**Блок 3. Біологічна продуктивність водних екосистем**

**Тема 1. Структура та функціональні особливості гідроекосистем**

**Популяції різних видів** тісно взаємопов'язані не тільки між собою, але й з умовами середовища існування. Зокрема, вони вилучають з навколишнього природного середовища речовини, необхідні їм для підтримання нормальної життєдіяльності, та виділяють туди ж продукти обміну. Таким чином, угруповання організмів утворюють із фізичним середовищем певну систему - екосистему.

Поняття "**екосистема**" було введено в екологію англійським вченим А. Тенслі у 1935 році. А. Тенслі стверджував, що живі істоти неможливо розглядати окремо від умов середовища існування та вважав, що екосистеми - це одиниці природи на поверхні Землі, що можуть охоплювати будь-які ділянки біосфери.

За сучасними уявленнями **гідроекосистема** - це історично сформований комплекс живих істот, пов'язаних між собою трофічними зв'язками, та неживих компонентів середовища їх існування, які залучаються в процесі обміну речовин і енергії.

У 1940 році російський вчений В. М. Сукачов запропонував поняття "**біогеоценоз**" (трансформоване з розвитком гідробіології у гідробіоценоз) як сукупність гідробіоценозу та біотопу. Біотоп - це об'єм води, у якому підтримується однорідний набір організмів.

**Гідробіоценоз** (від грец. біос - життя та кайнос - загальний) - це історично сформоване угруповання популяцій водних організмів, які зв'язані між собою різноманітними взаємовідносинами та населяють певний біотоп.

*Гідробіоценоз та екосистема* - поняття подібні, але не тотожні. В обох випадках це взаємодіючі сукупності живих організмів і середовища, але екосистема - поняття безрозмірне. Акваріумне угруповання, болото, Світовий океан - усе це екосистеми. В той же час, гідробіоценоз, на відміну від екосистеми, є більш конкретним, територіальним поняттям. Іншими словами, гідробіоценоз - певний ранг екосистеми.

У кожній ***екосистемі є два основних компоненти***: організми, з однієї сторони, і фактори неживої природи - з іншої. Тому виділяють біотичну та абіотичну частини гідроекосистеми (гідробіоценозу).

До складу абіотичної частини входять такі ***компоненти***:

- *неорганічні сполуки* (вуглекислий газ, кисень, азот, вода, сірководень тощо), які включаються у біогенну (тобто за участю живих істот) міграцію речовини;

- *органічні* сполуки (відмерлі рештки рослин і тварин, продукти життєдіяльності організмів), які зв'язують між собою абіотичну та біотичну частини біогеоценозу;

- *мікроклімат* (середньорічна температура, вологість, рельєф місцевості тощо), який визначає умови існування організмів.

Біотичну частину біогеоценозу складають різні екологічні групи популяцій організмів, поєднані між собою ***трофічними та просторовими*** ***зв'язками***:

- ***продуценти*** (від лат. producentis - той, що виробляє, створює) - популяції автотрофних організмів, здатних синтезувати органічні сполуки з неорганічних ( водорості, зелені джгутикові, вищі рослини);

- ***консументи*** ( від лат. consumo - споживаю) - популяції гетеротрофних організмів, які споживають інші організми або мертву органічну речовину (фітофаги, хижаки, паразити, сапротрофи);

- ***редуценти*** (від лат. reducentis - той, що повертає, відновлює) - популяції організмів, які живляться органічною речовиною залишків чи продуктів життєдіяльності організмів, розкладаючи її до простих неорганічних сполук (гриби, бактерії, тварини-детритофаги).

Функціонування будь-якої екосистеми (біоценозу) пов'язане з перетворенням *енергії*. Енергія витрачається живими організмами на процеси росту, розмноження, рухову активність і т. д.

*Гідробіоценози* є відкритими системами. Вони потребують постійного надходження речовини і енергії ззовні. Основним джерелом цієї енергії є сонячне світло, яке фотосинтезуючі організми вловлюють і перетворюють на енергію хімічну синтезованих органічних речовин. При цьому лише близько 1% світлової енергії, що падає на рослину, переходить в потенціальну енергію органічних речовин. Решта розсіюється у вигляді тепла. Коли тварини поїдають рослини, то більша частина енергії, що міститься в кормах, витрачається на різні процеси життєдіяльності, перетворюючись при цьому на тепло і розсіюючись. Лише 1/10 енергії кормів переходить у новозбудовану речовину тіла тварин. Те саме спостерігається при поїданні травоїдних тварин хижаками.

Таким чином, в природі не існує такого виду організмів, який би не був пов'язаний з іншим. Живлячись за рахунок інших істот, організми отримують енергію. Внаслідок цього у природі виникають ланцюги живлення.

Ряди взаємопов'язаних видів, в яких кожний попередній є об'єктом живлення наступного, називають **ланцюгами живлення**. Кожний ланцюг живлення складається з певної кількості ланок. Кількість ланок ланцюгів живлення обмежена і, як правило, не перевищує чотирьох - п'яти, оскільки при передаванні енергії з попередньої ланки до наступної більша частина її втрачається для організмів.

Будь-яка популяція організмів займає в ланцюзі живлення певне місце - ***трофічний рівень***. На початку ланцюгів живлення завжди знаходяться продуценти. Рослиноїдні тварини займають наступний трофічний рівень (*консументи І* порядку), далі йде рівень хижаків (*консументи П* порядку) тощо.

**Ланцюги живлення поділяються на 2 типи**. Один тип ланцюгів живлення починається з рослин і йде до рослиноїдних тварин і далі до хижаків. Це так званий ***ланцюг виїдання*** (*пасовищний*). Другий тип починається від рослинних і тваринних залишків, екскрементів тварин і йде до редуцентів. В результаті діяльності редуцентів утворюється напіврозкладена маса - детрит. Такий тип ланцюга живлення називається ***детритним*** (*розкладання*).

У будь-якому гідробіоценозі різні ланцюги живлення не існують окремо один від одного, а взаємопереплетені, тому що один і той самий вид одночасно може бути ланкою різних ланцюгів живлення. Переплітаючись, ланцюги живлення формують трофічну сітку. Її існування забезпечує *стійкість гідроекосистеми* (гідробіоценозу), оскільки якщо змінюється чисельність популяцій певних видів, то легко змінюються кормові об'єкти і сумарна продуктивність біоценозу залишається сталою.

Трофічну структуру ланцюга живлення можна представити графічно у вигляді екологічних пірамід. Залежно від показника, покладеного в основу, розрізняють три основні типи екологічних пірамід:

- *піраміда чисел*, яка відображає чисельність окремих організмів на послідовних трофічних рівнях, причому з кожним наступним рівнем кількість особин зменшується;

- *піраміда біомаси*, яка відображає закономірності переходу маси органічної речовини з одного трофічного рівня на інший. На кожному наступному рівні біомаса особин зменшується.

- *піраміда енергії* відповідає величині потоку енергії на послідовних трофічних рівнях.  Потік енергії зменшується при переході на наступний трофічний рівень.

Таким чином, для усіх трьох типів екологічних пірамід виконується правило екологічної піраміди: на кожному попередньому трофічному рівні кількість біомаси та енергії, що запасаються організмами за одиницю часу, значно більша, ніж на наступних.

Піраміди чисел і біомаси можуть бути оберненими (або частково оберненими), тобто основа піраміди може бути вужчою, ніж один або кілька верхніх поверхів. Так буває, коли середні розміри продуцентів менші, ніж розміри консументів.

Піраміда енергії не може бути оберненою, оскільки кожний наступний трофічний рівень існує тільки за рахунок енергії попереднього рівня.

Кожний біоценоз характеризується певною продуктивністю, яку виражають в одиницях маси або енергії. Розрізняють продуктивність первинну і вторинну, створену відповідно автотрофними та гетеротрофними організмами. При цьому продуценти значну частину синтезованої продукції (40 - 70% сумарної) споживають для забезпечення власних процесів життєдіяльності, а та, що залишилась, становить чисту первинну продукцію - приріст рослин за одиницю часу. Це той резерв, який можуть споживати консументи і редуценти. Отже, гетеротрофні організми існують завдяки чистій первинній продукції біогеоценозу.

Усі популяції організмів, які входять до складу певного гідробіоценозу, пов'язані між собою більш або менш тісними зв'язками, які забезпечують його існування. Зв'язки між популяціями можна поділити на антагоністичні, мутуалістичні та нейтральні.

При антагоністичних взаємозв'язках (конкуренція, аменсалізм, хижацтво, паразитизм) кожна із взаємодіючих популяцій зазнає негативного впливу іншої.

***Конкуренція*** (від лат. соnсиrеnсіа - стикатись) - це взаємозв'язки між особинами популяцій одного (внутрішньовидова) або різних (міжвидова) видів, за яких використання певного ресурсу навколишнього середовища одними із них зменшує його доступність для інших. Форми конкурентних взаємодій можуть бути найрізноманітнішими - від прямої боротьби до опосередкованого впливу (наприклад, спільне споживання певної їжі). Найгостріше конкуренція відбувається між особинами одного виду або різних видів з подібними екологічними потребами.

Існує *правило конкурентного виключення Гаузе*: популяції двох видів з однаковими екологічними потребами не можуть тривалий час існувати в одному гідробіоценозі: або один вид витіснить інший, або ж їхні екологічні ніші стануть менш подібними. Більш конкурентоспроможним, як правило, є той вид, який швидше пристосується до змін навколишнього середовища. Так в Україні останнім часом має місце витіснення широкопалого річкового раку довгопалим, який виявився витривалішим щодо зростаючого антропогенного впливу на річкові екосистеми: цей вид менш вибагливий до забруднення водойм, вмісту кисню у воді і плодючіший за широкопалого рака.

***Аменсалізм*** - це одностороння негативна дія однієї популяції на іншу без будь-якої користі для себе. Наприклад, щорічно біля берегів Флориди під час "червоного припливу" гинуть мільйони риб від токсичних виділень червоних водоростей.

***Паразитизм*** (від грец. раrаsitos - дармоїд) - форма співжиття двох організмів різних видів, коли один з них (паразит) живе за рахунок іншого (живителя).

***Хижацтво*** - це форма взаємовідносин між організмами різних видів, з яких один (хижак) поїдає іншого (жертва). З екологічної точки зору стосунки хижак - жертва є сприятливі для одного виду і несприятливі для іншого. Водночас обидва види формують такий спосіб життя і таке чисельне співвідношення, які врешті-решт забезпечать їм нормальне співіснування.

Особливістю хижацтва є те, що в цих стосунках один вид витрачає багато енергії і кмітливості, щоб схопити і з'їсти жертву , а інший вид - щоб втекти. Перший і другий у процесі тривалої еволюції екологічно адаптувалися: хижак розвинув такі якості, як гострота органів чуття, блискавична реакція і швидке плавання тощо, а жертва, в свою чергу - захисне забарвлення, панцирі, шипи, голки, отруйні викиди і т. д.

Співвідношення особин популяцій хижака і жертви, як правило, є таким, що забезпечує безмежно тривале співіснування видів, а отже, і біологічну регуляцію популяцій. Хижаки є санітарами популяцій, якими вони живляться, регуляторами їх чисельності. Чисельність хижаків у десятки й сотні разів менша, ніж їх жертв. При відсутності хижака відбувається різке збільшення чисельності деяких популяцій, яке часто має форму вибуху.

*Виділяють чотири фактори, які сприяють стабілізації стосунків хижак - жертва* :

1 - неефективність хижака (або втеча жертви);

2 - екологічні обмеження, які накладаються зовнішнім середовищем на ту чи іншу популяцію;

3 - наявність у хижака альтернативних кормових ресурсів;

4 - зменшення запізнень у реакції хижака.

При мутуалістичних взаємозв'язках (мутуалізм, коменсалізм, протокооперація) кожен із взаємодіючих видів дістає певну користь.

***Мутуалізм*** - форма взаємовигідного симбіозу організмів різних видів, при якій існування обох партнерів або одного з них неможливе без взаємозалежного співжиття. Наприклад, співжиття гриба і водорості в лишайниках.

***Коменсалізм*** - особлива форма взаємин між двома видами, коли один із них (коменсал) користується якимись перевагами за рахунок іншого, не завдаючи йому прямої шкоди. Коменсал може використовувати хазяїна як місце існування, засіб пересування або живитися рештками його їжі. Прикладом коменсалів можуть слугувати веслоногі рачки Serpuliduola в трубках червів поліхет. Рачки живляться секретом епідермальних залоз і фекальними грудочками червів, не завдаючи їм шкоди.

***Протокооперація*** - це симбіотичні зв'язки організмів двох видів, при яких спільне існування не обов'язкове, але вигідне для обох видів. Наприклад, у черепашці рака самітника Prido оселяються черв'яки Nereis, які звільняють м'яке черево рака від паразитів.

При нейтральних взаємозв'язках існування двох популяцій різних видів на спільній території не спричиняє для кожної з них ніяких наслідків.

***Нейтралізм*** - форма співіснування популяцій двох видів, за якої жоден із них не відчуває на собі безпосереднього негативного або позитивного впливу іншого.  Наприклад, хижаки, які живляться різними видами здобичі, не конкурують між собою, однак стан їх популяцій опосередковано залежить від стану популяцій рослин, якими живиться здобич.

Отже, між популяціями різних видів, які входять до складу певного гідробіоценозу, виникають складні і різноманітні взаємозв'язки, яки можуть бути більш або менш тісними. Їхня сукупність забезпечує функціонування гідробіоценозу як єдиної цілісної системи та його саморегуляцію. Чим різноманітніші й розгалуженіші ці взаємозв'язки, тим стабільніший біогеоценоз. Таким чином, рівень видової різноманітності прямо визначає рівень гомеостазу гідробіоценозу.

Не зважаючи на те, що гідроекосистеми (гідробіоценози) певною мірою здатні до підтримання гомеостазу, в них можуть відбуватися циклічні або поступальні зміни.

**Циклічні змін**и - це результат пристосувань екосистем до періодичних (добових, сезонних, річних) змін навколишнього середовища. В основі цього явища лежать адаптації популяцій окремих видів, які можуть проявлятись як періодичні зміни густоти окремих популяцій; як зміни вікової структури популяцій або періодичні зміни активності особин різних популяцій тощо.

Поступальні зміни відбуваються під час відновлення зруйнованих екосистем. Спричинюють ці зміни процеси, які відбуваються всередині екосистем.

Спрямовані послідовні зміни одних угруповань іншими називають **сукцесією** (від лат. sиссеssіо - послідовність, зміна).

Угруповання організмів, які існують на початкових етапах сукцесії, мають незначне видове різноманіття, слабко розгалужену трофічну сітку, різкі коливання чисельності та густоти окремих популяцій, низьку здатність підтримувати гомеостаз. Тому вони швидко заміщуються стійкішими угрупованнями. Цей процес триває, аж поки не сформується екосистема із максимально можливим у даних умовах ступенем стійкості.

Крім впливу зовнішніх факторів причиною сукцесії може бути *неповнота кругообігу речовин.* Унаслідок процесів життєдіяльності кожен організм змінює навколишнє середовище, бо забирає з нього певні речовини і виділяє туди продукти обміну речовин. Внаслідок неповноти кругообігу речовин у екосистемі накопичується значна маса не перероблених консументами і редуцентами решток організмів і продуктів їхньої життєдіяльності. Ця кормова база створює умови для інтродукції (вселення) в неї нових видів.

*Під час сукцесії збільшується видове різноманіття*, одні види заміщуються іншими, більш конкурентоспроможними в даних умовах. Внаслідок цього підвищується стійкість гідроекосистем (гідробіоценозів), їхня здатність до саморегулювання. Види, які беруть участь у процесі сукцесії, не лише пристосовуються до умов існування, але й самі здатні їх змінювати.

*Сукцесії характеризуються певними закономірностями*:

1 - процес сукцесії відбувається в одному напрямку: він не може зупинитись на певному етапі і повернутися до вихідного стану;

2 - під час сукцесії зростає видове різноманіття організмів; розгалужується трофічна сітка;

3 - споживається все більша частка первинної продукції.

Процес сукцесії триває, аж поки екосистема не досягне значної видової різноманітності, що дає змогу стабілізувати кругообіг речовин і перетворення енергії.  При цьому вселення нових видів або зникнення тих, які існували раніше, не спричинюватимуть змін середовища існування. Звичайно в зрілій екосистемі можуть відбуватися певні зміни, але істотно на умови існування вони не впливатимуть.

Під час сукцесії поступово уповільнюються темпи приросту біомаси. Ускладнення трофічних зв'язків між компонентами зрілої екосистеми, яке проявляється в розгалуженні трофічної сітки, призводить до споживання гетеротрофними організмами майже усієї чистої первинної продукції.

Таким чином, сукцесії сприяють формуванню зрілих (клімаксних) екосистем із розвиненими механізмами саморегуляції і здатністю до самовідтворення.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. Що називають гідроекосистемою? Що таке гідробіоценоз?

2. Які відмінності між гідроекосистемою і гідробіоценозом?

3. Якою є структура водних екосистем?

4. Яким чином відбувається перетворення енергії в гідроекосистемах?

5. Які типи ланцюгів живлення існують? Чим вони відрізняються?

6. Які типи екологічних пірамід Вам відомі? Які з них можуть бути оберненими і чому?

7. Дайте характеристику антагоністичних міжпопуляційних взаємозв'язків.

8. Охарактеризуйте позитивні міжпопуляційні взаємозв'язки.

9. Що таке екологічна сукцесія?