

7. БІОЦЕНОЗИ

7.1 Біоценози, їх особливості

БЦ: сукупність рослин, тварин / мікроорг-змів певного *біотопу*.

Термін «БЦ» введений нім. біол К. Мебіусом (1877) ¹: “сукупність живих організмів у середовищі, в якому вони взаємозалежні і зберігаються завдяки постійному розмноженню”.



Karl August Möbius,
німецький зоолог і еколог

¹ Professor of Zoology at the University of Kiel and the director of the Zoological Museum. He was first to describe in detail the interactions between the different organisms in the ecosystem of the oyster bank, coining the term "biocenose".

✓ Групи організмів в БЦ:

1. Продуценти (виробники): автотрофні орг-зми, створюють **ОР** з не**ОР** (з. рослини).

2. Консументи (споживачі): гетеротрофні орг-зми, харчуються за рахунок автотрофних:

- к. 1-го порядку: *рослиноїдні* (тварини, комахи); паразитичні (хвороботворні) *бактерії, гриби* та ін. безхлорофільні (рослини паразити) ¹;
- к. 2-го порядку: *м'ясоїдні*; дрібні хижаки; паразити рослиноїдних орг-змів;
- к. 3-го і 4-го порядків: крупні хижаки, *всеїдні*, (надпаразити – хвороботворні орг-зми тощо)², всього не більше 5 ланок.

3. Редуценти (відновники, деструктори): бактерії, гриби / актиноміцети, розкладають **ОР** до не**ОР**, гетеротрофні мікроорг-зми.

¹ омела, представники сімейства Раффлезієєві, та ін.;

² пікнідіальний гриб *Darluca filum* паразитує на іржастих грибах пшениці; гриб *Cicinnobolus cesati* росте і розвивається на грибниці збудників борошнистої роси, тощо

✓ Особливості:

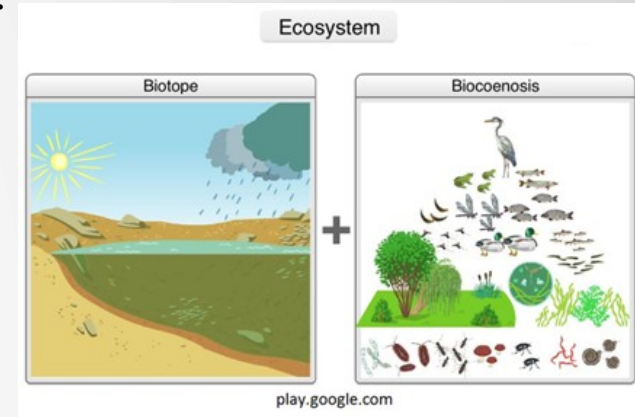
1. **БЦ**: складова частина **БГЦ** (жива частина екосистеми), має властивості, що **не притаманні** її складовим частинам – популяціям^{1,2}.

2. БЦ х-зується:

- видовим складом (стр-рою) – співвідн. між видами;
- просторовою стр-рою (розташування орг-змів);
- трофічною стр-рою (сукупність трофічних ланцюгів).

3. Контакти між видами в БЦ глибокі та нерозривні.

4. В просторі БЦ не має чітко виділених меж: біота окремого дерева, лісу, океану.



¹ **емерджентність***, неможливо звести властивості екосистеми (**БЦ**) до суми властивостей її підсистем (популяцій).

Наслідок емерджентності: формування основної властивості системи – **цілісність** (поява нової функції / якості, що впливають зі складових її елементів, але не властивих жодному з них, взятому окремо).

* процес появи нових властивостей.

² **емерджентні** показники (на рівні):

популяції: стр-ра (статева, генетична, вікова), тип розподілу у просторі, народжуваність, смертність, біотичний потенціал, тощо (окрема особина не може х-зуватися параметрами смертності / структури).

Угруповання (БЦ): трофічні ланцюги і мережі, видове різноманіття;

екосистеми: х-р біогеохім. колообігів, особливості трансформації речовини / енергії, екол. сукцесії, флуктуації, тощо.

7.2. Класифікація біоценозів

1. Щодо х-ру поверхні:

- суходолу (наземні **БЦ**);
- прісноводні **БЦ**;
- морські **БЦ**.

2. Розрізняють також:

- природні **БЦ**;
- антропогенні (агро**БЦ**).

3. Наземні (насамперед стосовно рослин, **ФЦ**):

- біоми (макробіосистеми) ¹: тундра ², тайга ³, листопадні ліси помірної зони ⁴, степи помірної зони, пустелі, напівпустелі, субтропічні ліси / чагарники (чапараль ⁵), савани (тропічні степи), дощові тропічні ліси;
- асоціації (угрупов. однорідн. **ФЦ** в межах біомів, напр. заплавні луки, буковий ліс);

¹ **БЦ** найвищого рангу, угруповання в межах **великої** природно-клімат. системи;

² **безлісна** зона субаркт. пояса з мохово-лишайниковою рослинністю, низькорослими травами і чагарниками;

³ арктичний пояс, з переважанням хвойних (бореальних, тайгових) лісів (між 50° і 60° пн. ш. на більшій частині Канади, Аляски, Росії та Пн. Європи, з холодною, сухою зимою і коротким, прохолодним, вологим літом);

⁴ лісові біоми між тропічним і бореальним регіонами з переважанням лісової рослинності з листяними та хвойними видами;

⁵ рослинне угрупов. колючих чагарників (в Каліфорнії, США, середземноморський клімат, т.то м'які, вологі зими і теплі сухі літа і відповідна флора та фауна.



<http://www.californiachaparral.com/>



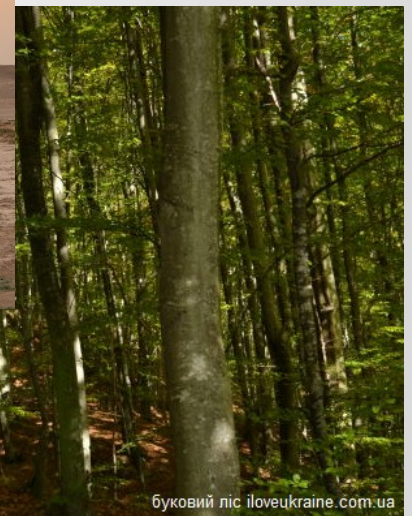
Taiga Digopaul.com



TUNDRA teachers sduhsd.net



www.stormgeo.com/



буковий ліс loveukraine.com.ua

- синузії (мікроасоціації): сукупність видів заг. життєвої форми та подібн. екол. властивостями: синузії дерев (сосни), кущів (ялівець), трав (орляк звич.), мохів, брусниці, чорниці, конвалії, полину, ефемерів і т.д.);

- яруси (дерев, чагарників, трав);

- консорції¹ (група видів рослини / тварин пов'язаних з одним з індивідуумів або цілою популяцією²)

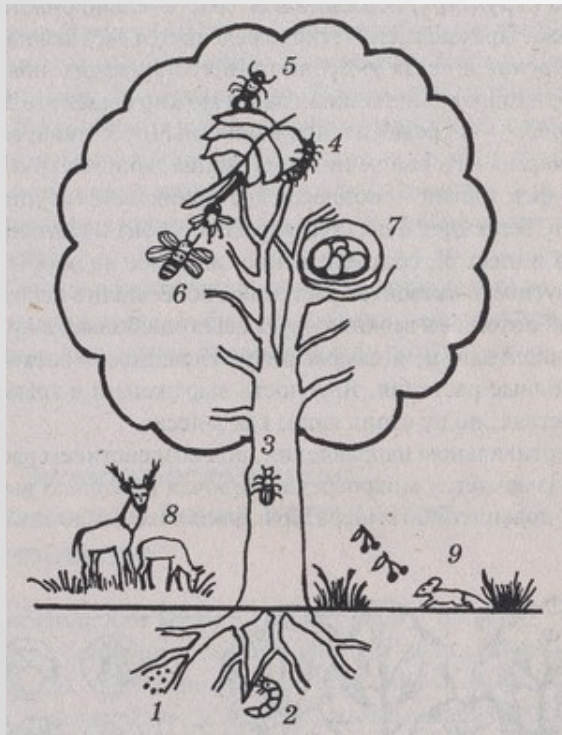


Орляк звичайний (*Pteridium aquilinum*)



Ялівець звичайний (*Juniperus communis*)

¹ лат. "consortio" – співучасть, співтовариство



² рослина (ядро/детермінант консорції, напр. липа) + консорти (ін. орг-зми, напр. гриби, в т.ч.:

- мікориза (1);
- личинки хруща (живляться коренями, (2);
- гусінь шовкопряда (живиться листям 4);
- комахи (жук-короїд, 3);
- жук-листоїд, (5);
- бджоли (запилення, 6);
- птахи (гніздо, 7);
- тварини (живляться молодими пагонами, олені, 8);
- миші (живляться насінням, 9); бактерії, тощо)

(за П. Дювіньо и М. Тангу, 1968, із змінами Г.А. Воронова, 1987)

7.3. Показники функціонування БЦ

➤ Показники: чисельність видів, їх біомаса, продуктивність, % території, структура¹, та ін.

Ці показники, як правило, визначаються лише окремими видами: регулюючими орг-змами: обумовлюють регуляцію обміну і впливають на середовище існування (екол. домінування).

- Домінант: вид що переважає в певному угрупованні або на певному відрізку часу (сосна в деревостанах; олігохети (малоцетинкові черви) серед тварин ґрунту).
- Едифікатори: домінанти, без яких неможливе існування ін. видів та які продукують більшу частку біомаси фітоценозу²: осока в низинному болоті; сосна у сосновому лісі; листопадні дерева у широколистяних лісах.

¹ напр. видова, просторова, трофічна;

² не обов'язково переважають за к-стю, але повинні визначати стр-ру і властивості екосистеми ч/з створення середовища для ін. видів (напр. дерева): навіть поодиноке дерево на відкритій місцевості - едифікатор для рослин, що зростають навколо нього.

У змішаних буково-ялинових лісах нижнього гірського поясу Українських Карпат є два едифікатори: бук лісовий (*Fagus sylvatica* L.) та ялина європейська (*Picea abies* (L.) Karst.).

У ялиновому лісі ялина є єдиним едифікатором та домінантом.



Буковий ліс

<http://www.naturalist.if.ua>



Сфагнове болото



Сосновий ліс

<http://typical.if.ua>

✓ *Асектатори* (лат. “assectator” – супутник, види супутники): постійно присутні в БЦ, але ніколи не бувають домінантними ¹.

✓ Показники (ступінь) домінування (статичні індекси):

- *індекс видового різноманіття* Шеннона-Вівера (amer. Claude Shannon & Warren Weaver) ²:

$$H = \sum_n^{i=1} \left(\frac{N_i}{N} \right) \cdot \log_2 \left(\frac{N_i}{N} \right)$$

де:

N_i – оцінка «значущості» i -го виду (чисельність, біомаса)

N – загальна оцінка «значущості» (загальна чисельність, біомаса);

n – кількість видів;

\log_2 – двійковий логарифм

при $H > 2$ різноманіття високе домінування відсутнє;

при $H < 2$ різноманіття низьке, 1 чи 2 види можуть домінувати;

при $H = 0$ всі особини належать до одного виду ($N = n$).

¹ *автохтонні* (місцеві, корінні) й *адвентичні* (занесені до даного фітоценозу тваринами, людиною, вітром тощо), існують ніби «самі по собі».

² вважається, що надає більшого значення рідкісним видам, ніж інші індекси.

- *індекс видового різноманіття* Сімпсона (англ. E. H. Simpson, 1949) ¹:

$$D = 1 - \sum \left(\frac{n_i}{N^2} \right)$$

де n_i – ср. чисельність (біомаса) окремих видів, N – заг. ср. чисельність (біомаса) всіх видів ².



¹ вважається, що показники індексу Сімпсона точніше, ніж інші індекси, відображають присутність домінуючих видів.

² D коливається від 0 до 1, чим більше значення, тим більша різноманітність вибірки: індекс — це ймовірність того, що дві особини, випадково вибрані з вибірки, належатимуть до різних видів.

✓ Інші показники:

- *індекс видового багатства* Віттакера (Whittaker, 1977):

$$D = \frac{n}{\sqrt{N}}$$

де, n - число видів у зразку, N - загальне число організмів у зразку.

- *індекс видового багатства* Маргалефа (Margalef, 1969), *індекс вирівняності* Пієлу (Pielou, 1975), *індекс* Макінтоша (MacArthur, 1955) та ін.
- *% території* зайнятої особинами-домінантами до облікової площі;
- *величина орг. маси* що створюють певні види та ін.

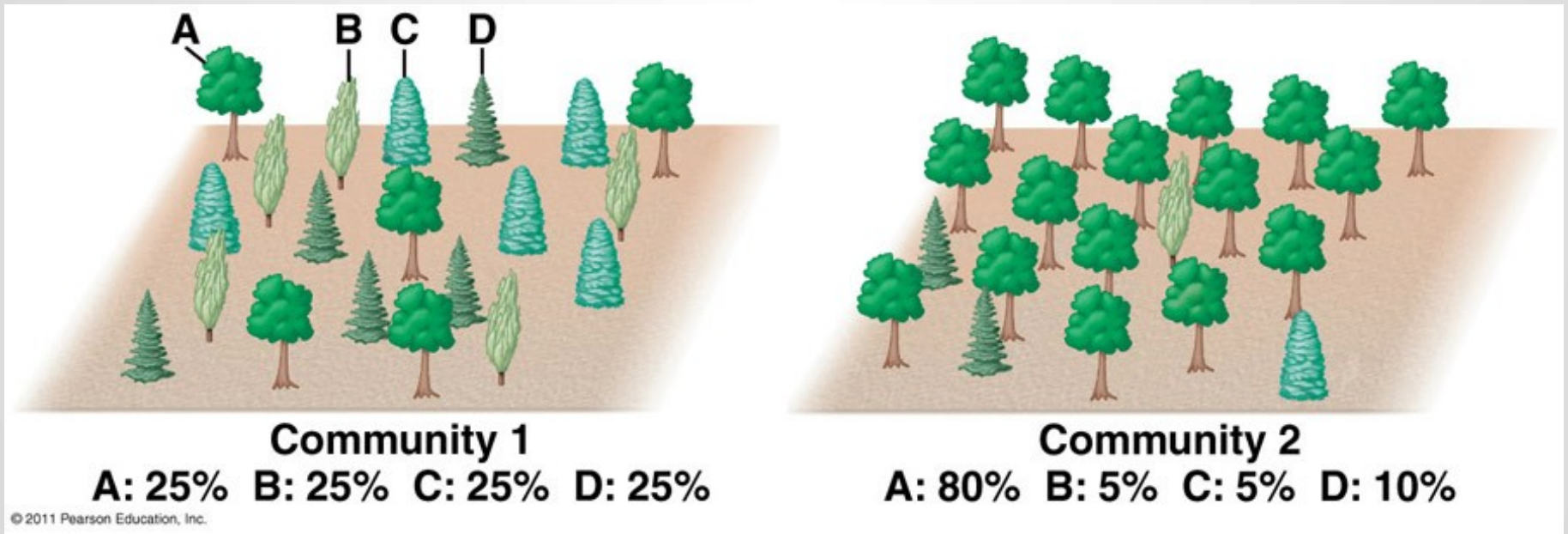
Напр.:

БЦ **А**: заг. число видів (видове багатство) **10**, число особин **100**:

91 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 – min. різноманіття, max. домінування.

БЦ **Б**: заг. число видів (видове багатство) **10**, число особин **100**:

10 : 10 : 10 : 10 : 10 : 10 : 10 : 10 : 10 : 10 – max. різноманіття, min. домінування.



7.4. Видове різноманіття та просторова структура біоценозу

1. *В. багатство (різноманіття, стр-ра)*: заг. число видів даного БГЦ ¹.
2. Чим вище *в. різноманіття*, тим слабкіше *домінування* ².
3. *Бідні* (пустеля) і *багаті* (тропічний ліс) видами БГЦ.
4. *Домінантні види* ³.
5. *Едифікатори* ⁴.

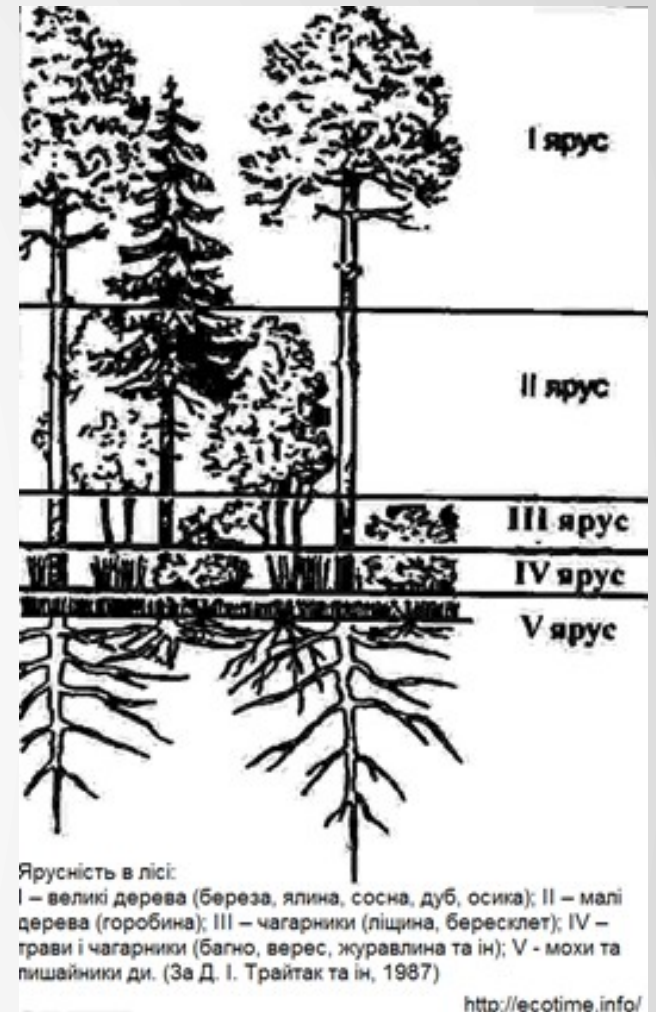
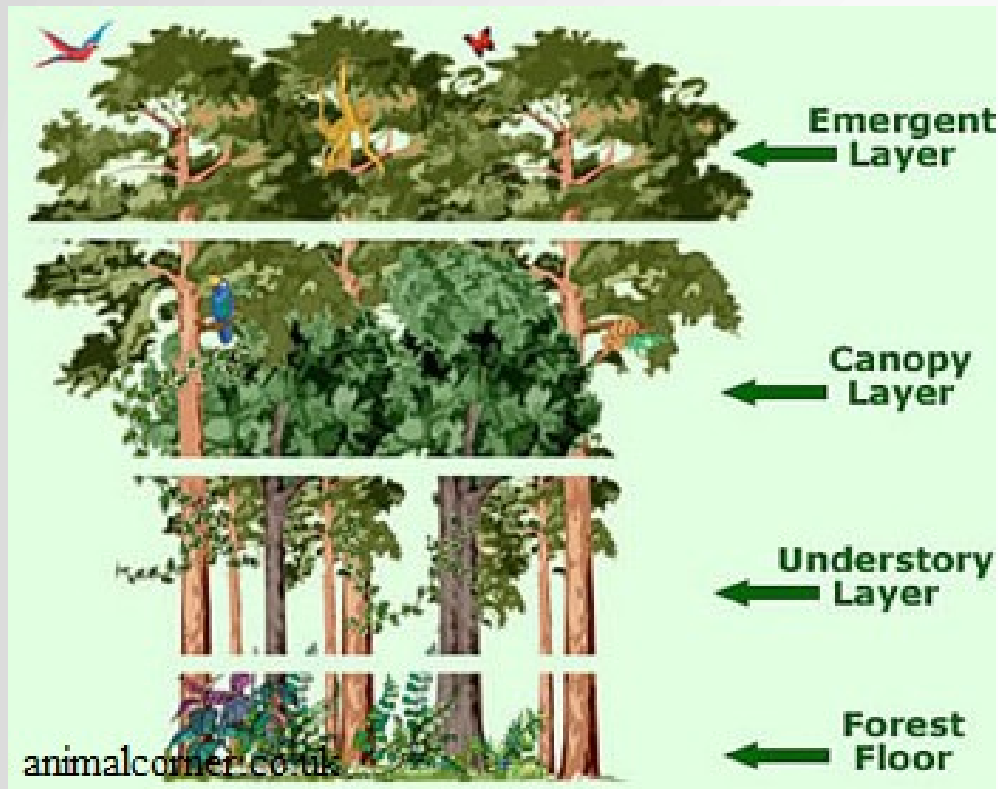
¹ та *співвідношення* (відносна представленість) *чисельності* всіх видів (популяцій) що входять до нього (їх біомаси);

² тим *повніше* використовуються ресурси середовища і тим *стабільніший* БГЦ;

³ *переважають* в БГЦ за чисельністю особин/біомасою або займають велику площу (ялина у лісі);

⁴ *середовищеутворюючі* види, визначають *склад* і *властивості* екосистеми шляхом створення середовища для ін. видів (ялина, дуб в лісах, сфагновий мох у верхових болотах)

6. Просторова стр-ра БЦ (ФЦ):¹

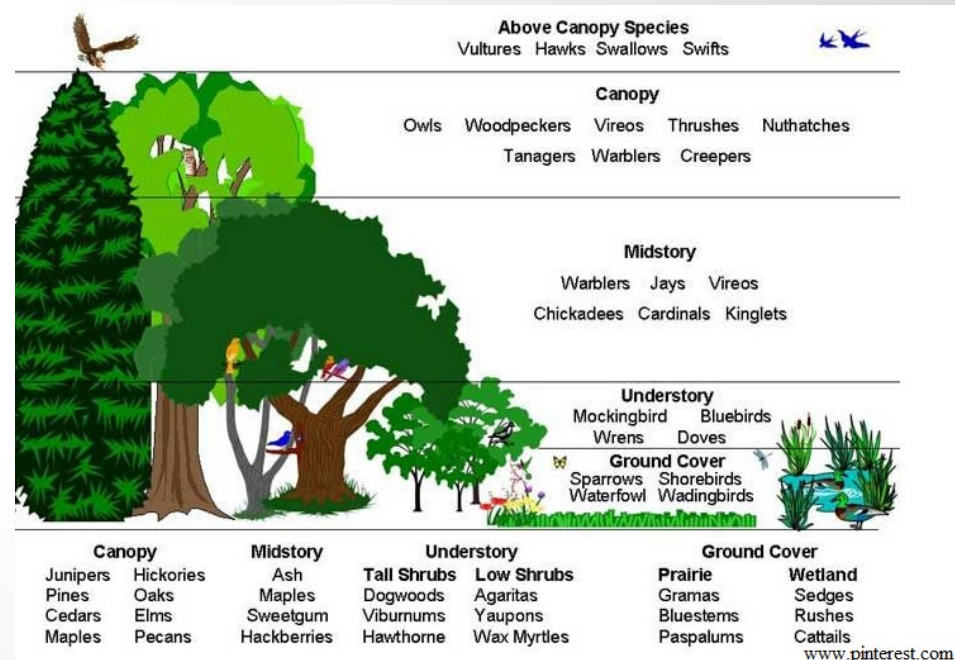


¹ добре розчленовані і відмежовані (по верт. і горизонт.), а іноді і в часі елементи – яруси і мікрогрупування.

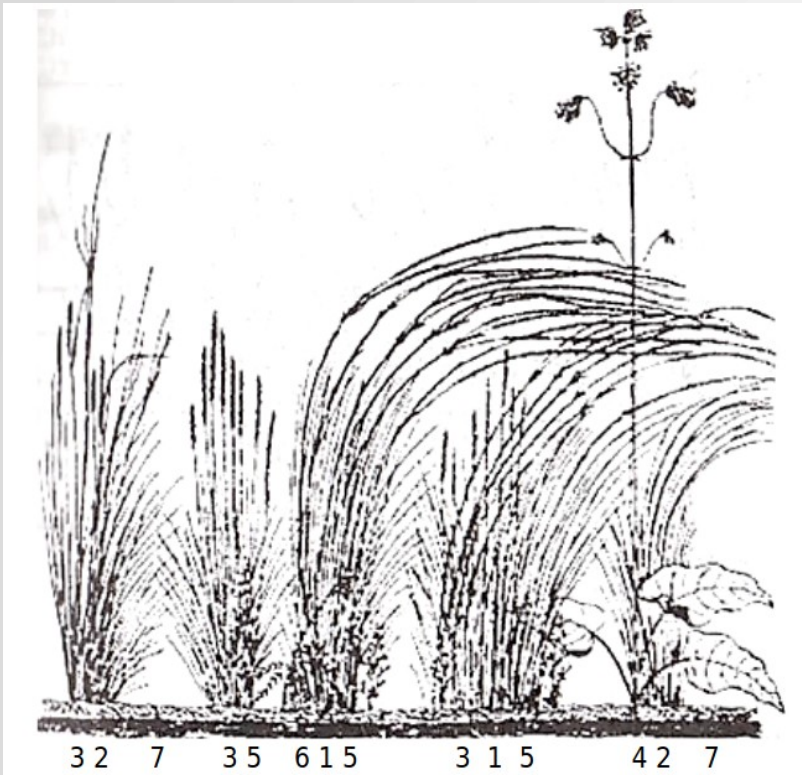
7.5. Розподіл угруповання по вертикалі (характер стратифікації)

- ✓ Розподіл по вертикалі (верт. ярусність): найбільш повне використ. світла ¹
- ✓ Стр-ра БЦ: наземна і підземна.
- ✓ Наземна: формується залежно від вимог до світла, тепла, волог, вітру тощо.
- ✓ Найкраще просторова стр-ра - у **ФЦ**, напр. у лісі (яруси):

- 1) верхній деревний – вище 6 м;
- 2) нижній деревний – нижче 6 м;
- 3) підлісок – до 2 м;
- 4) верхній трав'янистий – до 80 см;
- 5) середній трав'янистий – до 30см;
- 6) нижній трав'янистий – до 10 см;
- 7) надґрунтовий – до 3 см (мохи, лишайники).



¹ ярус дерев, кущів, трав та ін..



У степових і лучних угрупов. - слабше.

Вертикальна стр-ра травостою степу
(за Є.М. Лавренком, 2000):

1. Ковила Лессінга (*Stipa lessingiana*);
2. Мексиканська трава (*S. capillata*);
3. Келерія (*Koeleria gracilis*);
4. Шавлія (*Salvia nutans*);
5. Полин австралійський (*Artemisia austriaca*);
6. Астрагал блідий (*Astragalus pallescens*);
7. сухий покрив.



Підземна стр-ра: залежно від вимог рослин до родючості ґрунту (вертикальний розподіл кореневих систем рослин фітоценозу) ¹.

Тварини не приспособані постійно до якого-небудь ярусу ².

¹ Напр., у степах (підземні яруси): верхній – коріння однолітніх рослин (бульби, цибулини), середній – коріння злаків, глибокий – стрижнекореневі системи рослин. Переваги: продуктивне використання ґрунтової вологи, в тому ж самому місці ростуть рослини різноманітних екол. груп – від ксерофітів до гігрофітів.

² ведуть активний спосіб життя в кількох ярусах: птахи, окремі види ссавців.

✓ Ярусний розподіл:

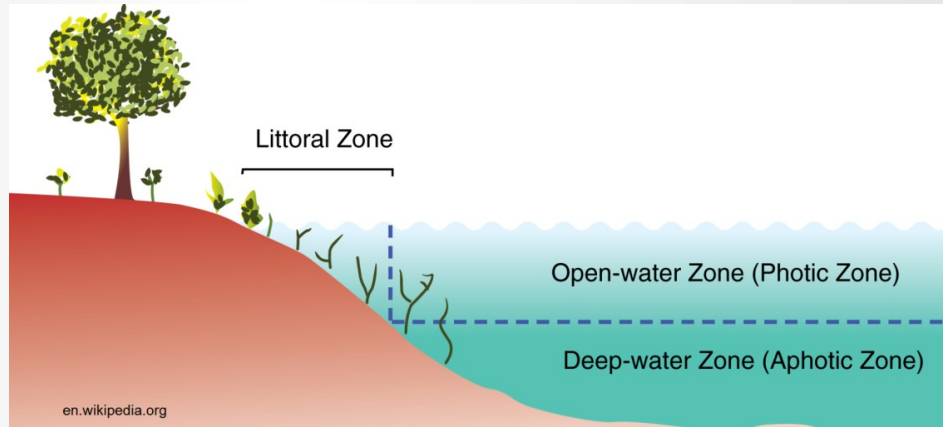
- вища продуктивність БЦ;
- розвиток взаємовідносини між рослинами / тваринами ¹;
- послаблення боротьби за існування і повніше використ. ресурсів НПС.



¹ розмежовує життєвий простір окремих рослин, тварин і мікроорганізмів;

✓ Вертикальна стр-ра водних екосистем (зони за ступенем освітленості):

- 1) літоральна (лат. *litoralis* — «береговий», «прибережний») ¹;
- 2) лімнична ²;
- 3) евфотична (гр. *eu* — добре, *photos* — світло) ³ (літоральна + лімнична);
- 4) профундальна ⁴.

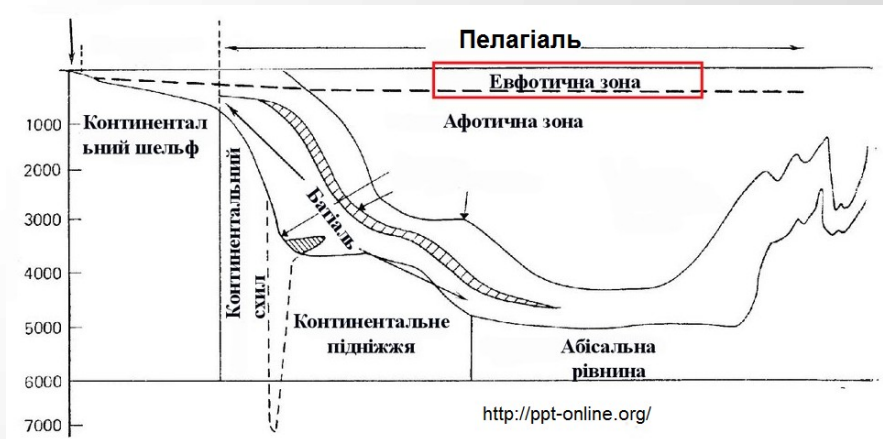


¹ припливно-відпливна зона, вода пропускає сонячне світло до дна;

² товща до глибини, через яку проникає 1% від к-сті сонячного світла, що надійшла на поверхню (припинається фотосинтез);

³ освітлена товща води, автотрофний шар (ярус) водойми, де фотосинтез переважає над диханням;

⁴ дно і товща води, куди не проникає сонячне світло.



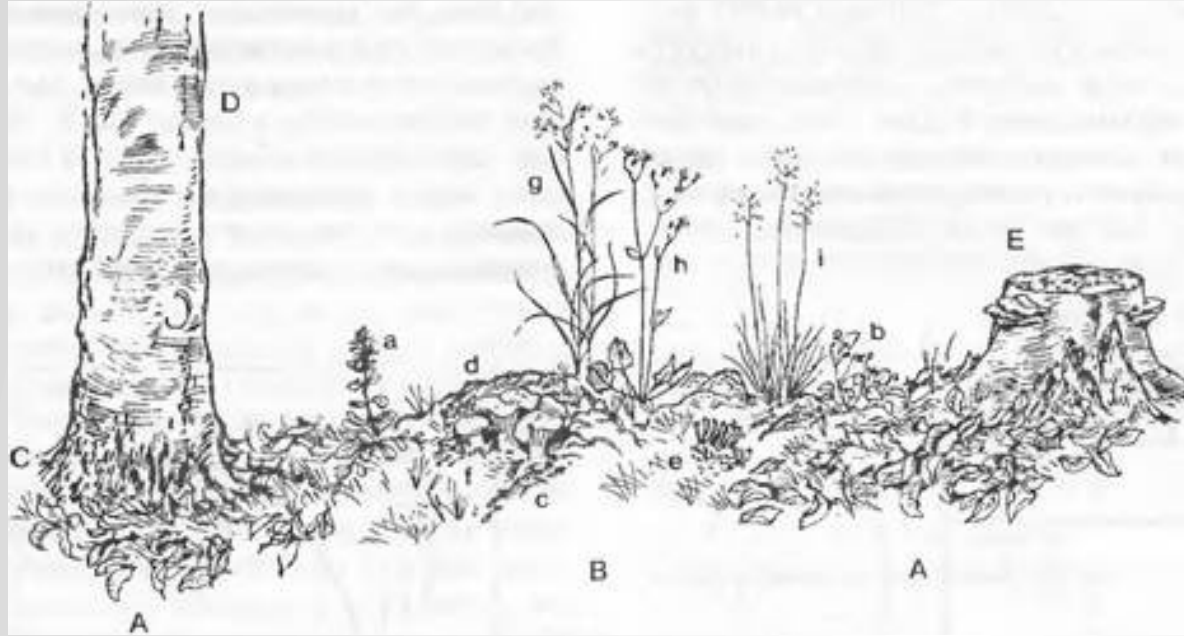
7.6. Горизонтальний розподіл угруповання (горизонтальна стр-ра, мозаїчність)

- ✓ Причини: (в межах БЦ) є відмінності у зволоженні ґрунту, засоленості, освітленості тощо.
- ✓ Мозаїчність: поділ на окремі мікроценози, відмінних за видовим складом, співвідн. особин.
- ✓ Елементи горизонт. розчленування:
 - синузії¹: напр.:
 - с. одного виду в межах угрупов. (*папороті, лишайники*);
 - с. різних видів, але однієї життєвої форми (*чагарники*);
 - с. різних життєвих форм у відповідних мікроумовах².

¹ частина БЦ (фітоценозу) - сукупність особин одного чи групи видів однієї життєвої форми що мають близькі екол. властивості;

² мікроценози, напр., стовбур дерева / горизонт стебел мохів, що руйнується/розкладається.

Синузії змішаного букового лісу в кінці літа (по Ф. Ehrendorfer):



¹ поселяються переважно на гілках або стовбурах, отримують поживні речовини з НС, а не з субстрату, на якому існують.

A - западини, заповнені листовим опадом з відносно вологим нейтр-перегнійним ґрунтом (бактерії, гриби, дрібні безхребетні): **a** - горлянка повзуча, **b** - лісова фіалка;

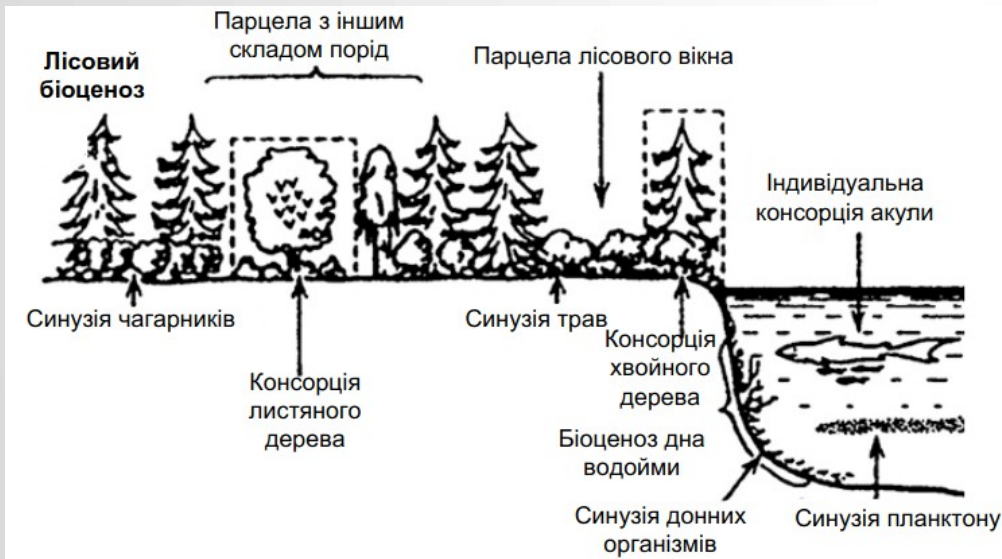
B - мікропідвищення, без листового опадку, з сухішими слабо кислими, бурими лісовими ґрунтами, з наземними синузіями мохів та лишайників: **c** - гіпновий мох, **d** - білий мох, **e** - лишайник кладонія; **f** - мікропідвищення з плодовими тілами молочника (*Lactarius* spp.; утв. мікоризу з буком, *Fagus*): **g** - ожика білувата, **h** - нечуйвітер (ястребинка), **i** - щучник звивистий;

C – основа стовбура з різними листостебельними мохами;

D - кора бука з синузіями епіфітних водоростей ¹ і накипними лишайниками;

E - пеньок, заселений грибами (плодові тіла трутовика).

- парцела (горизонтальна синузія)¹: напр. березові зарості, або ділянка ялин з трав'яним покривом у хвойному лісі; зарості папороті у окремих «вікнах» лісу, тощо.
- парцела є динамічними, часто мають «залишки» попередньої стадії («реліктові») та ознаки наступної сукцесії («піонерні») види.
- У процесі розвитку/ускладнення стр-ри фітоценозу (БГЦ) чисельність і різноманітність парцел зростає.
- Парцела: подібне до поняття «дем».



Консорція, синузія і парцела (за М. Ф. Реймерсом, 1990)

• Mykhailo Vinichuk

¹ одна з системних одиниць рослинності, таких як фітоценоз, популяція, **парцела**, синузія та окрема рослина: найменша (елементарна) одиниця розчленування територій за ознаками рослинного покриву, ділянка (фрагмент) фітоценозу, що відрізняється від інших частин **складом** та **властивостями** компонентів. Ін. назва "мікроценози" чи "мікрофітоценози".

✓ У проточних водоймах:

- перекати – мілководні ділянки з шв. течією, що характерні для рівнинних річок з дном без мулу (прикріплені форми *перифітону*¹ і *бентосу*²);
- плеса – глибоководні ділянки річки між перекатами з повільною течією та м'яким мулистим дном.

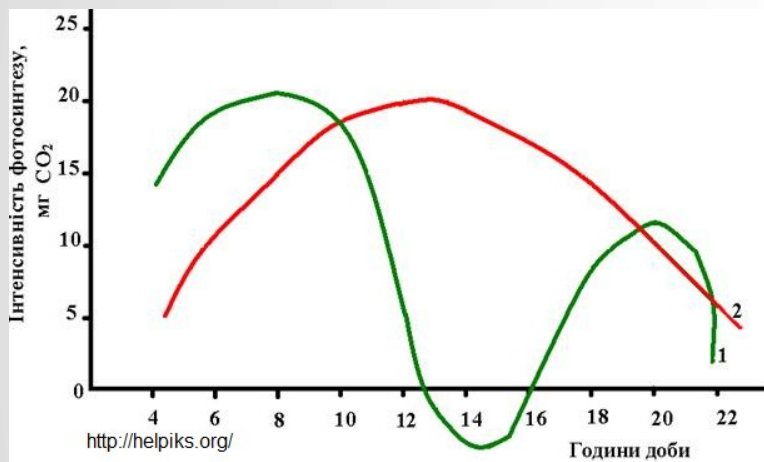


¹ заселяють щільні субстрати: найпростіші, гриби, водорості, черви, ракоподібні, двостулкові молюски тощо;

² організми дна водойм: фітобентос (водорості, квіткові рослини) і зообентос (донні тварини).

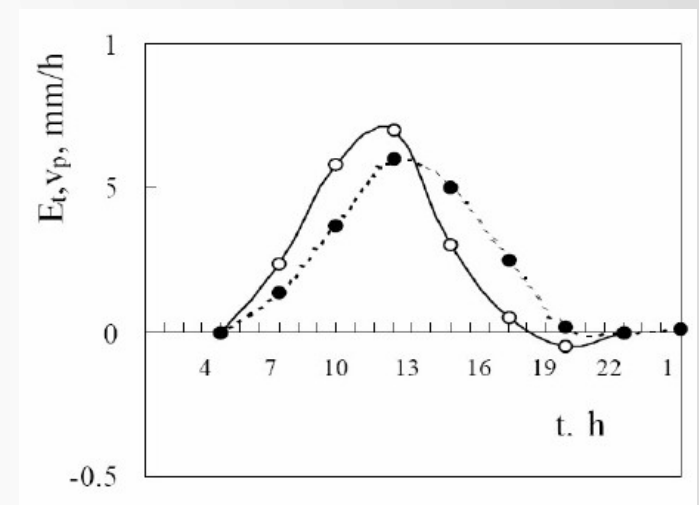
7.7. Періодичність функціонування біоценозів (характер активності)

- ✓ **БЦ:** динамічна система, змінюється в часі, на протязі доби, року, з року в рік і т.д.
- ✓ Добові зміни: зміни фотосинтезу¹, транспірації², поглинання води і мінер. солей, наростання фітомаси, збільшення розмірів листя тощо.



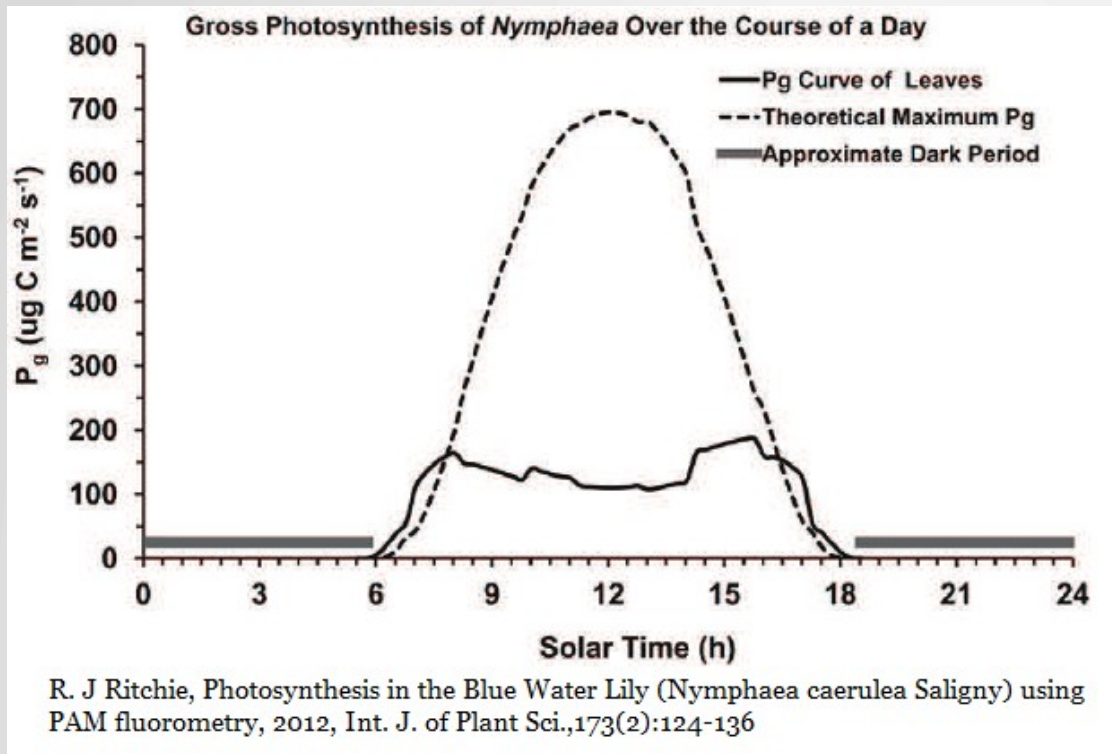
¹ у пд. і ср. широтах – 2 max. ≈ 8 год. ранку та 20 год. вечора;
у пн. – 1 max. ≈ 13 год.

³ ↑ темп., ↑ водний дефіцит → зміна спектр. складу → крива фотосинтезу ↓, навіть нижче компенсаційної точки (розкладання ОР перевищує її синтез → ріст рослини призупиняється).



Transpiration E_t daily course (empty circles) and water flow rate to the plant leaves V_p (full circles).
<https://www.researchgate.net/figure/Transpiration>

² у всіх рослин: у дерев, тіневитрив. рослин, багатьох злаків випаров. води досягає max. до встановлення max денної темп.; в полуденні години транспірація ↓ і знову може ↑ в передвечірній час при зниженні темп. повітря.



Estimated total gross photosynthesis (P_g) of *Nymphaea* leaves over the course of a clear day.

- ✓ Сезонні зміни (ритми вегетації): зміни зовн. вигляду **ФЦ**, обумовлені фенологічним¹ станом видів рослин (квітування, приліт/відліт птахів)².
- Протягом вегетац. сезону змінюються також кількісні співвідн. між видами, особливо у степових і лучних формаціях³.
- Можуть змінюватись домінуючі види рослин.



¹ сезонні фази розвитку залежно від сезону (весна, літо, осінь і зима): у рослин - бубнявіння і розпускання вегетативних бруньок, ріст пагонів, цвітіння, дозрівання плодів і насіння;

² найбільш помітні там, де протягом вегетац. періоду проходить зміна масово квітучих яскраво забарвлених видів рослин (луки, степ, савана).

³ іноді до дванадцяти змін зовнішнього вигляду рослинного угруповання: почергове цвітіння різних видів трав'янистих рослин, особливо весною та раннім літом.



- Домінантність: постійна (сосна, ялина); тимчасова (цвітіння ефемерів) ¹.
- ✓ Зміни **ФЦ** за роками (флуктуації, лат. *fluctuatio* - коливання): причини – клімат. і гідролог. зміни (вологі / посушливі роки) – не ведуть до зміни угруповань.
- ✓ Але, добові, сезонні і річні зміни впливають на кількісне співвідн. видів **ФЦ** та особин у межах популяції – одні зникають, ін. з'являються.



¹ трав'янисті однор. рослини, що мають **короткий** вегетац. період - від 2 тижнів до півроку, напр. *Stellaria media* L. - зірочник середній, або мокрець.

Більшість рослин пустель, напівпустель і стенів (до 60% видів), африканського материка (на 90%).

Розвиваються частіше навесні або восени і повністю гинуть при посушливій погоді влітку.

7.8. Структура (характер) харчових зв'язків

- ✓ Між орг-змами в **БЦ** існують постійні трофічні (харчові) зв'язки, на основі яких формуються ланцюги живлення.
- ✓ **ЛЖ:**
 - пасовищні: з. рослини – рослиноїдні тварини – хижаки, що поїдають травоядних;
 - детритні: відмерла **ОР** – детритофаги – їх хижаки;
 - «паразитарні»: повний цикл життя паразитів від народження до репродукції.
- ✓ Трофічні рівні - продуценти, консументи I, II, і III порядків, редуценти.
- ✓ Залежно від виду корму:
 - еврифаги ¹;
 - стенофаги ².

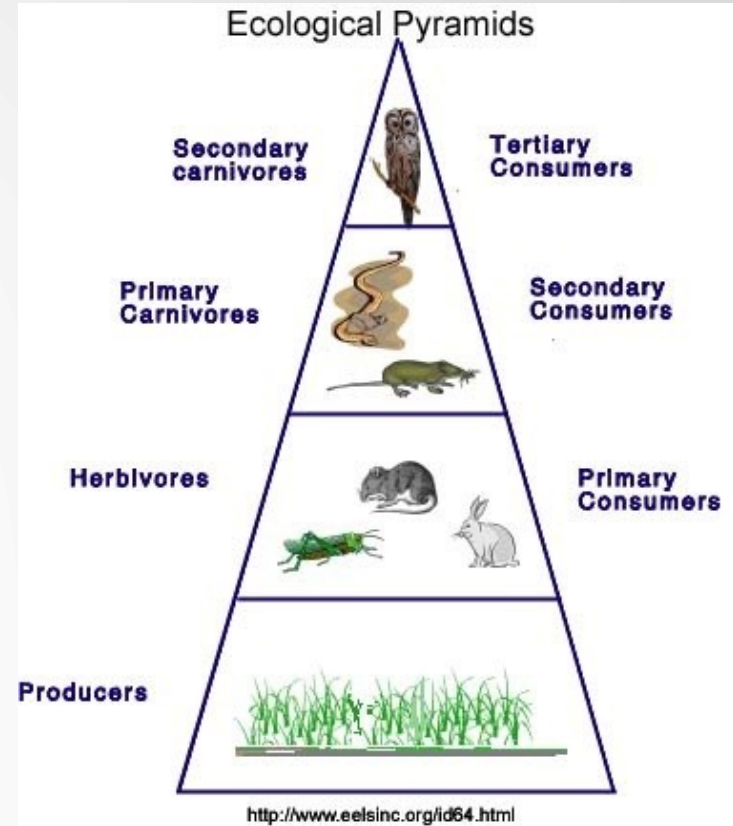
¹ живляться багатьма видами: терміти, сарана, бурий ведмідь, ворони, та ін;

² живляться обмеженим числом видів: птахи - південноамер. шуліка-слимакоїд - майже виключно болотними слимаками, змієїд - переважно зміями та ін.; риби: амур чорний - молюсками.

✓ *Серед тварин:*

- рослино-¹, мясоїдні²;
- змішаного рослин.-тварин. харчування³;
- насіннеїдні / плодоїдні⁴;
- живляться нектаром / пилком садових рослин⁵;
- капрофаги⁶.

✓ **ЛЖ** утв. піраміди біомас, чисел, енергії.



¹ тварини та паразити рослин: постійно живуть усередині / на поверхні рослин (деякі види червів, попелиці, які висмоктують з рослин соки);

² живляться переважно м'ясом;

³ всеїдні: їжаки, курка свійська, вивірка (білка), пацюки.

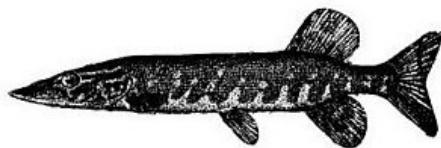
⁴ тварини, що живляться насінням трав'яних рослин / соковитими плодами дерев / чагарників: різноманітні птахи (голуби, горобці, в'юрки), дрібні гризуни (переважно миші);

⁵ різноманітні метелики, мухи, бджоли і дрібні жуки — пилкоїди;

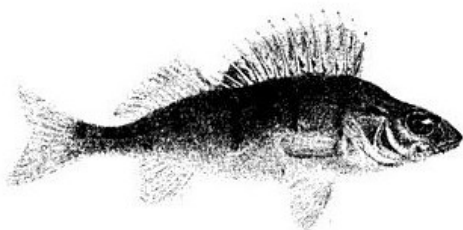
⁶ споживачі екскрементів, відмерлих тканин: жуки-гноювики, личинки кімнатної мухи, дощові черв'яки.



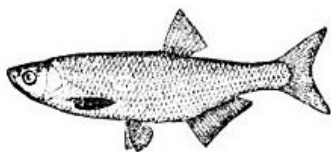
Скопа (*Pandion haliaetus*) - хижий птах.



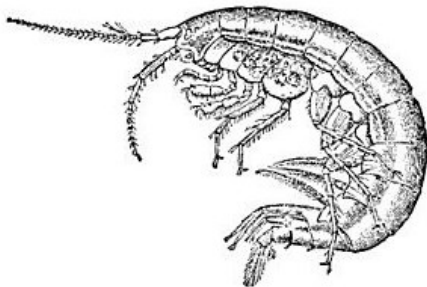
Щука (*Esox*) - рід прісноводних риб.



Окунь звичайний (*Perca*).

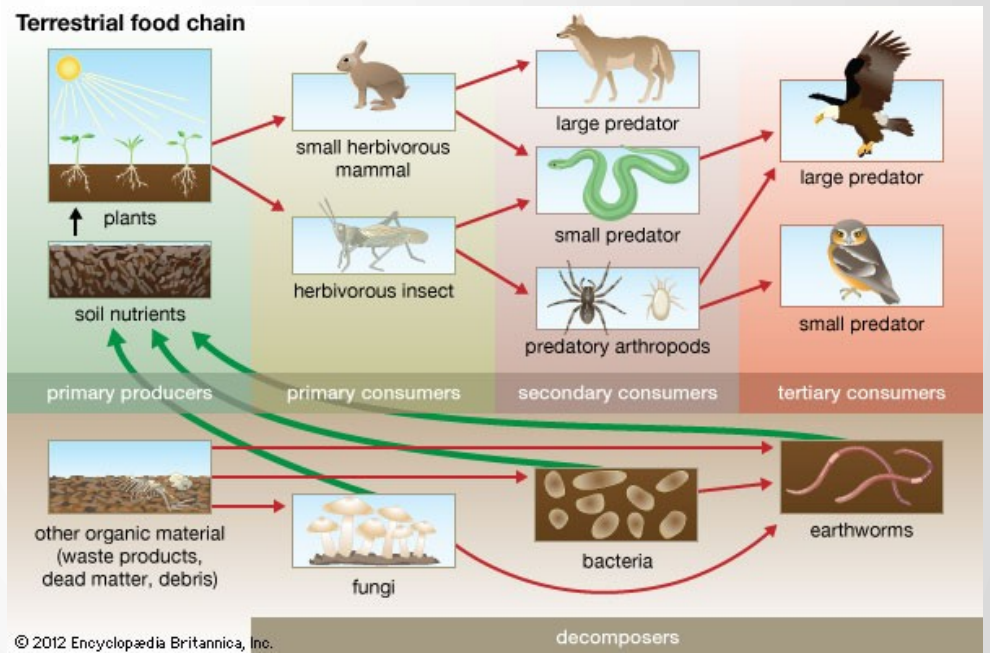
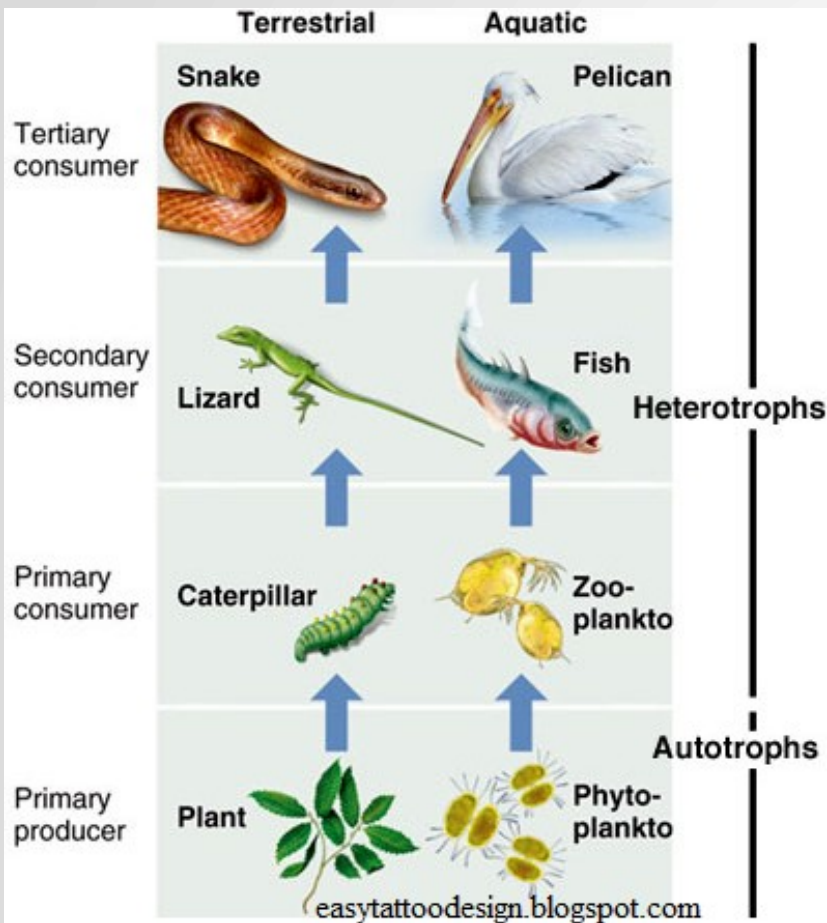


Верховодка звичайна (*Alburnus alburnus*) - родина коропових.



Креветки (*Caridea*) - ракоподібні.

Food chain in a Swedish lake. Osprey feed on northern pike, which in turn feed on perch which eat bleak that feed on freshwater shrimp. Nordisk familjebok.



7.9. Характер групових відносин в біоценозі

- ✓ Закономірності поведінки між особинами в популяції відображає етологічна структура ¹.

- ✓ Розрізняють:
 - одинокий спосіб життя;
 - утворення різних спільнот тварин (сім'я, зграя, стадо, колонія).

- ✓ Колонії ²:
 - тимчасові, періодичні (період розмноження);
 - довготривалі ³.

¹ Етологія – наука про закономірності поведінки організмів.

² групові поселення осілих тварин: масове гніздування морських птахів - захист від хижаків, виховання пташенят; материнські колонії (для багатьох груп тварин у час найбільшої забезпеченості кормам).

³ функціують як цілісний організм: корали – деякі види водних безхребетних тварин, переважно коралових поліпів *Anthozoa*; водорості (вольвокс, діатомові); колонії з чайок, ластівок, граків (на час розмноження) та ін..

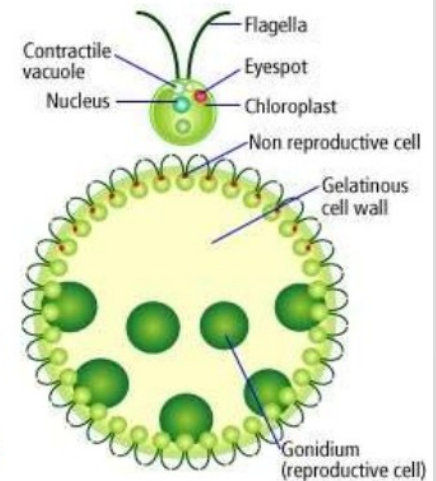


Примітивні морські безхребетні тварини типу **кишквопорожнинних** (кнідарії): сидячий спосіб життя, переважно колоніальні організми, які часто утв. коралові рифи або цілі острови, живуть переважно на глибині до 20-40 м, у теплій чистій воді при вмісті солей $\approx 3,5 \text{ ‰}$ з планктоном та достатньою кількістю кисню.

Рід **зелених водоростей** (*Chlorophyta*): утворюють сферичні колонії (ценобії) кулястої / сферичної форми розміром до 2 мм.

Volvox

- Structure:
 - Individual cells form colonies (level of organization= multicellular) up to 50,000 cells!!!!- cannot live alone
 - Eyespots that allow them to swim near light
 - Flagellates –locomotion
- Similar to Euglena



www.slideshare.net

- ✓ Стадо: тривале / постійне об'єднання тварин для здійснення основних функцій життя¹ – діє як єдине ціле рухаючись за лідером/вожаком.
- ✓ Основа поведінки: взаємовідносини домінування (підпорядкування): наявність тимчасового / постійного лідера, який зумовлює поведінку ін. особин і стада в цілому.



¹ триваліше і постійніше ніж напр. зграя (китоподібні, копитні, примати): добування корму, захист від хижаків, міграції, розмноження, виховання молодняка. Напр. самець-кашалот веде групу з Пн. льодов. океану у теплі моря, а у косаток стадами керують самки.

Кашалот – самий великий зубатий кит, до 50 т. до 20 м., самки - до 15 м., маса — до 20 т.; живуть стадами по декілька сотень, іноді тисяч голів; можуть занурюватись до 2500 м. при тиску 100 атм., живуть 40-50 років, дорослий самець споживає \approx 1 т. корму за добу.

Косатки — англ. killer whale (кит-убивця).



- ✓ *Зграя*: група ссавців (риб, птахів) ¹.
- ✓ Найпоширеніші серед риб ², птахів ³, рідше у ссавців (собачі зграї).



¹ зазвичай одного виду, що активно **підтримують** взаємний **контакт**, координують свої дії, виконують ряд важливих життєвих функцій: **захист** від ворогів, добування **харчування**, міграції тощо.

⁴ великий прибережний птах родини баранцевих (*Scolopacidae*), що гніздиться на арктичному узбережжі і в тундрі, 11 днів — 12,4 тис. км. (89 км/год) Аляска — Н. Зеландія ч/з Тихий океан.

² самки кашалота оберігають дитинча особини що занурюється на глибину у пошуках їжі;

³ кожен птах помахом крила забезпечує підйом для птаха, який летить за ним: зграя збільшує швидкість польоту мін. на 71%.

Коли ватажок втомлюється, він повертається в кінець клину і відпочиває, а інший очолює зграю, гуси в кінці зграї кричать, заохочуючи тих, хто попереду, не збавляти швидкості.

Якщо гусак захворів / отримав поранення і випадає із зграї, то два інших теж покидають її, щоб надати допомогу і підтримку.

Вони залишаються з цим птахом до тих пір, поки він одужає або загине. І лише тоді продовжують подорож самі або з іншою зграєю.

7.10. Топічні зв'язки в біоценозі

1. **ТЗ**: один вид (організми) створює своєрідні¹ умови існування для інших² (особливу роль відіграють рослини).

2. Результат:

- сприяння росту рослин;
- розміщення їх за ярусами;
- об'єднання в стабільні угруповання різних рівнів;
- встановлення складних міжвидових взаємозв'язків (*консорцій*)³.

¹ сприятливі або несприятливі фіз. або хім. умови;

² напр. темп., к-сть опадів, освітленість: мікроклімат у лісі х-ється підв. вологістю, малою контрастністю темп., меншою освітленістю і т.д.;

³ система різнорідних організмів, що тісно пов'язані між собою з одним із індивідуумів або цілою популяцією будь-якого виду рослин / тварин (сосна чи дуб + ін. види: мікоризні гриби, епіфітні мохи та лишайники на стовбурах і гілках, населення членистоногих та ін.).

- ✓ Найбільше консортивних зв'язків мають види: *детермінанти* ¹

- ✓ Розрізняють:
 - *форичні*: одні орг-зми сприяють переміщенню ін. ²;
 - *фабричні*: один вид тварин використовує частини ін. ³

- ✓ Інші взаємодії:
 - характер *розмноження* (клони ⁴, колонії та ін.);
 - характер *спільності* (види взаємодій) у **БЦ** (“+”, “-”, нейтр.);
 - *атрактивні* та *репелентні*: приваблювання / відлякування консортів (алелопатія), тощо.

¹ створюють внутрішнє середовище **БЦ**;

² олені, лосі сприяють поширенню плодів і насіння рослин;

³ для будівництва жител (гнізд), бобри викор. гілки дерев для будівництва житла, птахи гілки листя тощо;

⁴ потомством однієї особини, яка розмножується вегетативно, напр. вусами, столонами (що несуть бульби), пагонами, кореневищами тощо: у **БЦ** часто утворюють *парцели* (мікроценози).

7.11. Продуктивність екосистеми (біоценозу)

- ✓ Основний показник продукції **БЦ**: біомаса / місяць, рік ¹.
- ✓ *Продукція БЦ* обмежується ефективністю фотосинтезу ².
- ✓ Рослинний покрив поглинає $\approx 90\%$ **ФАР**: 0,5-1,5% (фотосинтез), решта транспірація / регулювання темп.³.

➤ *Продукція первинна (ПП)*: *автотрофів* ⁴:

- *валова (ВПП)* ⁵:
- *чиста (ЧПП)* ⁶.

¹ к-сть живої речовини БЦ, (г м², г м³, кг га⁻¹, кг м⁻²), або (Дж м², Дж м⁻³);

² ФАР $\approx 45\%$ від сумарної ($\approx 40\%$ прямої та $\approx 60\%$ розсіяної);

³ ефективність фотосинтезу екватор. лісів $\approx 4,5\%$ ФАР, або 1,5% від сумарної радіації;

⁴ зелені рослини, водорості, хемосинтезуючі бактерії;

⁵ бруutto-продукція, біомаса (енергія) продуцентів (кг м⁻², г м⁻³, т рік⁻¹);

⁶ нетто-продукція: ЧПП = ВПП – дихання, та енергія спожита фітофагами.

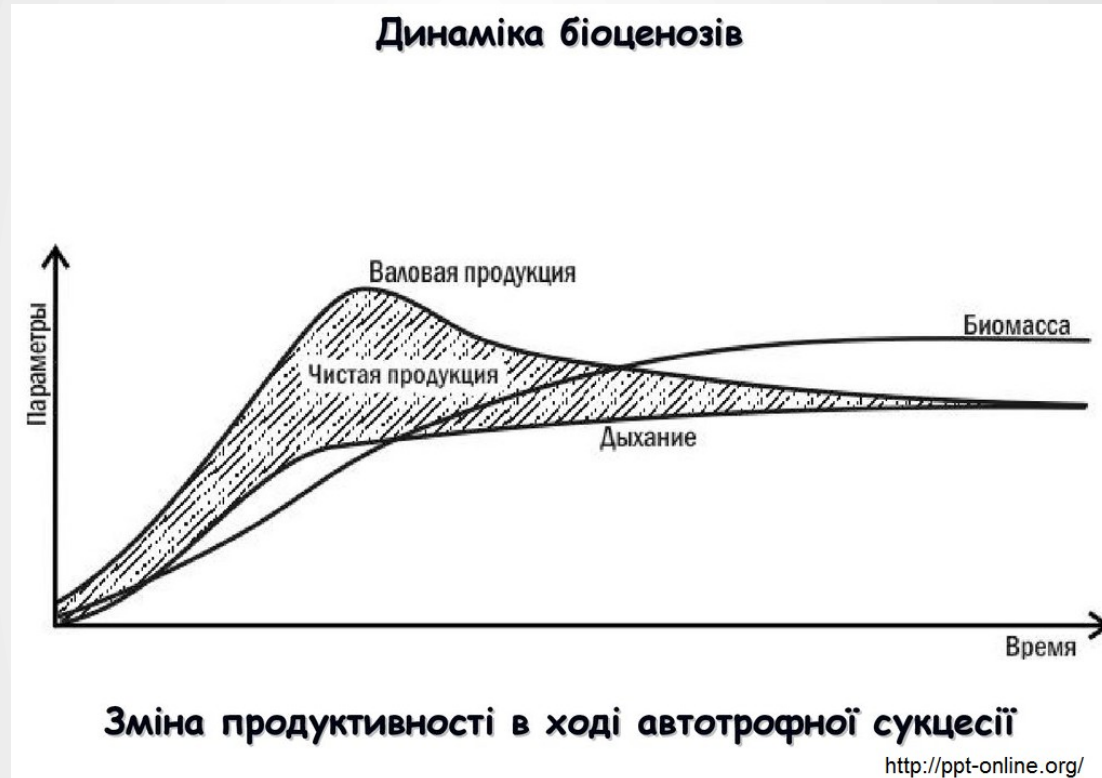
Валова первинна продукція

Екосистема (Біом)	Біомаса, т/га	ВПП, т/га за рік
Пустелі	0,1—0,5	0,1—0,5
Центральні зони океану	0,2—1,5	3—6
Тундра	1—8	1—4
Степ	5—12	3—8
Агроценози	—	3—10
Тайга	70—150	5—10
Листяні ліси	100—250	10—30
Вологий тропічний ліс	500—1500	25—60
Кораловий риф ¹	15—50	50—120

¹ геологічні утворення, що форм. унаслідок життєдіяльності колоніальних коралових поліпів (переважно мадрепорових коралів - переважно колоніальні, прикріплені до морського дна форми) і супутніх їм організмів, здатних вилучати вапно з морської води.

✓ *Продукція вторинна (ВП)* ¹.

✓ *Продукція загальна (ПЗ)* ².



¹ біомаса (енергія) синтезована *гетеротрофними* організмами (кг м^{-2} , Дж м^{-2} за місяць, рік) на певному трофічному рівні (1-10% від ЧПП);

² сумарна кількість біомаси (енергії), утвореної популяцією (біоценозом) за певний період часу.

7.12. Крайовий ефект. Екотон

- ✓ **КЕ:** тенденція до збільшення біол. різноманіття на межі **БЦ** ¹.
- ✓ **Екотон** (еко..., гр. “tonos” – напруга): *перехідна зона (зона контакту / напруження)* — до декількох км ^{2, 3}.



<http://ecotonefarm.blogspot.com/2012/06/thoreau-1.html>



http://www.uoguelph.ca/~ecology/biological_systems/ecotone_ecology.html



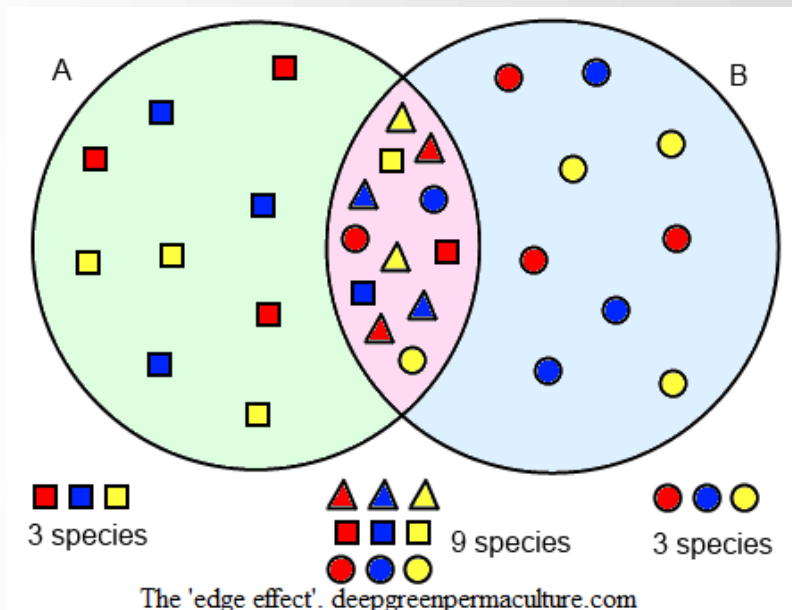
www.photoukraine.com

¹ при переході від одного б. (біому) до іншого;

² напр. зона переходу між лісом і степом — лісостеп; між тундрою й лісом — лісотундра, між м'яким і твердим ґрунтом морських БЦ, тощо);

³ організми кожної з дотичних спільнот, проникають на суміжні (перехідні) зони, видовий склад та чисельність видів у яких, як правило, більші, ніж у БЦ по обидва боки від неї.

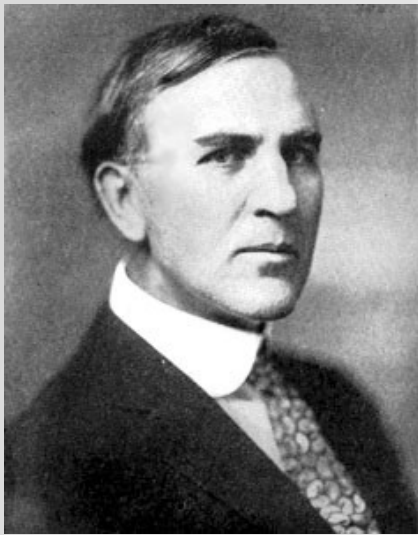
- ✓ Прояв **КЕ** властивий *узліссю* ¹.
- ✓ *Узліссю* характерна значна мінливість екол. факторів ².
- ✓ Відмінність екол. факторів зумовлює специфіку населення їх орг-змами ³.



¹ смуга *лісу* шириною ≈ 100 м уздовж його межі з безлісною територією;

² темп., повітря, ґрунту, вологість, освітленість, випаровування, вітровий режим тощо;

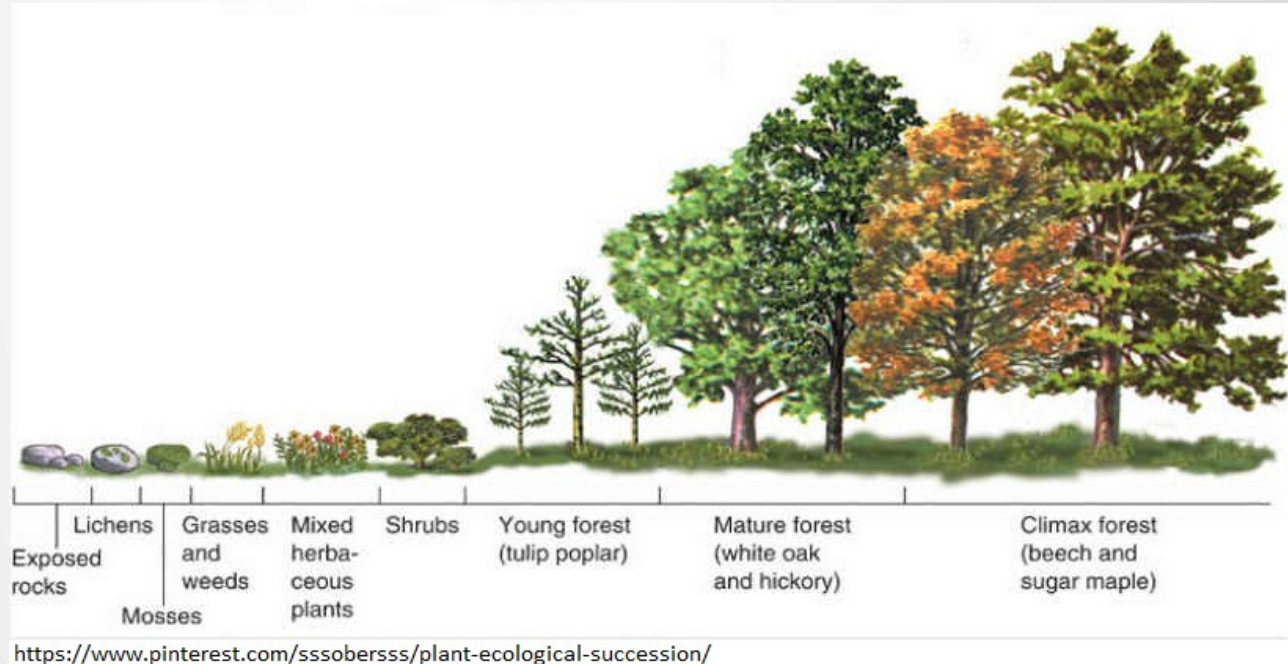
³ змінюються флора, фауна і навіть склад ґрунту



7.12. Екологічні сукцесії та клімакс

- ✓ **С:** послідовна закономірна й необоротна зміна одного **БЦ** ін.
- ✓ Термін введено Ф. Клементсом, 1916).
- ✓ Угрупування утв. сукцесійний ряд (серію) де кожна попередня стадія (серійне угрупування) формує умови для розвитку наступного.

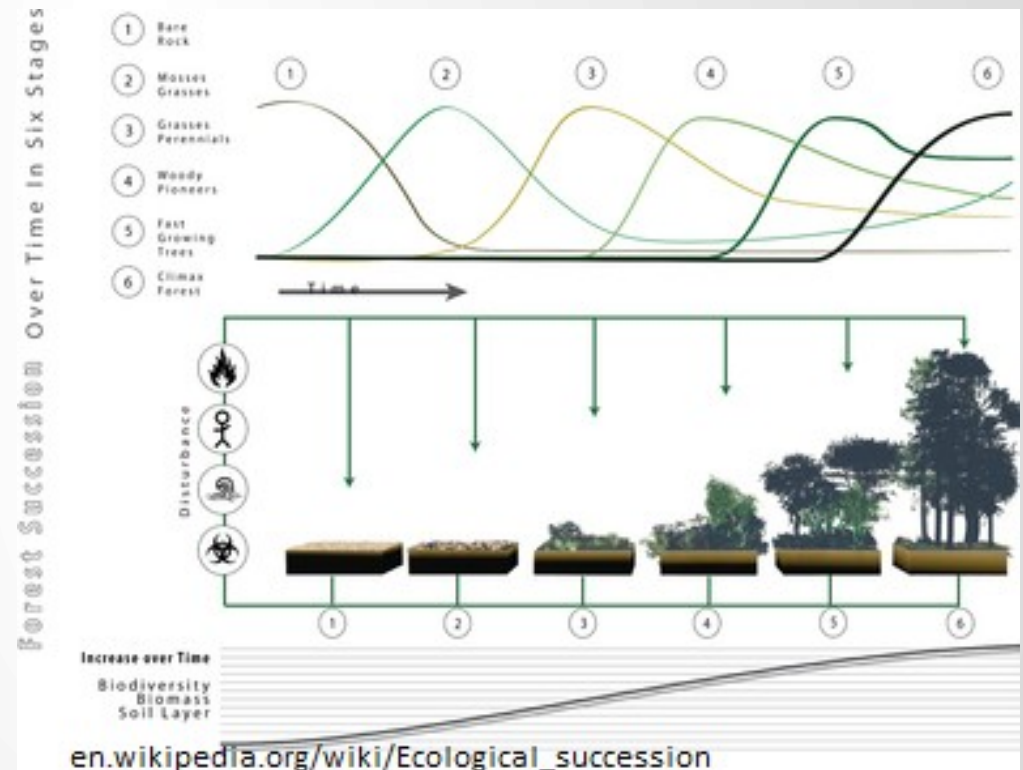
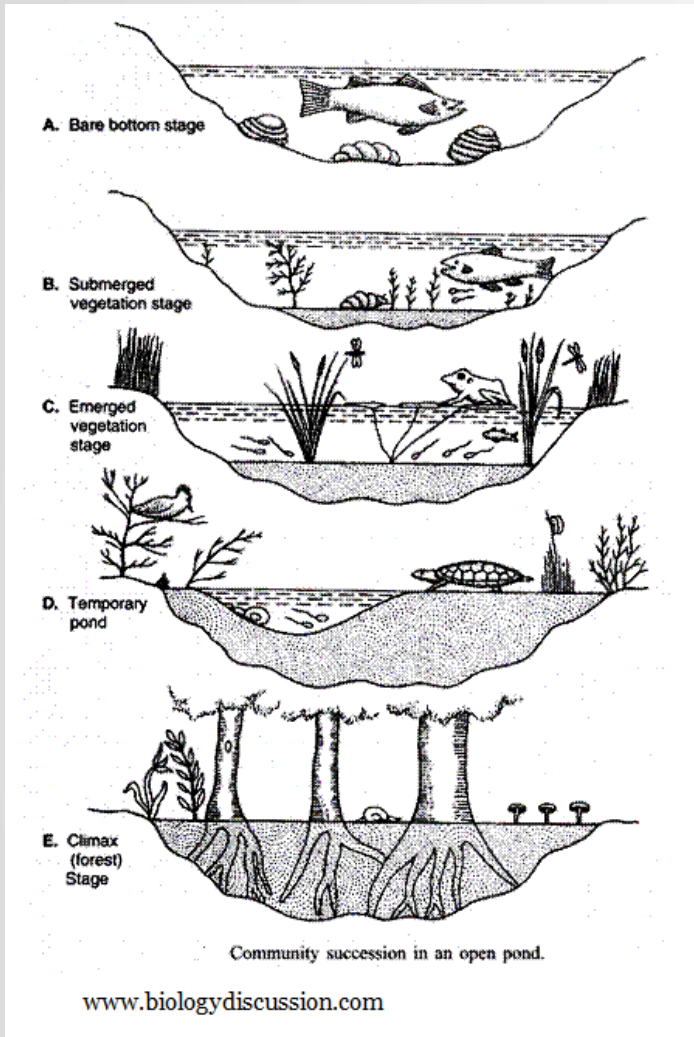
F. E. Clements (1874 – 1945), an American plant ecologist and the pioneer in the study of vegetation succession



<https://www.pinterest.com/sssobersss/plant-ecological-succession/>

Приклади:

- при порушенні екол. рівноваги озеро може перетв. на луки, а потім і на ліс;
- на місці болота виникає листяний ліс, потім на його місці - мішаний ліс, а кінцева стадія - тайга.



✓ Класифікації С:

- за походженням: первинні і вторинні¹;
- за масштабом часу: швидкі, середні, повільні²;
- за оборотністю: оборотні й необоротні³;
- за ступенем сталості процесу: постійні й непостійні⁴;
- на основі процесів, що протікають: ендогенні та екзогенні, та ін.

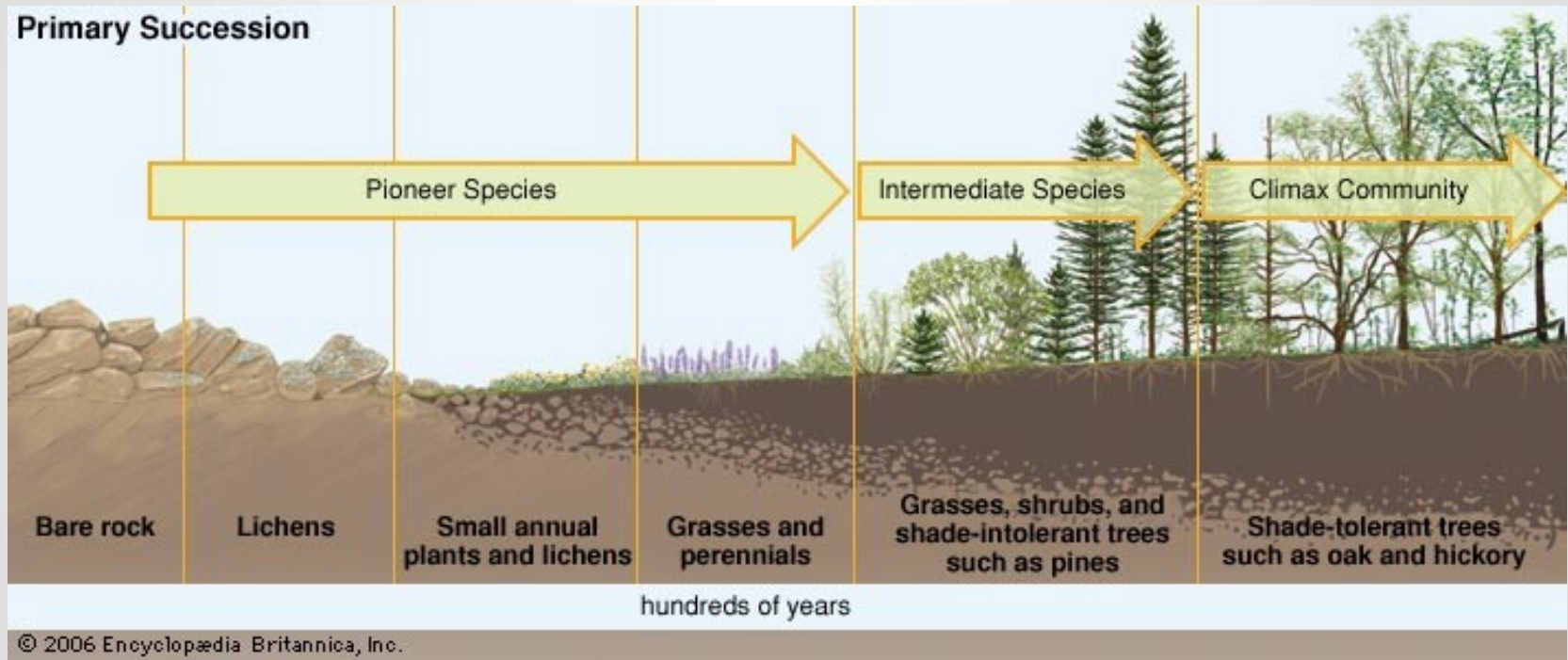
¹ вторинні сукцесії часто протікають швидше ніж первинні, напр. польові бур'яни швидко змінюються рудеральними рослинами;

² клімаксовий лісовий молодняк > стиглі та пристигаючі деревостани > перестійний ліс > заболочування (або саморозрідження > природне розболочування (або загущення молодняком того ж складу);

³ циклічні (протікають по колу) зміни та зміни екосистем, при яких змінюється склад видів і (або) її продуктивність і біомаса в результаті функціонування угруповань (незбалансований обмін) та зовнішнього впливу (напр. надмірний випас);

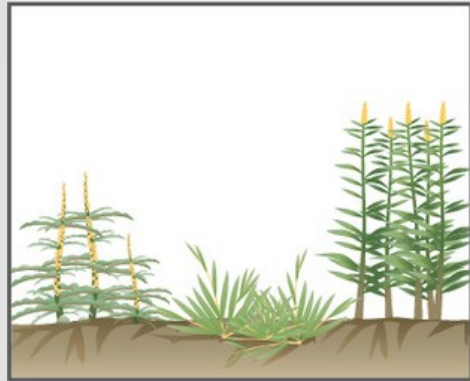
⁴ напр. лісозаготівлі: видалення небажаних дерев, проріджування, зрізання зрілих дерев, тощо.

- ✓ *Первинні С*: поява і розвиток рослинних угруповань у місцевіснуваннях, де рослинності раніше не було: скальні породи, водойми, тощо.

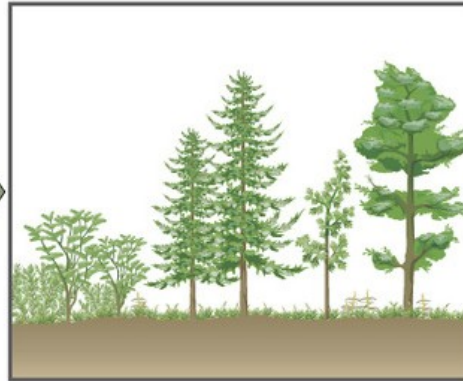


- ✓ **Вторинні С:** відновлення природної рослинності після певних порушень (пожежа ¹, ерозія, засуха, вирубка лісу, тощо).

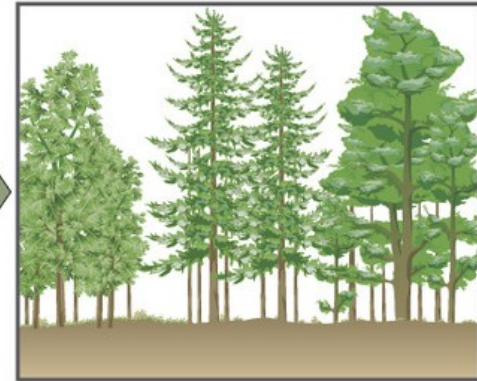
Secondary Succession of an Oak and Hickory Forest



Pioneer species
Annual plants grow and are succeeded by grasses and perennials.



Intermediate species
Shrubs, then pines, and young oak and hickory begin to grow.



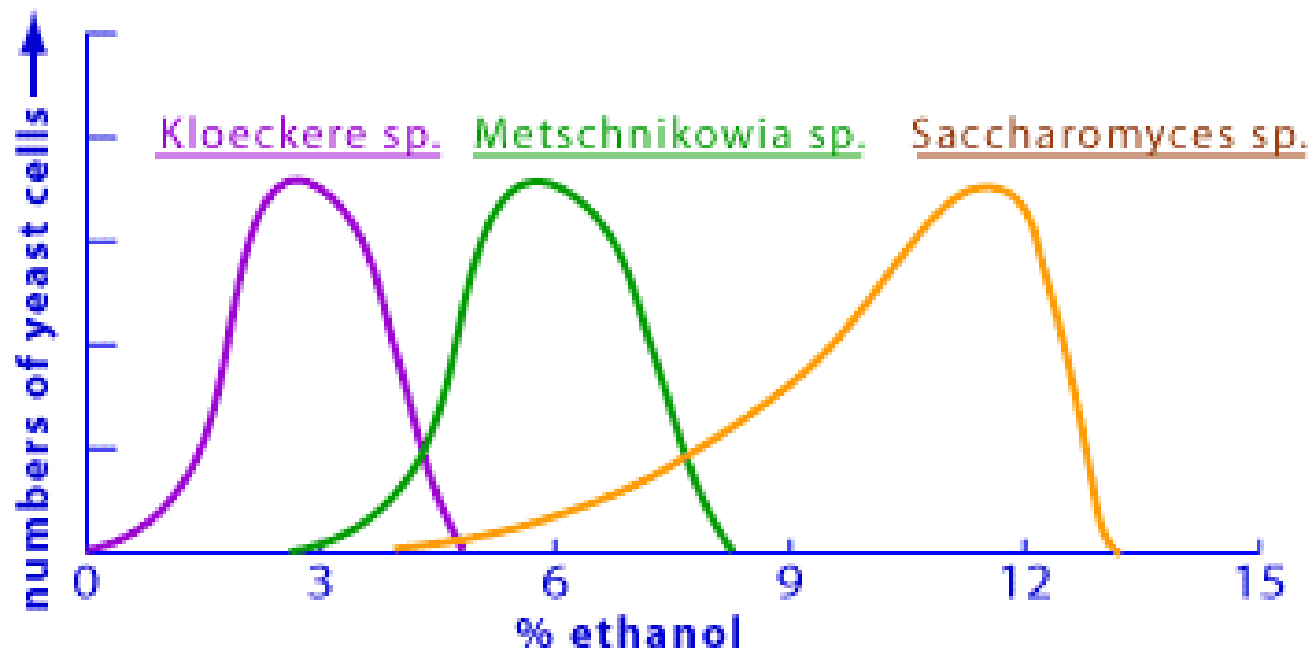
Climax community
The mature oak and hickory forest remains stable until the next disturbance.
www.boundless.com/biology



Вторинна сукцесія: дерева заселяють необроблені поля та луки.
<http://uk.wikipedia.org>

- ✓ *Мікробні С*: зміна складу та функцій домінуючих мікробних угруповань (популяцій) залежно від екол. умов / наявності джерел живлення.
- ✓ *Особливість*: жоден з видів не зникає, а лише змінює свою активність ¹.
- ✓ Напр. при трансформації рослинних залишків (целюлози):
 - розкладання починають целюлозоруйнівні мікроорг-зми;
 - одночасно бактерії-гідролітики гідролізують нерозчинні субстрати поза клітинами у розчинну форму під дією екзоферментів (*протеази, ліпази*);
 - після чого бактерії-осмотрофи можуть споживати мономери.

¹ є механізмом підтримання стійкості мікробного ценозу напр. ґрунту.



Principle of succession. As the concentration of ethanol increases, different yeast strains grow to dominate the culture. When the concentration grows too high for one yeast strain, it dies and another strain grows in its place. <http://www.scq.ubc.ca/>

- ✓ Фази (стадії) сукцесії до клімаксового стану (за Ф. Клементс):
- оголення: поява незаселеного простору;
 - міграції: поява перших, піонерних форм життя;
 - ецезису (гр. *oikisis* - колонізація) ¹;
 - конкуренція: витіснення окремих первинних поселенців;
 - реакції: зворотний вплив угруповання на біотоп і умови існування;
 - стабілізації: остання стадія сукцесії - формування клімаксового БЦ.

¹ заселення організмами простору і пристосування їх до умов середовища.

- ✓ Якщо немає причин для нової сукцесії, ряд завершується відносно стійким угрупованням: *клімаксом* (клімаксові угруповання).
- ✓ Ознака *клімаксу* – відсутність у нього внутрішніх причин для зміни.



Фото УНІАН, Янош Немеш



Фото: wikipedia

✓ Клімаксові угруповання:

- *кліматичні*: можливі в конкретній клімат. області, стабільність яких пов'язана з впливом клімат. факторів (ліс, степ);
- *ґрунтові*: формуються внаслідок впливу особливих факторів ґрунту ¹, які порушують розвиток кліматичного клімаксу (верхове болото);
- *катастрофічні*: вразливі до катастрофічних подій, напр. пожеж та ін. ²

¹ рельєф, ґрунтів, води та ін. чинників.

² при цьому всі процеси розвитку згортаються ч/з особливі обставини: напр. Утворення угруповання із *едифікатором*, який має потужні алелопатичний потенціал чи створює умови, які заважають поступовій зміні видів, напр. ялинник після досягнення певної зрілості може закономірно знищуватися шкідниками; чапарраль може регулярно вигоряти при пожежах; робінієві ліси (робінія несправжньоакація, акація біла), що за рахунок зміни вмісту нітратів можуть формувати стійке та агресивне нітрофільне угруповання.

