змогу теплокровним організмам підтримувати свій тепловий баланс у межах широких коливань температури зовнішнього середовища.

**Відношення мікроорганізмів до температур.** Розрізняють три основні температурні зони, що мають визначальне значення для розвитку бактерій: мінімум, оптимум і максимум. Ці температурні точки, хоча і є характерними для кожного виду мікроорганізму, але вони можуть змінюватися під впливом інших факторів зовнішнього середовища.

Стосовно температури мікроорганізми підрозділяють на три групи: психрофіли, мезофіли та термофіли.

**Психрофіли**, або **холодолюбні мікроорганізми**, добре ростуть за відносно низьких температур. Для них характерні: мінімум у межах від -10 до 0 °С, оптимум 10–5 °С і максимум близько 30 °С. До них відносять, наприклад, організми, що живуть у ґрунті полярних країн, у північних морях, океанах, на охолоджених і заморожених продуктах.

**Термофіли**, або **теплолюбні мікроорганізми**, краще розвиваються за відносно високих температур. Температурний мінімум для них не нижче 30 °С, оптимум 55–65 °С, максимум близько 70–80 °С, а для деяких і більше. З гарячих водних джерел

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

Камчатки виділена паличкоподібна неспороносна бактерія з температурним оптимумом 70–80 °С, яка залишалася життєздатною навіть за температур води 90 °С. Термофіли зустрічаються, наприклад, у гарячих водних джерелах, у органічних залишках, здатних до самозігрівання. Живуть вони в поверхневих шарах ґрунту, у кишечнику людини та тварин. Зустрічаються в продуктах, що пройшли теплову обробку [1].

**Мезофіли** – мікроорганізми, для яких температурний мінімум близько 5–10 °С, оптимум 25–35 °С, максимум у межах 45–50 °С. Одні мезофіли є термостійкими, тобто здатними розвиватися за відносно високих температур (50–60 °С), а інші – холодостійкими, або психротрофними, тому що можуть розвиватися за температур, близьких до 0 °С і навіть трохи нижче. Більшість бактерій, грибів та дріжджів, у тому числі багато збудників захворювань і отруєнь людини, відносять до мезофільних організмів.

Серед термофілів і психрофілів переважають бактерії. Оптимальні та граничні температури для мікроорганізмів зазвичай відповідають оптимальним та граничним температурам активності їх ферментів. Установлено, що у холодостійких мікроорганізмів ферменти, зокрема ферменти енергетичного обміну, термочутливі. У них виявлені ферменти із температурним оптимумом близько 10 °С. Ферменти термофілів термостабільні, найбільш активні за 50–60 °С, деякі довгостроково не інактивуються за 80–90 °С. Порівняно з мезофілами у термофілів більш термостабільні білки клітин, а в цитоплазматичній мембрані більше ліпідів і трохи інший їх склад. Кардинальні температурні точки, що визначають розмноження мікробів і інші процеси (спороутворення, бродіння й ін.), для одних і тих самих організмів можуть бути різними, залежно від умов розвитку [21].

**Відношення мікроорганізмів до високих температур.** Підвищення температури середовища порівняно з оптимальною позначається на мікроорганізмах більш негативно, ніж її зниження. Відношення мікроорганізмів до температур, які перевищують максимальну для їхнього розвитку, характеризує їх термостійкість. У різних мікроорганізмів вона дуже різна.

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

Загибель настає не миттєво, а з часом. Температури, які не набагато перевищують максимальну, викликають явище "теплового шоку". При нетривалому перебуванні в такому стані клітини можуть реактивуватись, при тривалому – настає їх відмирання [20]. Більшість безспорних бактерій відмирають за нагрівання у вологому стані до 60–70 °С протягом 15–30 хв, а за нагрівання до 80–100 °С – від декількох секунд до 1–2 хв. Дріжджі та пліснява гинуть також досить швидко за температур 50–60 °С. Виключення становлять деякі осмофільні дріжджі, які витримують нагрівання до 100 °С протягом декількох хвилин. Найбільш термостійкими є бактеріальні спори. Вони здатні витримувати температуру кипіння води протягом декількох годин. У вологому середовищі спори бактерій гинуть за 120–130 °С через 20–30 хв, у сухому стані за 160–170°C через 1–2 год. Термостійкість спор різних бактерій неоднакова; особливо стійкі спори термофільних бактерій (табл. 9.1).

**Таблиця 9.1. Термостійкість спор різних видів бактерій**

Назва бактерій	Час відмирання спор при нагріві до 100 °С, хв
<i>Bacillus carotarum</i>	3–4
<i>Bacillus mycoides</i>	5–10
<i>Bacillus cereus</i>	15–16
<i>Bacillus subtilis</i>	60–180
<i>Clostridium botulinum</i>	300–360
<i>Clostridium sporogenes</i>	510–540
<i>Bacillus stearothermophilus</i>	460–720

Із підвищенням температури її згубна дія швидко зростає. За даним Есті та Мейера, спори *Clostridium botulinum* відмирали за 105 °С – через 100 хв, за 110 °С – через 32 хв, за 115 °С – через 10 хв, за 120 °С – через 4 хв. Спори більшості дріжджів і пліснявих порівняно із спорами бактерій менш стійкі до нагрівання й гинуть досить швидко за 65–80 °С, дуже рідко витримують нагрівання до 100 °С. Однак не всі клітини або спори навіть

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

одного виду мікроорганізмів відмирають одночасно, серед них зустрічаються і стійкі [22].

Терmostійкість одних і тих самих мікроорганізмів може змінюватись залежно від властивостей середовища (рН, концентрації й ін.), у якому проводиться нагрівання. Відмирання мікроорганізмів за нагрівання у вологому середовищі настає внаслідок того, що відбуваються незворотні зміни у клітині. Головними із яких є денатурація білків та нуклеїнових кислот клітини, а також інактивація ферментів. Можливе ушкодження цитоплазматичної мембрани. Висока терmostійкість бактеріальних спор обумовлена, очевидно, малим вмістом вільної води, а також стійкість спор до високих температур пов'язана із вмістом дипіколінової кислоти (піридин-2,6-дикарбонова кислота) та кальцію. Ця кислота у вигляді кальцієвої солі виявляється тільки в терmostійких спорах. Під час впливу на клітини сухого жару (без вологи) загибель відбувається у результаті активних окисних процесів. На згубній дії високих температур засновано багато методів знищення мікробів у харчових продуктах та інших об'єктах, наприклад кип'ятіння, варіння, обжарювання, бланшування продуктів харчування, пропарювання виробничого устаткування. У харчовій промисловості широко застосовують два методи впливу високих температур на мікроорганізми: пастеризацію й стерилізацію [46].

**Пастеризація** – це нагрівання продукту за температур 63–80 °С протягом 20–40 хв. Іноді пастеризацію роблять короткочасним (протягом декількох секунд) нагріванням до 90–100 °С. При пастеризації гинуть не всі мікроорганізми. Деякі терmostійкі бактерії, а також спори багатьох бактерій залишаються живими. У зв'язку із цим пастеризовані продукти слід негайно охолоджувати до температури не вище 10 °С і зберігати на холоді, щоб затримати проростання спор і розвиток збережених клітин. Пастеризують молоко, вино, пиво, ікру, фруктові соки та деякі інші продукти.

**Стерилізація** – це нагрівання за температур, які протягом певного часу викликають загибель усіх вегетативних клітин мікроорганізмів та їх спор. Стерилізації піддають різні банкові

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

консерви, багато предметів і матеріалів, які використовують у медичній та мікробіологічній практиці. Процес проводиться за температур 112–125 °С протягом 20–60 хв у спеціальних приладах – автоклавах (перегрітою парою під тиском) або за 160–180 °С протягом 1–2 год у сушильних шафах (сухим гарячим повітрям).

Численними дослідженнями з вивчення кінетики відмирання клітин під час нагрівання (як і при впливі багатьох інших згубно діючих факторів) встановлено, що відмирання в часі відбувається із певною закономірністю. Якщо побудувати графік у напівлогарифмічній системі координат, то "крива з виживаності" буде прямою лінією. Така пряма лінія показує, що за постійній температури у кожен наступний рівний інтервал часу відмирає однакова частка (%) клітин (спор) стосовно числа, що вижили.

Логарифмічна залежність виявляється лише в період відмирання основної маси клітин. Завжди є клітини більш термостійкі, ніж переважна більшість. Тому їх відмирання не підпорядковується логарифмічній залежності, вони довгостроково зберігаються життєздатними.

**Відношення мікроорганізмів до низьких температур.**

Вище згадувалося, що холодостійкість різних мікроорганізмів змінюється у широких межах. За температури середовища нижчій за оптимальну зменшується швидкість розмноження мікроорганізмів та інтенсивність їх життєвих процесів. За температур, близьких до мінімальних, значення набуває зниження навіть на 1–2 °С. Більшість мікроорганізмів не здатна розвиватись за температури нижче нуля [3]. Так, багато гнилісних бактерій та бактерій, що викликають харчові отруєння, є мезофілами і не розмножуються за температури нижче 4–5 °С; температурний мінімум багатьох грибів також лежить у межах від 3 до 5 °С. Деякі мікроорганізми не ростуть уже за 10 °С, наприклад хвороботворні бактерії. Незважаючи на те, що при зазначених температурах мікроби не розмножуються й активна життєдіяльність їх призупиняється, більшість дуже довгий час залишається життєздатною, переходячи в анабіотичний стан, тобто стан "прихованого життя". При підвищенні температури вони знову повертаються до активного життя. Відомо, що багато



**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

мікроорганізмів легко переносять навіть дуже суворі зимові умови, а деякі – тимчасово витримують і більш низькі температури. Кишкова паличка протягом декількох днів не гине за температур від  $-172$  до  $-190$  °С. Спори бактерій зберігають здатність до проростання навіть після 10-годинного перебування за  $-252$  °С (температура рідкого водню). Деякі плісняви та дріжджі зберігають життєздатність після впливу температури  $-190$  °С (температура рідкого повітря) протягом декількох днів, а спори плісняви – протягом декількох місяців. У трупах мамонтів, що пролежали десятки тисяч років у мерзлому ґрунті, виявлені життєздатні бактерії та їх спори. Звичайно, не всі мікроорганізми здатні довгостроково зберігати свою життєздатність за температур нижчих за мінімальні для їхнього розвитку. Багато бактерій, за таких умов, гинуть. Однак відмирання відбувається значно повільніше, ніж під дією високих температур. Причиною загибелі клітин у субстратах за температур вищих за їх криоскопічну точку (температури замерзання) є насамперед порушення обміну речовин клітин. Інактивуються ферменти, у зв'язку із чим знижуються швидкості внутрішньоклітинних хімічних реакцій [62].

Низькі температури застосовують для зберігання швидкопсувних продуктів. Застосовують два способи холодильного зберігання: в охолодженому стані – за температури від  $10$  до  $-2$  °С та у замороженому – за температури від  $-12$  до  $-30$  °С. Зберігання харчових продуктів у охолодженому стані набагато краще позначається на їх якості та натуральних властивостях. Однак ріст на них багатьох мікроорганізмів не припиняється, а лише уповільнюється.

Для подовження строків зберігання продуктів застосовують додаткові заходи впливу на мікроорганізми, наприклад опромінення ультрафіолетовими та гамма-променями, озонування, підвищення вмісту в атмосфері  $\text{CO}_2$ , створення анаеробних умов, що перешкоджають розвитку холодостійких аеробів – збудників псування продуктів і ін.

При заморожуванні продукту значна частина мікроорганізмів, які перебувають у ньому, відмирає. При

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

наступному зберіганні замороженого продукту мікроби, які вижили, відмирають уже повільніше. Заморожування не виявляє стерилізуючої дії. У заморожених продуктах завжди є живі життєздатні мікроорганізми. Під час розморожування продуктів, особливо при витіканні з них соку, мікроорганізми знову розмножуються і викликають їх псування [52; 13]. Тому розморожувати заморожені харчові продукти слід безпосередньо перед вживанням.

### 9.4. ОСОБЛИВОСТІ РОЗВИТКУ ОРГАНІЗМІВ ЗА УМОВ ГІДРОСТАТИЧНОГО ТИСКУ, ЕЛЕКТРОМАГНІТНИХ ВИПРОМІНЮВАНЬ, УЛЬТРАФІОЛЕТУ, ІОНІЗУЮЧОГО ВИПРОМІНЮВАННЯ

**Осмотичний тиск.** Важливе значення для життя прокариотів має осмотичний тиск, величина якого визначається концентрацією розчинених речовин у середовищі. Цитоплазматична мембрана бактеріальної клітини регулює проникнення в клітину і вихід із неї води і розчинених речовин, зберігаючи при цьому осмотичну рівновагу. Надходження води з довкілля у клітину можливе лише в тому випадку, коли осмотичний тиск у клітині буде більшим, ніж тиск зовнішнього розчину. При високому осмотичному тиску в середовищі клітина втрачає здатність поглинати з нього воду, що згубно діє на неї. Нормальний осмотичний тиск у клітині визначається в межах від 3 до 7 атм [59].

Мікроорганізми, які добре розвиваються при нормальному тиску, дістали назву **осмотолерантних**. Мікроорганізми, що краще розвиваються при підвищеному осмотичному тиску, називаються **осмофільними**. Є також група бактерій, які потребують для свого росту і розвитку високої концентрації солей (CaCl<sub>2</sub>). Вони краще ростуть при концентрації солі в середовищі в межах 20–30%. Ці прокариоти дістали назву **галофілів**. Своєю чергою, серед них розрізняють помірних і екстремальних галофілів. Галофіли потребують іонів Ca<sup>+</sup> для стабільності клітинних мембран і активності ферментів.

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

**Гідростатичний тиск.** Прокаріоти по-різному реагують на дію гідростатичного тиску. Наприклад морські бактерії, що мешкають на глибині 1000–10000 м, можуть витримувати тиск до 900 атм. Деякі бактерії, дріжджі, цвілеві гриби витримують тиск до 3000 атм, а фітопатогенні віруси – до 5000 атм. Бактерії, які ростуть при звичайному та підвищеному тиску, називають **баротолерантними**.

Мікроорганізми, що краще розвиваються при високому тиску, належать до барофільних організмів. Під дією гідростатичного тиску змінюють активність ферментів і біохімічні властивості бактерій [15].

**Променева енергія.** Вплив на мікроорганізми різних форм променевої енергії проявляється по-різному. В основі дії лежать хімічні або фізичні зміни, які відбуваються у клітинах мікроорганізмів та у навколишньому середовищі. Вплив променевої енергії підпорядковується загальним законам фотохімії – зміни можуть бути викликані тільки поглиненими променями. Отже, для ефективності опромінення велике значення має проникна здатність променів.

**Світло.** У природі мікроорганізми постійно зазнають впливу сонячної радіації. Світло необхідне для життя тільки фотосинтезуючих мікробів, що використовують світлову енергію в процесі асиміляції вуглекислого газу. Мікроорганізми, які не здатні до фотосинтезу, добре ростуть у темряві. Прямі сонячні промені згубні для мікроорганізмів; навіть розсіяне світло пригнічує їх ріст. Однак розвиток багатьох цвілевих грибів у темряві проходить ненормально; при постійній відсутності світла добре розвивається тільки міцелій, а спороутворення гальмується. Патогенні бактерії (за рідкісним винятком) менш стійкі до світла, ніж сапрофітні. Відомо, що променева енергія переноситься "порціями" – квантами. Дія кванта залежить від вмісту у ньому енергії. Кількість енергії змінюється залежно від довжини хвилі: чим вона більша, тим менша енергія кванта [60].

**Інфрачервоні промені.** ІЧ-промені мають порівняно велику довжину хвилі. Енергія цих випромінювань недостатня, щоб викликати фотохімічні зміни у речовинах, які їх поглинають. В

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

основному вона перетворюється в тепло, що і виявляє згубну дію на мікроорганізми при використанні ІЧ-випромінювань для термічної обробки продуктів.

**Ультрафіолетові промені.** Ці промені є найбільш активною частиною сонячного спектра, яка зумовлює його бактерицидну дію. Вони мають високу енергію, достатню для того, щоб викликати фотохімічні зміни у молекулах субстрату або клітини. Найбільшою бактерицидною дією характеризуються промені із довжиною хвилі 250–260 нм. Ефективність впливу УФ-променів на мікроорганізми залежить від дози опромінення. Крім того, велике значення має характер субстрату, що опромінюється: його рН, ступінь обнасення мікробами, а також температура. Дуже малі дози опромінення навіть стимулюють окремі функції мікроорганізмів [33].

Більш високі, викликають гальмування окремих процесів обміну, змінюють властивості мікроорганізмів, навіть до спадкових змін. Це явище використовують на практиці для одержання варіантів мікроорганізмів із високою здатністю продукувати антибіотики, ферменти та інші біологічно активні речовини. Подальше збільшення дози випромінювання призводить до загибелі. При дозі нижче смертельної можливе відновлення (реактивація) нормальної життєдіяльності. Різні мікроорганізми неоднаково чутливі до однієї і тієї самої дози опромінення. Серед безспорних бактерій особливо чутливими до опромінення є пігментні бактерії, які виділяють пігмент у навколишнє середовище.

Пігментні бактерії, що містять каротиноїдні пігменти, надзвичайно стійкі, тому що каротиноїдні пігменти мають захисні властивості проти УФ-променів [32]. Спори бактерій значно стійкіші до дії УФ-променів, ніж вегетативні клітини. Щоб знищити спори, потрібно в 4-5 разів більше енергії (табл. 9.2).

**Таблиця 9.2. Вплив ультрафіолетового опромінення на життєдіяльність мікроорганізмів**

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

Назва бактерій	Кількість бактерицидної енергії, яка викликає відмирання до 99 % початкової кількості бактерій в воді, мВт/см <sup>2</sup> /с
<i>Escherichia coli</i>	9000–12000
<i>Aerobacter aerogenes</i>	9000–10000
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	4500–5000
<i>Micrococcus candidans</i>	9000–12000
<i>Sarcinia flava</i>	60000–65000
<i>Bacillus subtilis</i> (спорі)	30000–40000
<i>Bacillus megaterium</i> (спорі)	36000–40000
<i>Bacillus mycoides</i> (спорі)	36000–40000

Спори грибів більш стійкі, ніж міцелій. Зараз УФ-промені широко застосовують на практиці. Штучним джерелом ультрафіолетового випромінювання слугують аргонно-ртутні лампи низького тиску, які називають бактерицидними (БУВ-15, БУВ-30). Ультрафіолетовими променями дезінфікують повітря холодильних камер, лікувальних і виробничих приміщень. Обробка УФ-променями протягом 6 год знищує до 80% бактерій і плісняви, які перебувають у повітрі. Такі промені можуть бути використані для запобігання інфекції ззовні при розливі, фасовці та пакуванні харчових продуктів, лікувальних препаратів, а також для знезаражування тари, пакувальних матеріалів, устаткування, посуду (у підприємствах громадського харчування). Останнім часом бактерицидні властивості УФ-променів успішно застосовують для дезінфекції питної води. Стерилізація харчових продуктів за допомогою УФ-променів утруднюється низькою проникаючою здатністю, у зв'язку із чим дія цих променів проявляється тільки на поверхні або в дуже тонкому шарі. Однак відомо, що опромінення охолодженого м'яса, м'ясопродуктів подовжує строк їх зберігання у 2–3 рази. Пропонується застосовувати УФ-промені і для стерилізації плодкових соків та вин (у тонкому шарі). При такому "холодному"

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

способі стерилізації вино набуває кращої якості та довше зберігається без псування, порівняно із пастеризованим. Більш ефективна обробка з ультразвуком. Для деяких продуктів (наприклад, для вершкового масла, молока) стерилізація УФ-променями неприйнятна, тому що у результаті опромінення погіршуються смакові та харчові властивості продуктів [62].

В екологічному відношенні найбільшу значимість представляє видима область спектра 390-710 нм (0,39-0,71 мкм), або фотосинтетично активна радіація (ФАР), яка поглинається пігментами хлоропластів і тим самим має вирішальне значення в житті рослин. Видиме світло потрібно зеленим рослинам для утворення хлорофілу, формування структури хлоропластів; впливає на газообмін і транспірацію, стимулює біосинтез білків і нуклеїнових кислот, підвищує активність ряду світлочутливих ферментів. Світло впливає також на розподіл і розтягнення клітин, ростові процеси і на розвиток рослин, визначає терміни цвітіння і плодоношення, надає формотворний вплив.

Усередині цих кордонів виділені спектральні діапазони з таими фізіологічними характеристиками:

• **280–320 нм** – погано впливає на ріст і розвиток рослин.

• **320–400 нм** – грає регуляторну роль у розвитку рослин, тому доцільно присутність цього випромінювання в невеликих кількостях (кілька відсотків) у загальному променистому потоці. У невеликих дозах вони мають потужну бактерицидну дію, сприяють синтезу у рослин деяких вітамінів, пігментів, а у тварин і людини – вітаміну D. Крім того, у людини вони викликають засмагу, який є захисною реакцією шкіри.

• **400–500 нм** («синій») – володіє як субстратним, так і регуляторним впливом, повинен входити до складу спектра фотосинтетичної активності радіації (ФАР) для вирощування рослин. Для дорослих рослин синій колір, зокрема, регулює ширину устиць листків та управляє їхнім рухом за сонцем, пригнічує ріст стебел.

• **500–600 нм** («зелений») – не є абсолютно необхідним для забезпечення фотосинтезу рослин, але завдяки своїй високій

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

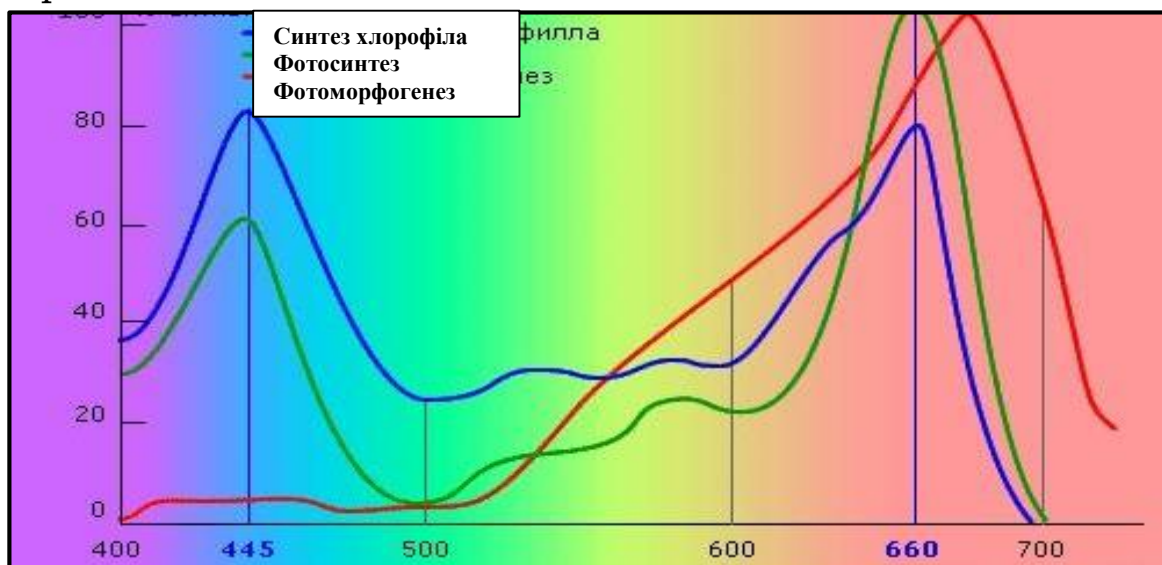
проникаючої здатності корисний для забезпечення фотосинтезу оптично щільних листків і густих посівів рослин.

• **600–700 нм** («червоний») – володіє як субстратним так і регуляторним впливом. Має входити до складу загального випромінювання для забезпечення високого фотосинтезу. Однак монохроматичне (однорідне) червоне світло може призводити до аномального росту і розвитку, а в ряді випадків і до загибелі деяких видів рослин.

• **700–750 нм** («дальній червоний») – має яскраво виражену регуляторну дію. У невеликих кількостях (кілька відсотків) повинен входити до складу загального випромінювання.

• **більше 1000 нм** – тільки тепловий вплив.

Більш наочно вище перераховане можна побачити на такій діаграмі:



**Рис. 9.19. Вплив різної довжини світла на активність рослин**

**Радіоактивне випромінювання.** Розщеплення атомних ядер радіоактивних елементів супроводжується випромінюванням  $\alpha$ -променів,  $\beta$ -променів (високошвидкісні електрони) і  $\gamma$ -променів (короткохвильові рентгенівські промені). Енергія квантів радіоактивних випромінювань дуже висока, у зв'язку з чим вони хімічно й біологічно високо активні, при цьому  $\gamma$ -промені менш активні, ніж  $\alpha$ - і  $\beta$ -промені. Характерною ознакою радіоактивних випромінювань є їх здатність викликати

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

іонізацію атомів та молекул (утворюються позитивно й негативно заряджені іони), яка супроводжується руйнуванням молекулярних структур. Мікроорганізми значно радіостійкіші, ніж вищі організми. Смертельна доза для них у сотні тисяч разів вища, ніж для тварин. Ефект дії іонізуючих випромінювань на мікроорганізми залежить від поглиненої дози опромінення. Дуже малі дози активізують деякі життєві процеси мікроорганізмів, впливаючи на їх ферментні системи, вони викликають спадкові зміни властивостей мікробів, що призводять до появи мутацій. З підвищенням дози опромінення обмін речовин порушується істотніше, спостерігаються різні патологічні зміни у клітинах (променева хвороба), які можуть призвести до їх відмирання [64]. При дозі нижчій за смертельну у мікроорганізмів ще може відновитись нормальна життєдіяльність опромінених клітин.

Різні структури й функції клітини мають неоднакову чутливість. Чутливі до дії іонізуючих випромінювань багато ферментних систем, мембранні структури, ядерний апарат, особливо ДНК, що впливає на функцію розмноження. Згубна дія радіоактивних випромінювань обумовлена багатьма факторами. Вони викликають радіоліз води у клітинах та субстраті. При цьому утворюються вільні радикали, атомарний водень, перекисі водню. Ці речовини, характеризуються високою хімічною активністю, вступають у взаємодію з іншими речовинами виникає велика кількість хімічних реакцій, не властивих клітині, яка нормально функціонує.

У результаті наступають незворотні порушення обміну речовин. Руйнуються ферменти, змінюються внутрішньоклітинні структури. Радіостійкість різних мікроорганізмів коливається в широких межах. Для вегетативних клітин бактерій згубна доза опромінення  $\gamma$ -променями лежить у межах від 10 тис. до 200 тис. рад, а для деяких навіть 1 млн рад (табл. 9.3).

**Таблиця 9.3. Вплив радіоактивного опромінення на життєдіяльність мікроорганізмів**

Вид бактерій	Доза опромінення, яка знижує кількість бактерій у 10 разів, Крад
--------------	--



## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

<i>Proteus vulgaris</i>	15–10
<i>Esherichia coli</i>	20–37
<i>Salmonella typhimuium</i>	20–70
<i>Clostridium perfringens</i>	120–200
<i>Bacillus subtilis</i>	130–300
<i>Micrococcus radiodurans</i>	210–290
<i>Staphilococcus aureus</i>	170–270
<i>Clostridium botulinum</i>	300–400

Чутливі до опромінення кишкова паличка, протей та сальмонели збудники харчових отруень. Багато бактерій роду *Pseudomonas* розповсюджені збудники псування м'ясних та рибних продуктів. Мікрококи відрізняються підвищеною стійкістю. Особливо радіостійкі спори бактерій, для їх загибелі необхідна доза від 500 тис. до 5 млн рад [10].

Смертельною дозою для більшості грибів та дріжджів є дози порядку сотень тисяч рад. Ступінь радіоураження мікроорганізмів одного виду змінюється залежно від віку клітин, складу середовища, потужності дози (дози опромінення за одиницю часу). На сьогодні поширене використання іонізуючого випромінювання у медицині, сільському господарстві, промисловості. Найбільш придатними для обробки сільськогосподарської сировини, харчових продуктів є  $\gamma$ -промені, які характеризуються найбільшою проникністю та не викликають появи у продукті "наведеної" радіації. Працями багатьох вітчизняних і зарубіжних учених науково обґрунтована можливість та ефективність опромінення  $\gamma$ -променями деяких швидкопсувних харчових продуктів для подовження строків їх зберігання. У зв'язку із високою радіостійкістю бактеріальних спор, для стерилізації харчових продуктів необхідні більші дози близько 4–5 Мрад. Однак такі дози викликають небажані зміни властивостей багатьох продуктів: кольору, запаху, смаку, рослинні продукти розм'якшуються. Тому розроблено дози  $\gamma$ -випромінювань для часткового знищення мікроорганізмів у

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

продуктах. Таку обробку нестерилізуючими дозами називають **радуризацією** [40].

Опромінення дозами у межах від 0,2 до 0,6 Мрад, не погіршує якості продуктів, у сотні разів знижує їх обнасінення мікроорганізмами та значно подовжує строк зберігання, особливо при комбінації з холодом. На ефективність опромінення великий вплив має первинне обнасінення продукту мікроорганізмами. У радуризованих продуктах, як показали гігієнічні дослідження й експерименти на тваринах, токсичні для людини та канцерогенні речовини, не утворюються. Однак радуризація харчових продуктів у нашій країні дозволяється органами охорони здоров'я з великою обережністю. Для впровадження у практику харчової промисловості будь-якого нового способу обробки харчового продукту потрібно всебічне доведення нешкідливості обробленого продукту та відсутності зниження його харчової цінності, органолептичних властивостей.

**Радіохвилі.** Це електромагнітні хвилі, які характеризуються відносно великою довжиною від міліметрів до кілометрів і частотами від  $3 \times 10^4$  до  $3 \times 10^{11}$  герц (Гц). Проходження коротких ультрарадіохвиль (з довжиною від 10 м до мм) через середовище викликає у ньому виникнення змінних струмів високої (ВЧ) і надвисокої частоти (НВЧ). В електромагнітному полі електрична енергія перетворюється в теплову. Характер нагрівання у полі ВЧ і НВЧ відрізняється від звичайних способів нагрівання та має ряд переваг. Об'єкт (продукт) нагрівається швидко і рівномірно по всій масі. Наприклад, воду у склянці можна довести до кипіння протягом 2–3 с, риба (1 кг) вариться протягом 2 хв, м'ясо (1 кг) – 2,5 хв, курка – 6–8 хв.

Відмирання мікроорганізмів у електромагнітному полі високої інтенсивності настає у результаті теплового ефекту, але повністю механізм дії НВЧ-енергії на мікроорганізми не розкрито. Деякі дослідники вважають, що існує специфічний вплив електромагнітних хвиль. Установлено, що НВЧ-поля малої інтенсивності, яка не викликає нагрівання середовища, впливають на деякі фізіологічні й біохімічні властивості мікробних клітин. Наводяться дані про загибель деяких бактерій

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

та дріжджів у НВЧ-полі за 35–40 °С. Завдяки специфічним особливостям цього способу нагрівання його застосовують для пастеризації та стерилізації харчових продуктів, зокрема плодово-ягідних консервів (компотів, джемів, фруктів соків та ін.). Порівняно зі звичайною паровою стерилізацією у автоклавах, використання способу НВЧ плоди і ягоди (нагрівання 1–3 хв до температури 90–100 °С) сприяє кращому зберіганню природних властивостей (аромат, смак, консистенцію, вітамінність) та забезпеченню стерильності [30].

Останніми роками надвисокочастотна електромагнітна обробка харчових продуктів дедалі більше застосовується в харчовій промисловості й громадському харчуванні (для варіння, сушіння, випічки, розігрівання, розморожування та ін.). Залишкової мікрофлори не більше, ніж у продукті, обробленому традиційним способом: у складі її переважають спороносні бактерії та мікрококи. Для кожного виду продукту потрібні оптимальні режими НВЧ-нагрівання, тому що мікрофлора за складом може бути досить різною, з різною чутливістю [5].

**Ультразвук.** Ультразвуком називають механічні коливання із частотами більш 20 000 коливань за секунду (20 кГц). Коливання такої частоти перебувають за межами чутливості людини. УЗ-хвилі можуть поширюватись у твердих, рідких та газоподібних середовищах. Вони мають велику механічну енергію й викликають ряд фізичних, хімічних та біологічних явищ. За допомогою УЗ можна викликати розпад високомолекулярних сполук, коагуляцію білків, інактивацію ферментів та токсинів, руйнувати повністю або частково багатоклітинні та одноклітинні організми, зокрема мікроорганізми. Ефективність дії залежить від природи організмів, інтенсивності УЗ-енергії та частоти коливань. Згубно діє на мікроорганізми УЗ тільки певної потужності, нижче якої навіть тривала їх дія не призводить до летального (смертельного) ефекту, а викликає певні зміни морфологічного та фізіологічного характеру. УЗ малої потужності прискорюють деякі фізіологічні процеси, підвищують ферментативну активність, викликають механічний поділ скупчень клітин. Сарцини та стрептококи розпадаються на

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

окремі життєздатні клітини. Бактерицидна дія ультразвуку починає проявлятися при інтенсивності 1,0–0,5 Вт/см<sup>2</sup> т та частоті коливань порядку десятків кілогерц. Різні мікроорганізми мають неоднакову чутливість до впливу ультразвуку: штами навіть одного виду проявляють різну стійкість. Бактерії більш чутливі, ніж дріжджі, при цьому кокоподібні форми більш стійкі, ніж паличкоподібні. Спори бактерій значно стійкіші, ніж вегетативні клітини, дикі дріжджі більш резистентні, ніж культурні. Ефективність дії УЗ при одній і тій самій інтенсивності та частоті коливань залежить від тривалості впливу, хімічного складу середовища, яке опромінюється, його в'язкості, рН, температури [2; 64 ]. Великого значення набуває і кількість бактерій в об'єкті, який обробляють: чим їх більше, тим тривалішою повинна бути обробка. Природу бактерицидної дії ультразвуку повною мірою ще не розкрито. Очевидно основною причиною є, кавітаційний ефект. При поширенні у рідині УЗ-хвиль відбувається швидкозмінне розрідження та стискання частинок рідини. При розрідженні у середовищі утворюються дрібні порожнисті простори – "пухирці", що заповнюються парами навколишньої рідини та газами. При стисканні, у момент захоплення кавітаційних "пухирців", виникає потужна гідравлічна ударна хвиля, яка викликає руйнівну дію. Загибель мікроорганізмів залежить не тільки від механічної, але і від електрохімічної дії УЗ-енергії. У водному середовищі відбувається іонізація молекул води та активація розчиненого у ній кисню. При цьому утворюються речовини, які характеризуються великою реакційною здатністю, які зумовлюють ряд хімічних процесів, що негативно впливають на живі мікроорганізми. Завдяки специфічним властивостям, УЗ широко застосовують у різних областях техніки та технології багатьох галузей народного господарства. Проводяться дослідження з застосування УЗ-енергії для стерилізації питної води, харчових продуктів (молока, фруктових соків, вин), миття та стерилізації [29; 14 ].

**ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ**

## ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ



1. Чим відрізняються термофіли, психрофіли і мезофіли?
2. Сутність пастеризації та стерилізації. Чим вони відрізняються між собою і від чого залежить їх ефективність?
3. Як поділяються мікроорганізми залежно від потреби їх у воді?
4. Дати визначення поняттю „ стан анабіозу”.
5. Поділ мікроорганізмів залежно від осмотичного тиску.
6. Що таке галофіти?
7. Назвіть види променевої енергії.
8. Що таке радуризація?
9. З якою метою використовують ультразвук?

### ЛІТЕРАТУРА ДО РОЗДІЛУ 9

1. Алексеев, О. О. Симбіоз *bradyrhizobium japonicum* і *glycine hispida* за дії абіотичних факторів. *Сільське господарство та лісівництво*. В. 2015. № 1. С. 126–136.
2. Андрейцев А.К. Основи екології. Вища школа. Київ, 2001. 358 с.
3. Бардов В.Г., Федоренко В.І., Білецька Е.М. Основи екології: Підручник для студ. вищих навч. закладів.. Вінниця. Нова Книга, 2013. 424 с.
4. Березовський А.В., Харенко М.І., Хомин С.П. Фізіологія та патологія розмноження дрібних тварин: навч. посіб. Суми. Полісся, 2017. 392 с.
5. Білявський Г.О., Фурдуй Р.С., Костіков І.О. Основи екологічних знань. Київ. Либідь, 2000. 320 с.
6. Бобильов Ю.П., Бригадиренко В.В., Булахов В.Л., Гайченко В.А., Гассо В.Я., Дідух Я.П., Івашов А.В., Кучерявий В.П., Мальований М.С., Мицик А.П., Пахомов О.Є., Царик Й.В., Шабанов Д.А. Екологія. Харків. Фоліо, 2014. 672 с.
7. Болтянський Б.В., Скляр О.Г., Скляр Р.В., Болтянська Н.І., Дереза С.В. «Енерго- та ресурсозбереження в тваринництві»: підручник. Київ. Видавничий дім «Кондор», 2020. 410 с.
8. Боярин М.В., Нетробчук І.М. Основи гідроекології: теорія й практика. Луцьк. Вежа-Друк, 2016. 365 с.

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

9. *Брайон О.В., Панюта О.О., Паршикова Т.В., Славний П.С.* Контрольні запитання та тести з нормативного курсу «Анатомія рослин». Київ. ВПЦ «Київський університет», 2003. 35 с.
10. *Волкогона В.В.* Експериментальна ґрунтова мікробіологія. Аграрна наука. Київ, 2010. 464 с.
11. *Глухова С.А., Шиндер О.І., Михайлик С.М.* Трав'янисті рослини в колекції Сирецького дендрологічного парку та їх використання в озелененні. *Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія: Лісівництво та декоративне садівництво.* 2016. Вип. 255. С. 218–227.
12. *Голуб Н.Б., Воевода Д.В.* Використання водоростей для одержання енергоносіїв (утилізація CO<sub>2</sub>). *Інтегровані технології та енергозбереження.* 2012. № 4. С. 18–22. URL: [http://library.kpi.kharkov.ua/files/JUR/ite\\_2012\\_4.pdf](http://library.kpi.kharkov.ua/files/JUR/ite_2012_4.pdf).
13. *Гуляев В.М., Волошин М.Д.* Екологічна біотехнологія. Навч. посіб. для студ. спеціал. 7.91607 – Біотехнологія. Дніпро, 2002. 126 с.
14. *Джигирей В.С., Сторожук В.М., Яцюк Р.А.* Основи екології та охорона навколишнього природного середовища (Екологія та охорона природи). Львів. Афіша, 2000. 272. с.
15. *Євлаш В.В., Газзаві-Рогозіна Л.В., Бикова А.С., Циганков О.В.* Технічна мікробіологія: практикум для здобувачів вищої освіти. Харків. НТУ «ХПІ», ХДУХТ, 2020. 180 с.
16. *Запольський А.К., Салюк А.І.* Основи екології. Київ. Вища школа, 2001. 358 с.
17. *Зеркалов Д.В.* Екологічна безпека: управління, моніторинг, контроль: посібник. Київ. КНТ: Дакор: Основа, 2007. 408 с.
18. *Золотарьова О.К., Шнюкова Є.І., Сиваш О.О., Михайленко Н.Ф.* Перспективи використання мікроводоростей у біотехнології. Київ. Альтерпрес, 2008. 234 с.
19. *Кічук Н.С.* Гідрохімія поверхневих і підземних вод: методичні вказівки до самостійної роботи студента. Одеса. ОДЕКУ, 2015. 30 с.

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

20. Кляченко О.Л., Лісовий М.М., Кваско О.Ю. Основи біорізноманіття: підручник. Київ. Національний університет біоресурсів і природокористування України, 2022. 300 с.
21. Кривцова М.В., Ніколайчук М.В. Екологія мікроорганізмів: навч. посіб. ДВНЗ Ужгород, "Ужгородський національний університет", 2011. 184. с.
22. Курченко І.М., Жданова Н.М., Антоняк Г.Л., Калинець-Мамчур З.І., Дудка І.О., Бабич Н.О., Панас Н.Є. Екологія грибів. *Мікробіологічний журнал*. 2015. Том. 77. № 3. С. 53–54.
23. Кучерявий В.П. Екологія. Львів. Світ, 2000. 500 с.
24. Лисенко Г.М. Загальна екологія: навч.-метод. посіб. для студ. біолог. спеціал. Ніжин. НДУ ім. М. Гоголя. 2017. 103 с.
25. Лисенко Г.М., Пасічник С.В. Екологія тварин: навч.-метод. посібн. для студентів біолог. Спеціал. Ніжин. НДУ ім. М. Гоголя, 2017. 35 с.
26. Лисенко В.П., Мірошник В.М., Болбот І.М., Лендел Т.І. Температура рослини як параметр для регулювання. *Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія: Техніка та енергетика АПК*. 2015. Вип. 209 (1). С. 64–71.
27. Лук'янова Л.Б. Основи екології. Київ. Вища школа, 2000. 327 с.
28. Марценюк В.М. Особливості регуляції енергозабезпечення адаптації риб до дії абіотичних та антропогенних чинників (*Doctoral dissertation*, ступеня канд. біол. наук). Київ, 2019.
29. Мірошник Д., Гришко І.А., Галицький О.С. Вплив ультразвукової кавітації на життєдіяльність мікроорганізмів. *Інновації молоді в машинобудуванні*. 2020. № 2. С. 366–370.
30. Михайлова К.А., Тележенко Л.М., Штена Є.П., Колесніченко С.А. Застосування електромагнітної обробки в СПА-харчуванні. *Харчова наука і технологія*. 2012. № 1. С. 16–19.
31. Мовчан С.І., Сухаренко О.І. Якість водних ресурсів – запорука екологічної безпеки. Матер. VI – ої науково – практ. конф. «Меліорація та водовикористання – практичне використання водних ресурсів – запорука суттєвих успіхів у водогосподарського комплексу країни». Дніпрорудне. ЗГГМЕ., 2017. С. 45–50.

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

32. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. Київ. Либідь, 2005. 808 с.
33. Ничик О.В., Штангеева Н.І., Носенко В.Є. Вплив ультразвукових коливань та ультрафіолетового опромінення на мікробіологічну забрудненість цукровмісних розчинів. *Харчова і переробна промисловість*. 2002. № 4-5. С. 24–25.
34. Ожередова І.П., Парнікоза І.Ю., Пороннік О.О., Козерецька І.А., Демидов С.В., Кунах В.А. Механізми адаптації судинних рослин антарктики до абіотичних факторів довкілля. *Цитология и генетика*. 2015. Т.49. № 2. С. 72–79.
35. Озарків О.І., Копій А.І., Тереля І.П. Особливості визначення показників поглинання та розсіювання сонячного випромінювання в слабо поглинальних середовищах: зб. наук.-техн. праць. *Наук. вісник Національного лісотехн. ун-ту України*. 2012. Вип. 22 (13). С. 93–97.
36. Ольховська Ю.Д. Трихотомія статика–динаміка–історія в концепції ІО Бодуена де Куртене. *Молодий вчений*. 2016. № 12(1). С. 342–346.
37. Пахомова О.Є. Екологія: підручник для студентів вищих навчальних закладів. Харків. Фоліо, 2014. 666 с.
38. Панюта О.О., Ольхович О.П. Анатомія рослин. Київ. Рада, 2009. 272 с.
39. Півень С.М. Фізіологія обміну речовин і енергії. Терморегуляція: навч. посіб. Суми. СумДУ, 2020. 85 с.
40. Пількевич Н.Б., Боярчук О.Д. Мікробіологія харчових продуктів: навч. посібник для студ. вищих навч. заклад. Луганськ, Альма-матер. 2008. 152 с.
41. Подорванов В.В. Термогенез у рослин. *Український ботанічний журнал*. 2014. Вип. 71. № 1. С. 96–103. URL: <http://dspace.nbuv.gov.ua/bitstream/handle/123456789/174938/19-Podorvanov.pdf?sequence=1>.
42. Поп С.С. Природні ресурси Закарпаття. – 3-є вид., допов. “Карпати”. Ужгород, 2009. 340 с.
43. Пикалюк В.С., Омельковець Я.А., Сологор К.А., Білецька М.Г., Лихотоп Р.Й., Пикалюк В.С., Шварц Л.О. Порівняльна анатомія хребетних тварин: Навч. посіб. РВВ “Вежа” Волин. держ. ун-ту ім. Лесі Українки. Луцьк, 2003. 208 с.



**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

44. *Приседський Ю.Г.* Стійкість рослин (підручник для студентів спеціальності «Біологія» вищих навчальних закладів). ДонНУ імені Василя Стуса. Вінниця ТОВ «Нілан-ЛТД», 2017. 252 с.
45. *Притула Н.М.* Екологія: навч. посіб. для здобув. ступ. вищ. осв. бакал. спеціал. «Готельно-ресторанна справа», освіт.-проф. прогр. «Готельно-ресторанна справа». Запоріжжя. ЗНУ, 2022. 167 с.
46. *Рильський О.Ф., Петруша Ю.Ю., Домбровський К.О.* Екологічна біотехнологія: навчал. посіб. для здобувач. третього рівня вищ. осв. (ст. док. філософ.) освіт.-наук. програми «Екологія». Запоріжжя. ЗНУ, 2023. 83 с.
47. *Славов В.П., Високос М.П.* Зооекологія: підручник. Житомир. Вид-во ЖДУ ім. І. Франка., 2011. 480 с.
48. *Снежкін Ю.Ф., Шапар Р.О.* Енергоефективне обладнання для зневоднення термолабільних матеріалів. *Теплофізика та теплоенергетика*. 2020. Вип. 42.(2). С. 5–17. DOI: <https://doi.org/10.31472/ttpe.2.2020.1>
49. *Ткачук О.П., Шкатула Ю.М., Титаренко О.М.* Сільськогосподарська екологія: навч. посіб. Навч. посіб. для студ. галузі знань 10 «Природничі науки» спец. 101 «Екологія», Вінниця. ВНАУ, 2020. 542.
50. *Уваєва О.І., Коцюба І.Г., Єльнікова Т.О.* Гідробіологія: навчальний посібник. Державний університет «Житомирська політехніка». Житомир, 2020. 196 с.
51. *Філімонов В.І.* Терморегуляція: навч.-метод. посіб. для практич. занять студентів мед. ф-ту. Запоріжжя. ЗДМУ. 2015. 75 с.
52. *Чайка М.Ю.* Особливості зберігання харчових продуктів у замороженому вигляді. Матеріали VI всеукраїнської студентської науково-технічної конференції „Природничі та гуманітарні науки. Актуальні питання“. 2013. Вип. 1. С. 271–271.
53. *Чаплигіна А.Б.* Еколого-етологічні адаптації фонових наземногніздних горобцеподібних лісових птахів до трансформованого середовища Лівобережної України. *Бранта: Збірник наукових праць Азово-Чорноморської орнітологічної станції*. Мелітополь, 2013. Вип. 16. С. 107–114. URL:

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

<http://dspace.nbuu.gov.ua/bitstream/handle/123456789/105344/08-Chaplygina.pdf?sequence=1>

54. Чепурда Г.М., Беляєва С.С. Переваги технології ліофілізації продуктів харчування для активних туристів. Матеріали XIII Міжнародної науково-практичної конференції «Туристичний та готельно-ресторанний бізнес в Україні: проблеми розвитку та регулювання». Держ. технол. ун-т, 2022. Т. 1. С. 4–6.

55. Черниш Є.Ю., Яхненко О.М. Систематика мікроорганізмів в екології: навч. посіб. Суми. Сумський державний університет, 2019. 63 с.

56. Юлевич О.І., Крамаренко С.С., Пищенко В.В. Фізіологія тварин. Миколаїв. МНАУ, 2021. 96 с.

57. Ямборко Г.В., Соловійова І.Л. Ефективність різних способів зберігання промислових штамів бактерій роду *Lactobacillus*. *Мікробіологія і біотехнологія*. 2007. С. 53–59. DOI: [https://doi.org/10.18524/2307-4663.2007.1\(1\).107776](https://doi.org/10.18524/2307-4663.2007.1(1).107776).

58. Ярчук І.І. "Щодо визначення терміну" морозостійкість рослин. *Таврійський науковий вісник*. 2012. С. 162–165.

59. Barton., Larry L., Diana E. Northup. *Microbial ecology*. John Wiley & Sons, 2011. 395 p.

60. Bona F., Franchino M., Comino E., and oth. Growth of three microalgae strains and nutrient removal from an agrozootechnical digestate. *Chemosphere*, 2013. Vol. 92(6). P. 738–744. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2013.04.023>.

61. Lederoun D., Vandewalle P., Lalèyè P.A. Reproductive biology of the African lungfish *Protopterus annectens annectens* (Owen, 1839) in the Mono River basin of Benin, West Africa. *Journal of fisheries and Environment*, 2020. Vol. 44(3). P. 19–31.

62. Margesin R., Miteva V. Diversity and ecology of psychrophilic microorganisms. *Research in microbiology*, 2011. Vol. 162(3). P. 346–361. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2010.12.004>

63. Mehrabadi A., Farid M.M., Craggs R. Effect of CO<sub>2</sub> addition on biomass energy yield in wastewater treatment high rate algal mesocosms. *Algal Res*, 2017. Vol. 22. P. 93–103. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.algal.2016.12.010>

**ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРООРГАНІЗМІВ  
ЗА ВПЛИВУ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ**

---

64. Peñalver-Alcalá A., Álvarez-Rogel J., Conesa H.M., González-Alcaraz M.N. Biochar and urban solid refuse ameliorate the inhospitality of acidic mine tailings and foster effective spontaneous plant colonization under semiarid climate. *Journal of Environmental Management*, 2021. P. 292. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112824>
65. Podorvanov V.V. Thermogenesis in plants. *Ukrainian Botanical Journal*. 2014. Vol. 71(1). P. 96–103.
66. Zyska B.J. Problems of microbial deterioration of materials in Eastern Europe. *Inter. Biodeter. and Biodegr.* 2002. Vol. 49. P. 73–83.

## **КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

Взаємодія рослин з патогенними мікроорганізмами включає в себе ряд фізіолого-біохімічних процесів, спрямованість, інтенсивність і кінцевий результат яких визначається діяльністю регуляторних механізмів двох антогоністичних біологічних систем. Характер взаємодії залежить від виробленого в процесі еволюції генетично зумовленого рівня стійкості господаря і патогенності збудника [10].

### **10.1. ЕКОЛОГІЧНА НІША ТА УМОВИ, ЩО ЗАБЕЗПЕЧУЮТЬ ІСНУВАННЯ ВИДУ**

**Екологічна ніша** – це просторове і трофічне положення популяції виду, яке вона займає в екосистемі, комплекс її зв'язків з популяціями інших видів і вимог до фізичного середовища мешкання. Термін "**екологічна ніша**" вперше був введений американським ученим І. Грінеллом у 1917 р. який розумів її як функціональну роль і місце організму в угрупованні. Інше визначення поняття екологічна ніша дав Чарльз Елтон (1933). Під цим поняттям він розумів не лише певні умови середовища, але й спосіб життя і спосіб добування їжі організмами [30].

Найбільше знайшло трактування ніші Джорджем Хатчинсоном (1957). Він визначив нішу як весь діапазон умов, за яких живе і відтворює себе особина або популяція.

За структурою екологічні ніші поділяють на:

1. **Топічна** (просторова) – параметри існування організму у просторі, в тому числі і просторі екологічних факторів (просторове розташування особин, просторове розташування відносно градієнта умов середовища, приуроченість до певного виду субстрату, ярусу (рис. 10.1).



**Рис. 10.1. Топічна (просторова) екологічна ніша**

Просторова (топічна) ніша залежать:

## КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

1. Від географічного положення,
2. Клімату,
3. Рельєфу,
4. Ресурсів (світла, води, укриттів, будівельного матеріалу).

2. **Трофічну** – характерні особливості живлення виду, місце виду у трофічній мережі біоценозу.

**Трофічна ніша.** Трофічна ніша виду визначається особливостями його харчування, водночас різні види можуть займати те саме місце проживання. Білка живе в кронах дерев і харчується насінням та плодами, а от лось живиться зеленими рослинами. Жирафи об'їдають листки дерев на висоті 5–6 м, антилопи дик-дики їдять молоді листки з невеликих чагарників, антилопи гну харчуються злаками, зебри обривають верхівки високих трав, газелі вискубують найнижчі трави (рис.10.2).



**Рис. 10.2. Різні трофічні ніші лісового біоценозу**

3. **Термальна** – відношення виду до температурного фактора. Подібно до температурного фактора, може бути виділена ніша за будь-яким екологічним чинником.

4. **Часова** – зміна фізіологічної активності або переміщення особин у просторі та часі.

5. **Багатомірна ніша** – характеризує діапазон можливості існування виду (зона толерантності) за кількома екологічними факторами.

Характеристики екологічної ніші містить два виміри – ширину ніші та ступінь перекривання ніші із сусідніми (рис. 10.3) [19].

## КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА



**Рис. 10.3. Характеристики екологічної ніші**

Розширюватися або звужуватися екологічна ніша може через вплив інших видів. За відсутності тиску інших видів (конкурентів, хижаків, паразитів тощо) екологічна ніша може бути ширшою. Між популяціями видів з подібними екологічними вимогами, що мешкають в одному біогеоценозі, конкуренція загострюється. Наслідком такої конкуренції є або витискання одного виду іншим, або зниження її гостроти завдяки розходженню вимог обох видів щодо характеру їжі, просторового розміщення, часу розмноження тощо. На графіку, що ілюструє екологічні ніші двох конкуруючих видів, гостроту конкуренції демонструє ступінь їхнього перекривання. Високий ступінь перекривання екологічних ніш видів, які конкурують, унеможливає їхнє спільне існування в одній екосистемі. Співіснувати в одному біогеоценозі дає можливість розходження екологічних ніш конкуруючих видів (рис. 10.4).



**Рис. 10.4. Екологічні ніші двох конкуруючих видів**

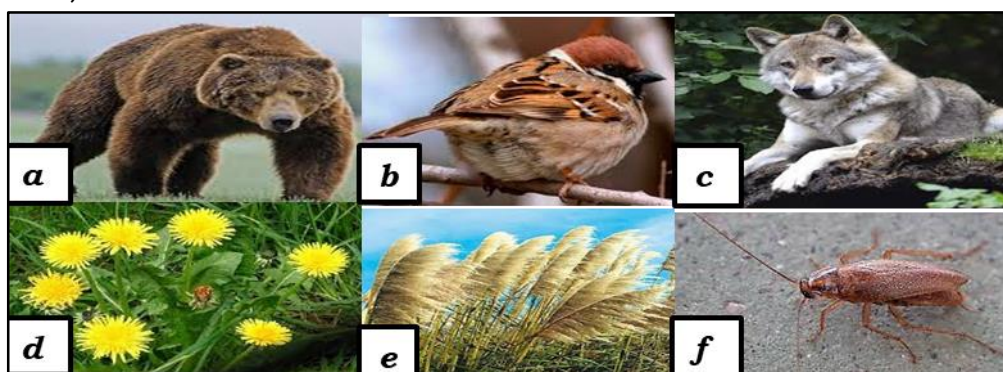
## КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

За просторового диференціювання види з подібними екологічними вимогами в одному біогеоценозі розподіляються по різних мікромісцеіснуваннях [19].

Екологічні ніші можуть розходитися в часі. Розходження екологічних ніш двох видів із подібними екологічними вимогами може створити передумови для вселення в екосистему нового виду.

Правило обов'язковості заповнення екологічної ніші стверджує, що екологічна ніша не може бути тривалий час не зайнятою: якщо вона звільнилася, то зазвичай заповнюється іншим видом з подібними екологічними вимогами. Якщо в певному місцеіснуванні виникають вільні ділянки їх заселяють здебільшого нові види, а не ті, що мешкали там раніше. Згодом види, які заселили такі ділянки, можуть витискатися більш конкурентоспроможними. А «першопоселенці» можуть переселятися на нові незаселені ділянки.

**Екологічно пластичні та екологічно непластичні види.** За комплексом адаптацій до середовища мешкання види поділяють на екологічно пластичні та екологічно непластичні. Екологічно пластичні види мають широку норму реакції, тобто вони добре пристосовані до різних умов середовища мешкання. Їм притаманний високий адаптивний потенціал. Саме такі види здатні заселяти нові місця проживання або ті, які дуже змінилися (рис. 10.5).



(a – бурий ведмідь, в – вовк звичайний, с – горобець польовий, d – очерет звичайний, e – кульбаба лікарська, f – тарган-прусак)

## КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

Вузька спеціалізація екологічно непластичних видів забезпечує максимальне використання певних ресурсів середовища мешкання, але водночас знижує здатність виду пристосовуватися до нових умов, знижуючи його екологічну пластичність (рис. 10.6).



**Рис. 10.4. Екологічно непластичні види:**

**a – форель струмкова, e – коала сіра, c – велика панда**

Певний вид не може однаково добре пристосуватися до всього комплексу умов довкілля. На відміну від спеціалізованих видів (екологічно непластичних), екологічно пластичним видам притаманні неповні адаптації до дії окремих екологічних чинників. Це називають адаптивним компромісом.

Гіпотезу адаптивного компромісу запропонував відомий зоолог і палеонтолог Олександр Расніцин (народ. 1936). Вона базується на тому, що адаптації організмів не можуть бути абсолютно досконалими, вони лише відносні. Організмам доводиться адаптуватись не до одного певного чинника, а до цілого їхнього комплексу. Тому добра адаптованість до дії одного екологічного фактора не означає такої самої пристосованості до дії іншого [30].

Слід також враховувати явище взаємодії екологічних факторів. В організмів з високим рівнем організації різні частини тіла пов'язані не тільки просторово, а й функціонально. Тому зміна в процесі еволюції одного органа може спричинити зміни й інших, функціонально пов'язаних з ним. Однак такі зміни не завжди мають адаптивний характер і тому можуть знижувати загальну пристосованість організму. Образно кажучи, неможливо досягти ідеальної досконалості в усьому й відразу, чимось доводиться жертвувати, шукаючи адаптивний компроміс.



**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

Екологічно пластичні види не лише адаптуються до умов існування, які змінюються, але й самі здатні їх змінювати. Своєю діяльністю вони створюють умови для вселення в екосистему, що розвивається, інших видів, більш пристосованих до нових умов, створених попередниками, і тому більш конкурентоспроможних. Такі види здатні заступати види-попередники. Поступово в екосистемі починають переважати види, високоспеціалізовані до мешкання. Спеціалізація видів слугує адаптацією до більш повного використання певних ресурсів середовища й зменшення гостроти конкуренції з боку близьких за екологічними вимогами видів. Однак вона знижує екологічну пластичність виду (його адаптивний потенціал), що за зміни умов існування може призвести до його зникнення з певної екосистеми.

Екологічно непластичні види переважно входять до складу стабільних екосистем. Їхня еволюція зазвичай пов'язана з дією стабілізуючого добору. У процесі такої еволюції поступово формується генофонд популяції чи виду, який найбільше відповідає умовам мешкання.

Більшості патогенів властива як спадкова, так і модифікаційна мінливість. Для її створення у патогенів є декілька потужних механізмів. Їх здатність набувати нових ознак і втрачати колишні визначається рослиною-господарем і зовнішнім середовищем. Патогени здатні дуже оперативно змінюватися при будь-яких зовнішніх діях на патосистему. Зміна агроекологічних чинників, як от впровадження стійких сортів, досить часто призводить до зсувів норми реакції патогенів [33].

До головних механізмів мінливості грибів з некротрофним типом живлення належить:

а) **статева гібридизація** – в результаті чого відбувається рекомбінація генетичного матеріалу паразитів, і можуть виникати нові високопатогенні форми;

б) **мутації** – у паразитів мутації можуть бути спонтанними (не викликаними зовнішніми чинниками) та індукованими (викликаними зовнішніми чинниками). Мутації призводять до утворення нових рас і форм. Крім вірулентності, мутації можуть змінювати морфологічні властивості міцелію, його відношення до

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

температури, а також сприяти зростанню стійкості до фунгіцидів і антибіотиків;

в) **гетерокаріоз** – представляє собою головний механізм мінливості. В процесі розвитку гетерокаріотичного міцелію кількість ядер того чи іншого типу може варіювати залежно від зміни умов середовища, зумовлюючи таким чином адаптацію гриба до цих змін;

г) **парасексуальний цикл** – це дозволяє рецесивним генам справляти визначальний вплив на фенотип, а також розширити вірулентність грибів;

д) **мобільні генетичні елементи – транспозони** – доведено, що мутації деяких генів *F. oxysporum* пов'язані зі вставкою в них транспозону *Tc-mariner*, що змінює фізіологічні властивості гриба;

е) **дрейф генів** – це випадкові зміни частот генів, які відбуваються впродовж вегетаційного сезону і можуть бути викликані несприятливими умовами.

ж) **міграції** – наявність різних типів міграцій обумовлює появу вже сформованих нових видів патогенів, а також їх спеціалізованих форм, рас, штамів.

Усі некротрофні фітопатогени здатні більш-менш активно вегетувати в ґрунті. Генетична ізоляція між спеціалізованими формами і расами відбувається внаслідок дії різних механізмів: статева несумісність, втрата статевого процесу, вегетативна несумісність, яка супроводжується не лише різною спеціалізацією, але також розходженням по паразитарній і сапротрофній ніші. Отже, крім традиційних морфологічних видів, внаслідок швидкої еволюції з'являється велика кількість біологічних видів.

У фітопатогених грибів в умовах, при яких розмір популяції вищий за насичення середовища, зайві гени вірулентності підвищують пристосованість, внаслідок чого зростає чисельність популяції і її середня вірулентність. І навпаки, в умовах, при яких чисельність популяцій знижується, вірулентні та агресивні штами швидше вимирають, і в популяціях накопичуються штами з низькою паразитарною активністю [12].

## КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

Отже, в агрофітоценозах зростає швидкість розмноження, змінюються життєві цикли, агресивність і вірулентність фітопатогених грибів. З літератури зрозуміло, що однією з головних причин таких змін є сортові особливості рослин.

Одна із найважливіших властивостей живого організму є його мінливість. Саме вона забезпечує різноманітність організмів у процесі еволюційного розвитку. Залежно від природи мінливості розрізняють дві основні її форми: спадкову і неспадкову.

**Неспадкова, або фенотипова** (виникає без змін генотипу і не зберігається в разі статевого розмноження) (рис.10.7).



**Рис. 10.7. Фенотипова мінливість: а - Літня (ліворуч) і весняна (праворуч) форми сонцевичка змінного. У першій формі лялечки зимували за низьких температур, у другій – розвивалися без зимівлі. в – Суцвіття гортензії, яка виросла на лужному ґрунті (ліворуч) і кислому (праворуч).**

**Спадкова, або генотипова** (пов'язана зі зміною генотипу і тому зберігається в поколіннях). Спадкова мінливість може бути зумовлена або утворенням нових комбінацій алелів певних генів (комбінативна мінливість), що вже існують, або появою нових варіантів послідовностей нуклеотидів ДНК, зміною кількості гомологічних хромосом чи цілих хромосомних наборів (мутаційна мінливість).

**Мутаційна** (змінюється генотип унаслідок мутацій) (рис. 10.8).



## КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

**Рис. 10.8. Мутаційна мінливість (змінюється генотип унаслідок мутацій)**

**Комбінативна** (генотип змінюється внаслідок утворення нових комбінацій генів)(рис. 10.9).



**Рис.10.9. Комбінативна мінливість (генотип змінюється внаслідок утворення різної комбінації генів)**

### 10.2. ЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ІСНУВАННЯ ОРГАНІЗМІВ У СУЧАСНИХ БІОЦЕНОЗАХ

**Біоценоз** – це динамічна, здатна до саморегуляції система, компоненти якої (продуценти, редуценти і консументи) взаємозалежать один від одного. В біоценозі виділяють: зооценоз (сукупність тварин), фітоценоз (сукупність рослин), мікоценоз (сукупність грибів), мікроценоз (сукупність мікробів).

Кожен біоценоз має чітко визначений видовий склад. Найбільш багаті за видовим складом біоценози вологих тропіків, а найбідніші – біоценози холодних регіонів. Загальна кількість видів, що складає біоценоз характеризує його видове багатство. Загальна кількість видів, що входить до складу біоценозу, їх різноманітність залежить від місцезнаходження, кліматичних та едафічних умов біоценозу, а також від його історії розвитку.

Мікроміцети є невід’ємною складовою наземних біоценозів, у ґрунті вони виконують низку важливих функцій: здійснюють мінералізацію органічних речовин, беруть безпосередню участь у

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

розкладанні не тільки простих органічних сполук, але і складних за хімічною будовою речовин (наприклад, як от лігнін і хітин), беруть участь у процесах перетворення азоту і утворення гумусу в ґрунтах. Нині вивчення впливу певних чинників довкілля антропогенного походження на біосистеми різного рівня інтеграції (організмового і популяційного) є особливо актуальним для промислових регіонів України.

**Мікроміцети** – важливий компонент сапротрофного блоку в кругообігу речовин і енергії. Довготривала спільна історія наклала відбиток на морфологію, життєві цикли, популяційну структуру і угруповання рослин і грибів [11]. На відміну від природних фітоценозів, в агрофітоценозах має місце просторова однорідність рослин-господарів (монокультура чистолінійного сорту) у поєднанні з однорідністю умов життя. Це впливає на структуру грибних популяцій. Так, популяції некротрофних грибів, що розвивались в агрофітоценозах, характеризувались значно меншим морфологічним розмаїттям, ніж популяції природних ценозів [5].

Міграція видів фітопатогених грибів в агрофітоценози викликає важливі зміни в складі їх популяцій та прискорює темпи їх еволюції, яка відбувається за такими напрямками:

**а) загальне збільшення паразитарної активності (анагенез)** [3]. Зниження генетичного розмаїття рослин-господарів супроводжується зниженням генетичного розмаїття в популяціях паразитів, сприяє відбору найбільш пристосованих до умов агроценозів видів і рас. Їх чисельність при відсутності конкуренції з боку інших видів і рас та за наявності великої кількості однакових по сприйнятливості рослин швидко збільшується, що призводить до посилення еволюційних процесів у популяціях [4]. Так, гриби з роду *Fusarium*, виділені з орного шару, мають більш високу паразитарну активність, ніж види цих грибів із ґрунтів диких ценозів. Часто різкі зміни патогенності викликані інтродукцією патогенів у нові умови на штучні посадки високосприйнятливих видів, причому відбувається швидке зростання чисельності популяцій і відбір у них

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

агресивних рас. Вони відрізняються як за індивідуальними властивостями, так і за структурою популяцій [31].

**б) розходження по нішах (кладогенез).** Зниження варіацій умов існування, збільшення стабільності локальних місць життя при високій просторово-часовій різноманітності призводить до виникнення у багатьох видів грибів стабільного поліморфізму. В середині виду виникають форми, спеціалізовані до ураження окремих видів рослин (філогенетична спеціалізація), певних стадій життєвого циклу (онтогенетична спеціалізація) або певних органів (органотропна спеціалізація) [30]. Різна здатність патогенів до паразитизму визначаються їх генетичними й фізіологічними властивостями. На підвищення ефективності паразитизму в популяціях патогенів працює відбір, в результаті дії якого з'являються більш пристосовані, більш вірулентні форми паразитів. Недосконалі гриби належать до патогенів з широкою спеціалізацією (поліфаги) [17]. Однак детальне вивчення таких патогенів показало генетичну неоднорідність їх популяцій, відмінності в патогенності і вірулентності, а також фізіологічні особливості штамів. На інтенсивність проростання й ефективність зараження рослин може впливати інфекційне навантаження. Мінімальні інфекційні навантаження відрізняють облігатних паразитів із вузькою спеціалізацією від факультативних паразитів із широкою спеціалізацією [1]. На підставі даних літератури стає зрозумілим, що відмінності в патогенності, екологічні чинники, фаза розвитку рослини та її сортові особливості зумовлюють прояв і домінування певних клонів у популяціях грибів, що доцільно враховувати за вивчення їх взаємодії з рослинами різних сортів.

**Характер взаємодії популяцій фітопатогенних грибів з рослинами різних сортів в агрофітоценозах.** Стійкість сорту – це комплексна ознака, що представляє систему заходів, котрі перешкоджають спочатку проникненню, а потім поширенню інфекції в органах рослин завдяки морфолого-анатомічним бар'єрам та біохімічним особливостям метаболізму. Вирішальну роль у відносинах між рослинами та грибами з некротрофним

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

типом живлення в агрофітоценозах відіграє горизонтальна стійкість сортів [9].

Дія горизонтальної стійкості полягає в зниженні швидкості інфекції різними шляхами: менша кількість спор уражує листки і дає початок ураженням; ураження розвиваються повільніше; більше часу необхідно для формування нового покоління спор; кількість спор, що утворюються, значно менша. З іншого боку, швидкість поширення інфекції впливає на прояв вертикальної стійкості. Один з головних механізмів дії полягає в тому, що горизонтальна стійкість може зменшити кількість інокулюму, який зимує в рослинних рештках, й відповідно затримати початок епіфітотії в наступному році. Тому дуже важливо оцінювати сорти за їх впливом на чисельність фітопатогенів протягом вегетації для запобігання ризику виникнення епіфітотій [2].

Якщо патоген є сапротрофом, то раси, а відповідно й вертикальну стійкість, стабілізує сапротрофне середовище. Вважається, що у міру зростання здатності до паразитування знижується здатність до життя в сапрофітній фазі [40]. Отже, важливою ознакою впливу стійкості сорту на патогена є зміна його паразитарних властивостей, що доцільно враховувати при селекції рослин.

У теорію імунітету рослин покладено два головних механізми взаємодії патогена й господаря: стійкість вертикальна в тих випадках, коли для її подолання патоген повинен стати менш агресивним на сприйнятливих сортах; стійкість горизонтальна, коли для її подолання, патоген повинен стати на тих самих сприйнятливих сортах більш агресивним. Відповідно цьому як вертикальну, так і горизонтальну стійкість визначає насамперед тип захисного механізму господаря і спосіб нападу, який застосовує патоген для його подолання [22]. Це свідчить про те, що в оцінці стійкості сорту важливо враховувати зміну агресивності патогена.

Горизонтальна стійкість може приймати форму опіру проникненню росткових трубочок спор ще до того, як патоген закріпиться. Цей показник значно різниться у різних рас, а у

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

випадку з сапротрофами у різних патотипів грибів. Таким чином, подолати стійкість, яка вдвічі зменшує частину росткових трубочок, здатних проникати в рослину, зможе та раса, спорам якої властива вдвічі більша здатність до проростання. Раси можна класифікувати за агресивністю, відповідно здатності спор до проростання. Отже, в результаті подолання горизонтального типу стійкості патоген стає більш агресивним не лише на стійких, але й на сприйнятливих сортах. У випадку вертикальної стійкості підвищена вірулентність, що долає стійкість стійких сортів, не супроводжується підвищенням патогенності на сприйнятливих сортах [35].

В основі горизонтальної стійкості лежить стабілізуючий відбір, котрий діє проти екстремальних форм – генетичний гомеостаз [19]. Стабільність горизонтальної стійкості слід віднести за рахунок стабільності рас патогена, але не в тому розумінні, що вона виключає можливість виникнення нових або зникнення старих рас, а в тому, що вона підтримує стабільну рівновагу між всіма расами [25]. Отже, ознаками горизонтальної стійкості є слабка сприйнятливість до ураження, уповільнений розвиток міцелію в рослині і зменшення інтенсивності спороутворення. Найбільш ефективну дію горизонтальна стійкість має на довготривалу епіфітотію. Навіть слабке підвищення горизонтальної стійкості, тобто невелике зниження швидкості інфекційного процесу, може бути вирішальним для кінцевої чисельності збудника хвороби. З боку спороутворюючого гриба це пропорція (доля) спор, які, потрапивши на здорову тканину, можуть викликати ураження; латентний період, який являє собою час, необхідний для утворення спор у нових ураженнях; чисельність спор, що утворилися за одиницю часу в ураженнях; період інфекційності, протягом якого в ураженнях утворюються спори. Отже, стійкість знижує частку спор, що здатні викликати ураження, подовжує латентний період, знижує чисельність спор і тривалість спороутворення. Аналіз літератури свідчить, що фітопатогенним грибам складніше пристосуватися та змінити свою біологію щодо горизонтальної стійкості, ніж змінити вірулентність відносно вертикальної стійкості. Однак доведено,



**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

що адаптаційні реакції, які відбуваються в популяціях фітопатогенів, спрямовані на подолання стійкості рослин на різних рівнях організації грибів [29].

Умовно імунітет рослин поділяють на пасивний і активний. Пасивний імунітет являє собою властивість рослин перешкоджати проникненню патогена і розвитку його в тканинах рослини-господаря. Активний імунітет проявляється у вигляді комплексу біохімічних реакцій у відповідь на дію патогенних організмів або продуктів їх життєдіяльності. В одних випадках вони спрямовані на знешкодження токсичних виділень патогена, в інших – безпосередньо на знищення самого паразита [9].

Після проникнення грибів у рослину, на рівні плазмолемних клітин відбуваються процеси розпізнання, які включають механізми активного імунітету. При цьому екзогенні сигнали або еліситори зв'язуються рецепторами, і навіть у малих концентраціях здатні викликати каскад захисних реакцій рослини-господаря [39]. До факторів активного імунітету відносять реакцію надчутливості, активацію та перебудову діяльності ферментних систем, утворення фітоалексинів та фагоцитоз.

Зустрічаються дані, що внаслідок реакції надчутливості факультативні паразити, які здатні розвиватись у мертвих тканинах як сапротрофи, гинули в результаті отруєння утвореними токсинами [43]. Одним із головних показників пристосованості патогенів до обміну речовин рослини-господаря є імунологічно подібні компоненти білків. Крім того, доведено, що господар може змінити білковий обмін паразита. В результаті зараження рослина-господар утворює певні антибіотичні речовини – фітоалексини (пизатин, фазеолін, ізокумарин, хлорогенова або кавова кислота). Багато з відомих фітоалексинів є фенолами [38]. Отже, в процесі взаємодій фітопатогенних грибів з рослинами відбуваються фізіолого-біохімічні зміни в процесі розвитку мікроорганізмів на різних рівнях їх організації. Це свідчить про необхідність пошуку показників, які дадуть

## **КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

можливість оцінити екологічні ризики таких змін та попередити їх виникнення.

### **10.3. НАУКОВІ ТА ОРГАНІЗАЦІЙНІ ОСНОВИ ЗБЕРЕЖЕННЯ БІОБЕЗПЕКИ В БІОЦЕНОЗАХ**

Біобезпека є однією з найважливіших складових екологічної та національної безпеки України. Нині в країні існує тенденція до посилення негативного впливу біологічних чинників на населення та довкілля, можливість виникнення загроз біологічного походження, пов'язаних з розвитком сучасних біотехнологій та появою синтетичної біології, проявами біотероризму, відсутністю чітко визначеної процедури провадження генетично-інженерної діяльності тощо. Якісна відмінність біологічного виду забруднення від інших полягає у здатності його компонентів до розмноження, адаптації та передачі спадкової інформації в довкіллі, що надає характерові цього впливу таких рис, як мобільність і агресивність і робить його особливо небезпечним. Реалізацію державної політики у сфері забезпечення біологічної безпеки планується здійснити шляхом створення та ефективного функціонування національної системи біологічної безпеки та біологічного захисту, яка передбачатиме прогнозування, профілактику, ідентифікацію та протидію існуючим загрозам біологічного походження, ліквідацію наслідків надзвичайних ситуацій у результаті впливу небезпечних біологічних чинників довкілля, можливих актів біотероризму.

Розв'язання проблеми можливе шляхом: удосконалення єдиної національної системи виявлення біологічних загроз, що передбачає створення опорних Центрів у адміністративних одиницях України; удосконалення законодавства України, що регулює питання біологічної безпеки та біологічного захисту; удосконалення механізму державного регулювання, здійснення контролю і забезпечення координації взаємодії центральних органів виконавчої влади, органів місцевого самоврядування, органів управління потенційно небезпечними об'єктами та суб'єктів господарювання, у власності або користуванні яких перебувають об'єкти підвищеного епідемічного ризику,

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

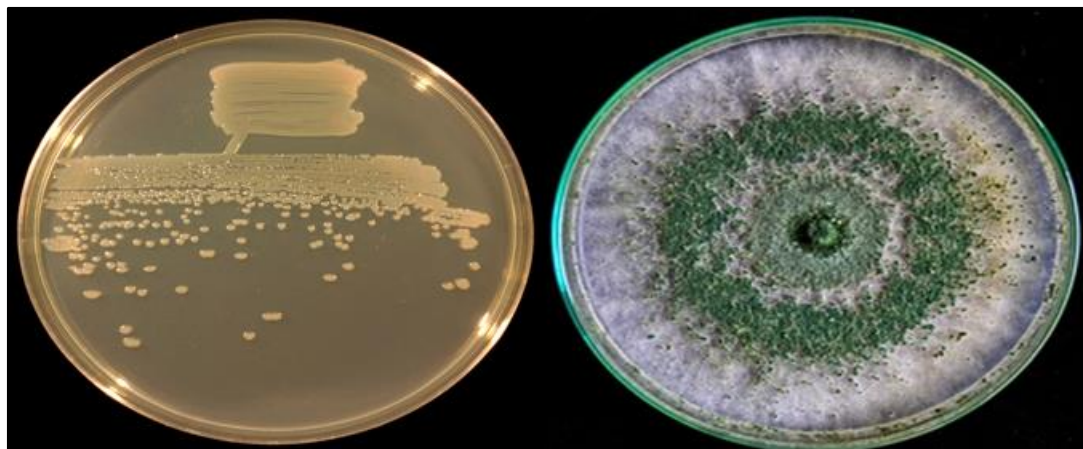
удосконалення системи підготовки, перепідготовки фахівців з біологічної безпеки та біологічного захисту, розвитку нормативно-правової та методичної, науково-виробничої та матеріально-технічної бази інформаційного забезпечення заходів, зокрема підвищення рівня інформування населення, забезпечення створення умов для підготовки фахівців різних кваліфікацій, а також для впровадження органами виконавчої влади інструментів управління ризиками негативного впливу небезпечних біологічних чинників на біосферу та навколишнє природне середовище [14].

На сьогодні продовольча безпека України пов'язана з підвищенням продуктивності та якості насіння зернових колосових культур. Значну увагу вчених привертають екологічні особливості мікроміцетів, які під дією екологічних факторів навколишнього середовища здатні забезпечувати рекомбінацію генетичного матеріалу, дає змогу їм постійно пристосовуватися до умов довкілля, набувати резистентності до фунгіцидів. Це не лише призводить до втрат урожаю, але й значно погіршує посівну і харчову якість зерна та сприяє біологічному забрудненню агроценозів [15]. Одним із напрямів зниження біологічного забруднення та підвищення екологічної безпеки агроценозів є застосування мікробних препаратів, створених на основі агрономічно цінних бактерій чи грибів-антагоністів. Бактерії і гриби-антагоністи – складові біологічних препаратів здатні стимулювати ріст і підвищувати продуктивність рослин завдяки асиміляції елементів живлення та біологічно активних речовин, а також індукують розвиток системного імунітету рослин [23].

Близько 135-ти біопрепаратів у переліку пестицидів і агрохімікатів дозволено до використання в Україні [24]. Бактерії роду *Pseudomonas* та гриби-антагоністи роду *Trichoderma* spp. (рис.10.10), які в Україні є основою біопрепаратів продукують різноманітні вторинні метаболіти антибіотичної природи з фунгіцидною та бактерицидною активністю, широко використовуються у світі для контролю фітопатогенних мікроорганізмів, характеризуються рістстимулювальною дією за

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

рахунок продукування регуляторів росту та інших фізіологічно активних речовин [27; 41].



**Рис. 10.10. Бактерії роду *Pseudomonas* та гриби-антагоністи роду *Trichoderma* spp.**

Використання біопрепаратів на основі корисних мікроорганізмів є важливою складовою сучасного землеробства. Вони слугують профілактичним заходом від низки хвороб сільськогосподарських культур, оптимізують живлення рослин, стимулюють їх розвиток і сприяють підвищенню продуктивності. Обробка насіння біопрепаратами призводить до знезараження посівного матеріалу і захисту молодих рослин від різноманітних інфекцій. Тому актуальним є застосування корисних мікроорганізмів, що входять до складу біопрепаратів, які ефективно впливають на процеси функціонування агроecosystem.

Переважає більшість дослідників пропонує для знезараження насіння рослин і захисту його від ґрунтової інфекції використовувати препарати хімічного походження [28]. Однак вони мають ряд істотних недоліків: використання високих норм витрат фунгіцидів, особливо неорганічної природи та їх фітотоксична дія, що має негативні наслідки для агроecosystem та довкілля; під їх впливом формуються нові раси і штами збудників захворювань, які є більш вірулентними і стійкими до дії фунгіцидів; розвиток резистентності збудників захворювання культур [13]. Водночас складові біологічних технологій вирощування рослин позитивно впливають на ризосферу,

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

вегетативні органи рослин та насіння, спричиняючи домінування сапрофітних видів мікроміцетів в агроценозах. Тому розроблення антифунгальних засобів захисту рослин є важливим для розуміння механізму протидії фунгіцидам і біологічних факторів, що спричиняє резистентність міцеліальних грибів [29].

На думку вчених Ретьмана С. [18] та Ткаленко С. [21] застосування біопрепаратів є основою стратегічного еколого-біологічного заходу контролю шкідливих організмів у посівах сільськогосподарських культур за органічного вирощування. Практична зацікавленість біологічними препаратами зумовлена не тільки їх ефективністю, а й тим, що вони створюються на основі мікроорганізмів, виділених із природних біоценозів, які не забруднюють навколишнє середовище [34]. Використання біопрепаратів перешкоджає розвитку низки грибкових захворювань сільськогосподарських культур, оптимізує живлення рослин, стимулює їх розвиток і сприяє підвищенню продуктивності [8]. Відповідно, альтернативним рішенням у подоланні негативних наслідків хімізації сільськогосподарського виробництва та покращання якості насінневої продукції є використання екологічно безпечних заходів захисту рослин (мікробіологічний контроль фітопатогенів) [37]. Механізми впливу біологічних препаратів на сільськогосподарські культури з метою подальшого їх використання як сумішевих препаратів, які здатні проявити синергію під час їх спільного застосування, вивчали Домарацький Є. та Добровольський А. [7]. Так, сумішеві препарати здійснюють одночасне блокування як біосинтезу, так і реалізації фітогормонального ефекту гібридів і сортів сільськогосподарських культур. Крім того, інтенсивне збільшення кількості сумішей фунгіцидів пояснюється тим, що поєднання кількох діючих речовин, які належать до різних класів біофунгіцидів, розширює спектр їх впливу, поліпшує захисну дію і запобігає утворенню резистентних штамів, тобто повною мірою використовуються можливості синергії.

Упродовж останнього десятиліття в Україні почав стрімко розвиватися напрям застосування в технології вирощування сільськогосподарських культур стимуляторів росту рослин і

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

фунгіцидів біологічного походження [24]. Тому кількість препаратів біологічного походження, що дозволені до використання в Україні та входять до “Переліку пестицидів та агрохімікатів, дозволених до використання в Україні”, з кожним роком зростає. Так, якщо кількість біопрепаратів у 2014 році, внесена до “Переліку...”, становила 97 найменувань біологічних засобів захисту, то у 2018-му р. це число виросло до 145, а наразі цей перелік містить 153 біологічних препарати [6]. За механізмом дії та їх складом такі препарати поділяють на стимулятори ростових процесів, біопрепарати, мікродобрива (хелати) та комплексні багатофункціональні речовини [32]. До складу ряду біофунгіцидів входять біологічно активні речовини з паростків рослин – збалансований набір стартових доз основних мікро- та макроелементів, флавоноїдні речовини та активні фракції хвойного екстракту. Вони, як правило, застосовуються для обробки насіння сільськогосподарських культур перед посівом. За цих обставин спостерігається активний процес формування і розвитку посівів рослин від сходів до збирання врожаю, випереджаючий ріст рослин і активність процесу куцнення. Їх застосування сприяє підвищенню біологічної активності ґрунту. Нині розроблено системи удобрення для новітніх систем землеробства, зокрема для органічного землеробства із використанням мікробних препаратів, та створено ферментаційні комплекси для виробництва цих препаратів [20]. Одним із перспективних і сучасних напрямів використання препаратів біологічного походження є створення комплексних (комбінованих) препаратів, які поєднують у своїй формуляції стимулятори та рістрегулятори рослин, мікроелементи і антистресанти, комплекси вільних амінокислот, а також гриби-антагоністи та продукти їх метаболізму. Застосування комбінованих рістрегулюючих препаратів входить у систему обов’язкових агротехнічних прийомів із вирощування сільськогосподарських культур та догляду за посівами і не потребує додаткових витрат. Отже, їх застосування сприяє не тільки збільшенню валового виробництва рослинної продукції, але й зниженню її собівартості, що є важливим за ринкових умов.

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

Застосування біофунгіцидів передусім спрямовано на контроль хвороб рослин і зменшення їх шкодочинної дії. Обробка насіння призводить до знезараження посівного матеріалу і захисту молодих рослин від різноманітних інфекцій [3]. Дослідження в цьому напрямку є актуальним, що допоможе відібрати економічно вигідні препарати для захисту посівів сільськогосподарських культур, які сприятимуть регуляції фітопатогеного мікробіому в агроценозах і забезпечить отримання високоякісної продукції та збільшить прибутковість діяльності аграріїв.

**10.4. РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ МІКРООРГАНІЗМІВ В  
АГРОЦЕНОЗАХ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР**

Одним із пріоритетних напрямів дослідження є теоретичне обґрунтування шляхів регуляції популяцій мікроорганізмів в агроекосистемах сільськогосподарських культур. Дослідженнями вчених розроблено методологію оцінювання сорту як біотичного екологічного чинника, що впливає на формування фітопатогенного фону, інтенсивність якого визначає рівень безпеки вирощування рослинної продукції. В основу розробленої методології покладено концепцію фітосанітарної оптимізації агроекосистем, яка базується на принципах максимальної активізації біоценотичних методів регуляції чисельності популяцій шкідливих організмів на основі широкого використання природних ресурсів [23].

За згаданою концепцією рослини і мікроорганізми співіснують у складних екологічних зв'язках. Відомо, що в умовах високої щільності популяцій мікроби-антагоністи забезпечують стійкість екологічних зв'язків у мікробіоті рослин і здатні ефективно захищати їх від зараження збудниками хвороб різної етіології. Екологічна взаємодія рослин і патогенів пройшли складну еволюцію на молекулярному рівні – рослини в процесі еволюції виробляли дедалі активніші інгібіторні речовини, а патогени, у відповідь, – ефективні біохімічні механізми протистояння вказаним захисним сполукам рослин [28]. Крім того, головними чинниками сумісності патогена і рослини на ранніх стадіях їх взаємин є, по-перше, характер адгезійних

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

контактів партнерів, по-друге – морфологічні особливості первинних інфекційних структур патогена, їх мінливість. Із аналізу літературних джерел відомо, що на склад та динаміку популяції фітопатогенних грибів визначальний вплив мають біотичні чинники, серед яких провідне місце займає селективний тиск стійких сортів рослин різного біохімічного складу. Отже, удосконалення даної концепції унаслідок широкого використання природних ресурсів сприятиме виявленню шляхів регуляції чисельності популяції мікроміцетів в агроєкосистемах сільськогосподарських культур.

Однією з найважливіших складових технологій вирощування рослин є їх захист від фітопатогенних мікроорганізмів. Дослідження багатьох вчених спрямовані на обґрунтуванні використання біо- та рістрегулювальних препаратів як чинника підвищення врожайності та покращання біохімічної якості зерна в умовах різних регіонів України. Їхні дослідження свідчать, що одним із шляхів вирішення проблеми екологічно безпечного ведення сільського господарства є застосування добрив природного походження, що дає змогу поліпшити живлення рослин, збільшити врожайність і покращити якість одержуваної продукції [42].

Українські мікробіологи створили низку мікробних препаратів на основі активних штамів азотфіксуючі, фосфатмобілізуєчі та стимулюєчі ріст мікроорганізми, а саме: Альбобактерин, Біогран, Діазобактерин, Мікрогумін, Поліміксобактерин, Ризохімун, Хетомік (Інститут с.-г. мікробіології та агропромислового виробництва НААН), Біополіцид, Ризоактив, Ризобофіт (Інститут агроєкології і природокористування НААН), Азогран (Інститут мікробіології ім. Д.К. Заболотного) та ін. Розроблені біопрепарати характеризуються високою ефективністю. Більшість із них сертифіковані для використання в технології органічного землеробства.

На українському ринку мікродобрив значного поширення набувають альтернативні препарати без вмісту ЕДТА: рідке мікродобриво Оракул мультикомплекс, що містить макро- та



**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

мікроелементи в достатній кількості для забезпечення рослин основними поживними речовинами та Вимпел 2 – комплексний природно-синтетичний препарат, що є інгібітор хвороб. Ці препарати набули широкого спектра використання для покращання росту і розвитку рослин та підвищення врожайності. За рахунок підвищення імунітету ураженість рослин знижується в 1,5–2 рази. Це дає підстави вважати, що ці препарати можуть впливати на чисельність мікроміцетів в агроценозах зернових культур.

Учені компанії БТУ-ЦЕНТР створили цілу лінійку біологічних препаратів для захисту рослин від різних патогенних мікроорганізмів (фітоцид, фітохелп, мікохелп, склероцид та ін.).

Останніми роками в усьому світі відмічається підвищення резистентності мікроорганізмів до препаратів фунгіцидної дії, що впливає на виникнення екологічних ризиків в агроценозах [36].

Виробники екологічно безпечної рослинної продукції органічного виробництва не мають достатнього вибору біологічних засобів для захисту рослин від патогенних мікроміцетів, тому однією із стратегічних завдань у всьому світі є розроблення методів, які дають змогу швидко оцінити препарат, що здатний стримувати розвиток і розповсюдження резистентних мікроорганізмів [15;16].

Перспективною альтернативою для біоконтролю чисельності патогеної мікробіоти є біофунгіцидні препарати на основі грибів та бактерій-антагоністів. Широким спектром дії володіють види грибів роду *Trichoderma* (сімейства *Hypocreaceae*, класу *Sordariomycetes*, відділу *Ascomycota*), завдячуючи ряду метаболітів, що вони виділяють: літичні ферменти, вітаміни, фактори росту, фітогормони, органічні кислоти, антибіотики та амінокислоти [17].

Гриби роду *Trichoderma* spp. є перспективні біологічні агенти мікробних препаратів для захисту сільськогосподарських культур від широкого спектра фітопатогенних мікроорганізмів, які дедалі частіше привертають увагу дослідників. Сьогодні понад 90 % біофунгіцидів створені на їх основі, які пригнічують ріст і розвиток таких фітопатогенів, як *Phytophthora infestans* (Mont.) de

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

---

Bary, *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., *Botrytis cinerea* Pers., *Verticillium tricorpus* I. Isaac [26].

А також штам *Bacillus subtilis* 26D, що знижує поширення кореневої гнилі в 1,8 раза, та сприяє приросту надземної маси рослин на 55,5% [18]. Антагоністичний вплив бактерій роду *Bacillus* на фітопатогенні гриби передусім обумовлений їхньою здатністю продукувати різні антибіотики та [18], синтезувати бацилізин, мікобацилін [19; 20], поліміксин, сурфактин, ліхенізин, мікосубтилін, ітурин та інші циклічні ліпопептиди.

Також існує безліч біологічних фунгіцидів на основі бактерій роду *Pseudomonas* [21]. Флуоресцентні псевдомонади здатні пригнічувати розвиток грибів роду *Fusarium*, що є збудником зернових колосових культур [22]. Доведено, що бактерії *Pseudomonas aureofaciens* і *Pseudomonas putida* характеризуються високою антагоністичною активністю проти збудників септоріозу, а також фузаріозу колоса пшениці. Не зважаючи на перспективність застосування препаратів в агроєкосистемах для захисту рослин сільськогосподарських культур від фітопатогенних мікроорганізмів, що виділяють антагоністичні речовини, їх використання може бути проблематичним. Це зумовлено тим, що такі речовини можуть індукувати резистентність фітопатогенів до цих сполук [23; 24].

Створення нових біологічних препаратів на основі грибів-антагоністів та бактерій-антагоністів є перспективним напрямом у підвищенні ефективності органічного виробництва рослинної продукції в Україні. Їх екологічна доцільність полягає в безпечності для людини, навколишнього середовища, тварин, ентомофагів, що дає можливість забезпечити населення якісною і безпечною рослиною сировиною.

Отже, відомо, що концепція фітосанітарної оптимізації агроєкосистем базується на принципах формування фітопатогеного фону в агроценозах рослин. Тому концептуальні основи наших досліджень спираються на теоретичному обґрунтуванні методичних основ регуляції фітопатогенного мікробіому в агроценозах зернових колосових культур. Ми вважаємо за необхідне враховувати все різноманіття і складність

## КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

екологічних зв'язків рослини зернових колосових культур із фітопатогенними та корисними мікроорганізмами в агроекосистемах, адже це сприяє їх збалансованості. Тому визначення формування чисельності фітопатогеного мікробіому як чинника біологічного забруднення агроценозів зернових колосових культур, з'ясування ролі технології вирощування зернових колосових культур як чинник формування популяцій фітопатогенних мікроміцетів, визначення показників зміни в життєвих циклах та стратегіях мікроміцетів, оцінення препаратів та грибів-антагоністів за показниками впливу на домінуючі мікроміцети та пошук природних механізмів фунгіцидного характеру дасть можливість розробити шляхи регуляції фітопатогенного фону в агрофітоценозах зернових колосових культур. Це забезпечить населення високоякісною та безпечною вітчизняною рослинною продукцією.

За результатами огляду літератури можна зробити висновок, що одним із головних факторів біологічного контролю в агросистемах є сорт. Сорти сільськогосподарських культур завдяки своїм фізіологічним та біохімічним властивостям значною мірою впливають на кількісні та якісні показники плодючості фітопатогенних мікроорганізмів. Це може призводити до підвищення рівня їх плодючості в агрофітоценозах, або до його зниження. Отже, використання будь-яких фітосанітарних заходів доцільне лише якщо вони призводять до зниження чисельності вихідної популяції патогена, або ж затримки його подальшого росту.

### ЗАПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ



1. Як Ви розумієте термін «біоценоз», «агроценоз»?
2. Охарактеризуйте взаємодію рослин і мікроорганізмів?
3. Що таке екологічна ніша. Наведіть приклад.
4. Правило обов'язковості заповнення екологічної ніші, в чому суть?
5. Які дослідження проводять із вивчення мікроміцетів у біоценозах?
6. Чому вивчають Біобезпеку як окрему дисципліну?

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

7. Які основні напрями у збереженні біобезпеки в біоценозах?  
8. Які основні критерії регуляції чисельності мікроміцетів в агрофітоценозах?

**ЛІТЕРАТУРА ДО РОЗДІЛУ 10**

1. *Благініна А.А.* Оцінка сортів пшениці за впливом на накопичення інфекційних структур грибів роду *Fusarium*. *Біоресурси і природокористування*. 2013. Т. 5. № 3–4. С. 85–91.
2. *Волкогон В.В., Надкринична О.В., Ковалевська Т.М., Токманова Т.М.* Мікробні препарати у землеробстві. Теорія і практика: монографія. Київ. Аграрна наука, 2006. 312 с.
3. *Гаврилюк Л.В., Кічигіна О.О., Туровнік Ю.А.* Біопрепарати як агроекологічний фактор підвищення біобезпеки в агроценозах. *Збалансоване природокористування*. 2022. № 4. С. 105–111 DOI: <https://doi.org/10.33730/2310-4678.4.2022.275037>.
4. *Головко Е.А.* Мікробіологічні аспекти агрофітоценології. Кругообіг алелепатично активних речовин у біогеоценозах. *Наукова Думка*. 1992. С. 9–21.
5. *Горленко М.В.* Про деякі напрями еволюції фітопатогенних грибів. *Мікологія та фітопатологія*. 1995. Т. 25. Вип. 1. С. 87–93.
6. *Державний реєстр пестицидів і агрохімікатів, дозволених до використання в Україні. Міністерство захисту довкілля та природних ресурсів України*. 2022.
7. *Добровольський А.В., Домарацький Є.О.* Особливості реалізації стимулюючої дії комплексних препаратів рослинами соняшника на початкових етапах органогенезу. *Аграрний вісник Причорномор'я*. 2017. Вип. 84. С. 39–45.
8. *Домарацький Є.О.* Вплив рістрегулюючих препаратів та мінеральних добрив на поживний режим соняшника. *Наукові доповіді НУБіП України*. 2018. № 1 (71). DOI: <http://dx.doi.org/10.31548/dopovidi2018.01.018>.
9. *Євтушенко М.Д., Лісовий М.П., Пантелеев В.К., Слісаренко О.М.* Імунітет рослин. Київ. Колообіг, 2004. 304 с.
10. *Засць С., Тараненко О.* Ефективність хімічних і біологічних препаратів у системі захисту сої в умовах зрошення. *Пропозиція*. 2016. № 4. С. 84–86.

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

- 
11. Карпенко В.І., Ястремська Л.С., Голодок Л.П., Бурун І.Г., Лембей Я.В., Голубов О.С. Взаємодія мікробних популяцій у метаногенних асоціаціях і шляхи збільшення виходу метану в метантенках. *Вісн. Дніпропетров. уні-ту. Сер. Біологія. Екологія.* 2006. Т. 1. В. 14. № 3(1). С. 80–85. URL: <https://er.nau.edu.ua/handle/NAU/38543>
12. Кислик Т.М. Фузаріоз колоса на озимих зернових колосових культурах в умовах Лісостепу України: автореф. дис. на здобуття ступеня канд. с.-г. наук: спец. 06.01.11. «Захист рослин». Київ, 2000. 16 с.
13. Малиновська І.М., Дегодюк С.Е., Ястремська Л.С. Вплив органічного і мінерального удобрення на чисельність та фізіолого-біохімічну активність мікроорганізмів сірого лісового ґрунту. *Проблеми екологічної біотехнології.* 2017. № 2. URL: <https://er.nau.edu.ua/bitstream/NAU/32337/1/12194-31402-1-PB.pdf>
14. Новосельська Л.П., Іващенко Т.Г., Гандзюра В.П., Кулінич О.П. Основи біобезпеки (екологічний складник): навч. посіб; за заг. наук. ред. д.б.н. О.І. Бондаря.. Київ. Інститут екологічного управління та збалансованого природокористування, 2017. 180 с.
15. Парфенюк А.І., Волощук Н.М. Формування фітопатогенного фону в агрофітоценозах. *Агроекологічний журнал.* 2016. № 4. С. 106–114.
16. *Перелік пестицидів та агрохімікатів, дозволених до використання в Україні.* Київ, 2023.
17. Підопличко Н.М. Гриби-паразити культурних рослин. Гриби недосконалі. *Наукова думка.* 1977. Т. 2. С. 300.
18. Ретьман С., Ткаленко Г., Михайленко С. Сучасні агротехнології із застосуванням біопрепаратів та регуляторів росту. *Пропозиція.* 2015. С. 18–20.
19. Ретьман С.В. Мікофлора зерна озимої пшениці. *Карантин і захист рослин.* 2008. № 2. С. 2–3.
20. Сендецький В.М. Вплив регуляторів росту на врожайність соняшнику за вирощування в умовах Лісостепу Західного.

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

Агрономія. *Науковий вісник НУБіП України*. 2017. № 269. С. 53–61.

21. *Ткаленко Г.* Біологічні препарати в захисті рослин. Сучасні агротехнології та застосування біопрепаратів та стимуляторів росту. *Пропозиція*. 2015. С. 6–14.

22. *Трибель С.О.* Зменшення енергомісткості і втрат врожаю від шкідливих організмів за допомогою селекції. *Насінництво*. 2009. № 4. С. 18–20.

23. *Шерстобоева О.В., Бойко А.Л., Парфенюк А.І.* Наукові основи сталого розвитку агроecosystem України. Екологічна безпека агропромислового виробництва; за ред. О.І. Фурдичка. ДІА. 2012. С. 352.

24. *Щербаков В.Я., Домарацький Є.О.* Можливість підвищення ефективності мінеральних добрив при вирощуванні соняшника. Міжнародна науково-практична конференція. “Актуальні проблеми розвитку аграрної освіти і науки та підвищення ефективності агропромислового виробництва”. Одеса, 2018. С. 35–36.

25. *Agrios G.N.* Plant pathology USA: Department of Plant Pathology University of Florida – 5th ed, 2005. 922 p.

26. *Akutse K.S., Maniania N.K., Fiaboe K.K.M., Van den Berg J., Ekesi S.* Endophytic colonization of *Vicia faba* and *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae) by fungal pathogens and their effects on the life-history parameters of *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae). *Fungal Ecol*, 2013. Vol. 6. P. 293–301. DOI <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2013.01.003/>

27. *Bhattacharyya P.N., Jha D.K.* Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World J Microbiol Biotechnol*, 2012. Vol. 28(4). P. 27–50.

28. *Butt M., Jackson C.* Introduction – fungal biological control agents: progress, problems and potential tariq, fungi as biocontrol agents progress, problems and potential. *Pesticide Outlook*, 2000. Vol. 11. P. 186–191.

29. *Caballero-Mellado J., Martinez-Aguilar L., Paredes-Valdez G., Santos P. E.* *Burkholderia unamae* sp. nov., an N<sub>2</sub>-fixing rhizospheric

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

- and endophytic species. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol*, 2004. Vol. 54. P. 1165–1172. DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.02951-0>
30. Carine F., Chevremont A.C., Joanico K., Capowiez Y., Criquet S. Indicators of pesticide contamination: Soil enzyme compared to functional diversity of bacterial communities. *European Journal of Soil Biology*, 2011. Vol. 47. P. 256–263. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.05.007>.
31. Cavigelli M.A., Robertson G.P. The functional significance of denitrifier community composition in a terrestrial ecosystem. *Ecology*, 2000. Vol. 81. P. 1402–1414.
32. Domaratskiy E.O., Shcherbakov V., Bazaliy V., Kozlova O., Zhuykov A., Mikhalenko I., Boychuk I., Domaratskiy A., Teteruk A. Analysis of Synergetic Effects from Multifunctional Growth Regulating Agents in the of Sunflower Mineral Nutrition System. *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical*, 2019. Vol. 10(2). P. 301–308.
33. Fernandez M.R. Pathogenicity of *Fusarium* spp. on different plant parts of spring wheat under controlled conditions. *Plant Dis*, 2005. Vol. 89. P. 164–169. DOI: <https://doi.org/10.1094/PD-89-0164>
34. Hrycyk M.F., et al. Ecology of *Paracoccidioides brasiliensis*, *P. lutzii* and related species: infection in armadillos, soil occurrence and mycological aspects. *Medical Mycology*, 2018. Vol. 56(8). P. 950–962. DOI: <https://doi.org/10.1093/mmy/myx142>
35. Idnurm A., Howlett B.J. Pathogenicity genes of phytopathogenic fungi. *Mol. Plant Pathol*, 2001. Vol. 2. P. 241–255.
36. Jackson M.A., Dunlap C.A., Jaronski S.T. Ecological considerations in producing and formulating fungal entomopathogens for use in insect biocontrol. *BioControl*, 2010. Vol. 55. P. 129–145.
37. Javaid A., Shoaib A., Cheema Z.A., Farooq M., Wahid A. Allelopathy for the management of phytopathogens. Allelopathy: current trends and future applications. *Springer Publishers*. Berlin, 2013. P. 299–319.

**КОНЦЕПЦІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМІВ В  
УМОВАХ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА**

- 
38. *Pandey V.N.* Antifungal potential of leaves and essential oils from higher plants against soil Phytopathogens. *Soil Biol. Biochem*, 1994. Vol. 26. P. 1417–1421.
39. *Pavet V., Olmos E., Kiddle G.* Ascorbic acid deficiency activates cell death and disease resistance responses in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 2005. Vol. 139. P. 1291–1303. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.105.067686>.
40. *Piccini G.* Lack of relationship between susceptibility to common root rot and drought tolerance among several closely related wheat lines. *Plant Dis*, 2000. Vol. 84. № 1. P. 25–28. DOI: <https://doi.org/10.1094/PDIS.2000.84.1.25>.
41. *Recep K., Fikrettin S., Erkol D., Cafer E.* Biological control of the potato dry rot caused by *Fusarium* species using PGPR strains. *Biological Control*, 2009. Vol. 50. № 2. P. 194–198. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.04.004>.
42. *Schulze-Lefert P., Panstruga R.* Establishment of biotrophy by parasitic fungi and reprogramming of host cells for disease resistance. *Phytopathol*, 2003. Vol. 41. P. 641–667. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.41.061002.083300>.
43. *Whipps J.M.* Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *J. Exp. Bot*, 2001. Vol. 52. P. 487–511. DOI: [https://doi.org/10.1093/jexbot/52.suppl\\_1.487](https://doi.org/10.1093/jexbot/52.suppl_1.487).