Лекція 5

Тема:Способи підтримки біоценозу саду. Біоценологія.

План.

1.Біоценоз- біологічна система.

2.Трофічна структура біоценозів.

3.Просторова структура біоценозів.

4. Міжвидові зв'язки в екосистемах, та способи їх підтримки

Різні види живих організмів, а саме їх, які заселюють навколишнє середовище, вступають у певні взаємини в процесі живлення, використання простору, впливу на особливості мікро- і мезоклімату і т. д. Тривале спільне існування лежить в основі формування багатовидових угруповань – біоценозів, в яких набір видів не випадковий, а визначається можливістю безперервної підтримки круговороту речовин – лише на цій основі в принципі виявляється можливим стійке існування будь-якої форми життя.

Біоценоз - біологічна система

Біоценоз є формою організації живого населення біосфери, що еволюційно склалася, багатовидовою біологічною (екологічною) системою. До її складу входять представники різних таксонів, що відрізняються за своїми екологічними і фізіологічними властивостями і пов'язані за багатьма формами біологічних взаємин як між собою, так і з оточуючим їх неорганічним (абіотичним) середовищем. Саме ці зв'язки як принципова характеристика багатовидових угруповань, визначальна їх цілісність і здатність до самопідтримання, підкреслювалися вже першими дослідниками екосистемного рівня організації. Зокрема, німецький зоолог К. Мебіус в книзі

"Устриці і устричне господарство" спеціальну главу присвятив проблемі "Устрична банка як біологічне угруповання або біоценоз", вперше ввівши цей термін до екологічної літератури. Така ж була спрямованість книги американського дослідника З Форбса "Озеро, як мікрокосм" в якій закладені зачатки поняття про екосистему.

Найбільш чітке вчення про екосистему сформульовано англійським екологом А. Тенслі (1935).

Найбільш важливі типи взаємин видів в біоценозах це харчові (живлення одні х видів іншими, конкуренція за корм і т. п.), ***просторові*** (розподіл в просторі, конкуренція за місце поселення, притулки і тому подібне) і ***средовищеутворюючі*** (формування певної структури біотопу, мікроклімату і ін.). Всі ці форми взаємин здійснюються не на рівні видів і не на рівні окремих особин (взаємини між особинами обмежені – наприклад, взаємини конкретного хижака і його жертви). Стійкі взаємини встановлюються лише між популяціями видів, що входять до складу даного біоценозу. Стабільний характер таких стосунків є результатом обопільних адаптацій, вироблених в процесі тривалого спільного існування виду в складі угруповання.

У результаті їх закономірних взаємин здійснюється глобальна функція біоценотичних систем – підтримка біогенного круговороту речовин.

Цілісність біоценозів підтримується системою зв'язків, що еволюційно склалися, перш за все інформаційних. Згідно з концепцією литовського еколога Е. Лекявічуса, на рівні біоценозу постійно функціонують два канали інформації.

Один з них забезпечує стійке існування і репродукцію

популяцій конкретних видів ; це *система самопідтримання і розвитку видів,* або *селфінг*. Другий канал зв'язує біоценоз, як ціле, з його компонентами ; це – *координації,* що "змушують " популяції окремих видів до виконання специфічних функцій у складі цілісної системи. На конфлікті цих двох каналів інформації базуються регуляторні механізми, що визначають підтримку глобальних функцій біоценозу (Е. Лекявічус, 1986).

Враховуючи всі перераховані особливості, біоценоз як біологічну систему, можна визначити як ***угруповання живого населення біосфери, що історично склалися, які заселюють загальні місця існування, що виникли на основі біогенного круговороту і забезпечують його існуванняв конкретних природних умовах*** (М.П Наумов, 1963).

Всі складні форми біоценотичних стосунків здійснюються в певних умовах абіотичного середовища. Рельєф, клімат, геологічна будова земної кори, мережа гідрографії, гідрологічні умови у водоймищах і багато інших чинників здійснюють визначальний вплив на склад і біологічні особливості видів, що формують біоценоз, служать джерелом неорганічних речовин, що надходять до круговороту, акумулюють продукти життєдіяльності. Неорганічне середовище – біотоп – являє собою необхідну складову біоценотичної системи, обов'язкову умову її існування. Це завжди мається на увазі, МН. Сукачовим (1942) створене вчення про біогеоценоз як єдність біоценозу і його біотопу. Біогеоценоз просторово

визначається межами рослинного угруповання – фітоценозу. ***"Біогеоценоз – це сукупність на відомому протязі земної поверхні однорідних природних явищ (атмосфери, гірської породи, рослинності, тваринного світу і світу мікроорганізмів, ґрунту і гідрологічних умов), що має свою особливу специфіку взаємодії цих, складаючих її компонентів і певного типу обміну речовинами і енергією між собою та іншими явищами природи і являє собою внутрішньо суперечливу єдність, що знаходиться в постійному русі, розвитку"*** (В.М. Сукачов, 1964).

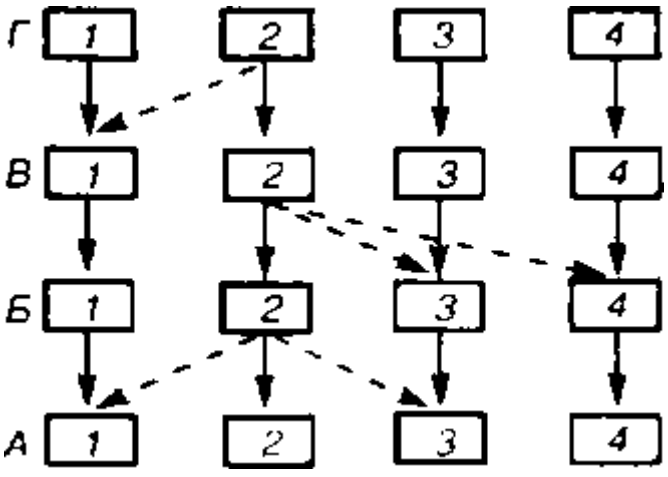
Не зважаючи на деякі відмінності в смислових нюансах, терміни "біоценоз", "екосистема" і "біогеоценоз" практично означають одне і те ж природне явище, надвидовий рівень організації біологічних систем.

2.Трофічна структура біоценозів.

Основна функція біоценозів – підтримання круговороту речовин в біосфері – базується на трофічних взаєминах видів. Саме на цій основі органічні речовини, синтезовані автотрофними організмами, зазнають багатократних хімічних трансформацій і, в підсумку, повертаються до середовища у вигляді неорганічних продуктів життєдіяльності, що знову залучаються до круговороту. Тому при всьому різноманітті видів, що входять до складу різних угруповань, кожен біоценоз з необхідністю включає представників всіх трьох принципових екологічних груп організмів-продуцентів, консументів і

редуцентів. Повночленність трофічної структури біоценозів – аксіома біоценології.

У конкретних біоценозах продуценти, консументи і редуценти представлені популяціями багатьох видів, склад яких специфічний для кожного окремого угруповання. Функціонально ж всі види розподіляються на декілька груп залежно від їх місця в загальній системі круговороту речовин і потоку енергії. Рівнозначні в цьому сенсі види утворюють певний трофічний рівень, а взаємовідносини між видами різних рівнів – систему ланцюгів живлення. Сукупність трофічних ланцюгів в їх конкретному вираженні, що включає прямі і непрямі взаємини видів, складаючих їх, формує цілісну трофічну структуру біоценозу (рис. 13.1).



Мал.1. Спрощенеа схема трофічної структури біоценозу (за І.О. Шиловим. 1985):А—Г – трофічні рівні: А – продуценти, Б – консументи І порядку (фітофаги). В – консументи ІІ порядку, Г – консументи ІІІ порядку; 1—4 – конкретні види даного трофічною рівня; однаковими цифрами позначені окремі трофічні ланцюги: суцільними стрілками — прямі (трофічні) зв'язки, пунктирними стрілками — побічні (конкурентні) зв'язки.

Трофічні рівні. Група видів-продуцентів утворює рівень первинної продукції, на якому утилізується зовнішня енергія і створюється маса органічної речовини. Первинні продуценти – основа трофічної структури і всього існування біоценозу.

Складений цей рівень рослинами (окрім рідкісних безхлорофільних форм) і фотоавтотрофними прокаріотами; у особливих випадках як первинні продуценти виступають бактерії-хемосинтетики. Біомаса органічної речовини, синтезованої автотрофами, визначається як **первинна продукція,** а швидкість її формування – **біологічна продуктивність екосистеми. Продуктивність виражається кількістю біомаси, що синтезується за одиницю часу (або енергетичним еквівалентом). Загальна сума біомаси розглядається в цьому випадку як валова продукція, а та її частина, яка визначає приріст – як чиста продукція.** Різниця між валовою і чистою продукцією визначається витратами енергії на життєдіяльність (витрати на дихання), які, наприклад, в помірному кліматі можуть складати до 40 —70 % валовій продукції.

Накопичена у вигляді біомаси організмів-автотрофів чиста первинна продукція служить джерелом живлення для представників наступних трофічних рівнів. Споживачі

первинної продукції – консументи – утворюють декілька (зазвичай не більше 3—4) трофічних рівнів.

Консументи I порядку. Цей трофічний рівень складений безпосередніми споживачами первинної продукції. У найбільш типових випадках, коли остання створюється фотоавтотрофами, це рослиноїдні тварини (фітофаги). Види і екологічні форми, що представляють цей рівень, різноманітні і пристосовані до живлення різними видами рослинного корму. У зв'язку з тим, що рослини зазвичай прикріплені до субстрату, а тканини їх часто дуже міцні, у багатьох фітофагів еволюційно сформувався гризучий тип ротового апарату і різного роду пристосування до подрібнення, перетирання корму. Це зубні системи гризучого і перетираючого типу у різних рослиноїдних ссавців, мускульний шлунок птахів, особливо добре виражений у зерноїдних, і тому подібне. У рослиноїдних коропових риб над глотковими зубами, на нижній поверхні мозкового черепа є особливе утворення – "жорно", що має ороговілу поверхню; поєднання цих структур визначає можливість перемелювання твердого корму. Гризучий ротовий апарат властивий багатьом комахам і ін.

Деякі тварини пристосовані до живлення соком рослин або нектаром квіток. Ця їжа багата висококалорійними речовинами, що легко засвоюються. Ротовий апарат у видів, що живляться таким чином, влаштований у вигляді трубочки, за допомогою якої всмоктується рідка їжа .

Пристосування до живлення рослинами виявляються і на фізіологічному рівні. Особливо виражені вони у тварин, що живляться грубими тканинами вегетативних частин рослин, які містять велику кількість клітковини. У організмі більшості тварин не продукуються целюлозолітичні ферменти, а розщеплювання клітковини здійснюється симбіотичними бактеріями (і деякими найпростішими кишкового тракту).

Серед ссавців переробка клітковини особливо спеціалізована у жуйних копитних, шлунок яких має складну будову. Найбільш місткий його відділ – рубець – слугує середовищем, в якому проковтнутий корм перемішується зі слиною і піддається дії ферментів симбіотичних бактерій і найпростіших. Продукти бактеріологічного зброджування клітковини всмоктуються тут же, в рубці. Частина рослинної маси, що залишилася, після вторинного пережовування піддається дії шлункового соку в іншому відділі шлунку – сичузі – і далі пересувається звичайним шляхом через кишечник, послідовно оброблюючись різними ферментами. При такому типові живлення до кишечнику разом з рослинною масою потрапляє велика кількість бактерій і найпростіших, клітини яких служать джерелом білкового живлення; крім того, деякі бактерії в рубці здатні синтезувати білок з амонійних солей і сечовини. У інших ссавців основним місцем переробки клітковини є товста кишка, особливо її сліпий відросток. Хімізм цих процесів схожий з травленням в рубці. У зайцеподібних і багатьох гризунів у зв'язку з таким типом травлення виділяється два типи посліду: первинний, який тварини заковтують, і вторинний, сухіший, який виводиться з

організму. Поїдання первинного посліду сприяє утилізації білку (включаючи і бактерійні клітини), що міститься в ньому, а, можливо, і "підсіву" кишкової флори, що регулярно витрачається з екскрементами. Аналогічним чином в області товстого кишечнику і його сліпих відростків йде перетравлювання клітковини у тих, що живляться рослинними тканинами птахів (курячі, гусеоподібні, воронові і ін.).

Перетравлювання клітковини за участю бактерій і найпростіших широко поширено і серед безхребетних тварин. У нижчих термітів ця функція здійснюється головним чином за допомогою найпростіших (джгутикові), у вищих термітів і інших груп більше значення мають бактерії. Втім, серед безхребетних є і форми, що продукують власні ферменти, що розщеплюють клітковину. Так, примітивні комахи лусківниці Ctenolepisma lineata перетравлюють її навіть в умовах повного звільнення кишечнику від бактерій (R. Lasker, A. Giesc, 1956). Продукція целюлозолітичних ферментів, можливо, властива молюскові корабельний черв'як і деяким іншим тваринам, що живляться деревиною.

Консументи частково використовують корм для забезпечення життєвих процесів ("витрати на дихання"), а частково будують на його основі власне тіло, здійснюючи таким чином перший, принциповий етап трансформації органічної речовини, синтезованої продуцентами. **Процес створення і накопичення біомаси на рівні консументів визначається як вторинна продукція.**

Консументи II порядку. Цей рівень об'єднує тварин з м'ясоїдним типом живлення (зоофаги). Зазвичай в цій групі

розглядають всіх хижаків, оскільки їх специфічні риси практично не залежать від того, чи є жертва фітофагом, або м'ясоїдна. Але, строго кажучи, консументами II порядку слід вважати лише хижаків, що живляться рослиноїдними тваринами і які, відповідно, представляють другий етап трансформації органічної речовини в ланцюгах живлення. Хімічні речовини, з яких будуються тканини тваринного організму, досить однорідні, тому трансформація при переході з одного рівня консументів на інший не має настільки принципового характеру, як перетворення рослинних тканин у тваринні.

При ретельнішому підході рівень консументів II порядку слід розділяти на підрівні відповідно напрямку потоку речовини і енергії. Наприклад, в трофічному ланцюзі "злаки – коники – жаби – змії – орли" жаби, змії і орли складають послідовні підрівні консументів II порядку.

Зоофаги характеризуються своїми специфічними пристосуваннями до характеру живлення. Наприклад, їх ротовий апарат часто пристосований до схоплювання і утримання живої здобичі. При живленні тваринами, що мають щільні захисні покриви, розвиваються пристосування для їх руйнування. Такі спеціалізовані зуби ("терка") скатів, що роздавлюють панцирі голкошкірих і раковини молюсків, або забезпечені округлими горбками широкі корінні зуби каланів Enhydra lutris, що живляться переважно морськими їжаками. Ворони і крупні мартини інколи, схопивши тверду здобич (молюски, краби і т. п.), злітають і з висоти кидають її на землю; цей прийом вони повторюють доти, доки

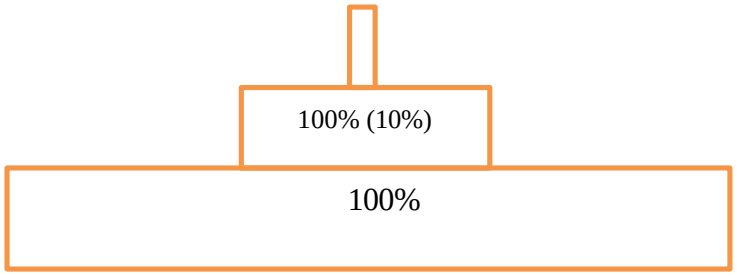
Раковина, або панцир не розколеться. Можливо, що аналогічним чином чинять деякі хижі птахи з черепахами (стерв'ятники) або з кістками крупних тварин (бородань).

Відомий і ряд специфічних пристосувань до живлення. Наприклад, хижі молюски, що живляться представниками того ж типу "просвердлюють" їх раковини за допомогою концентрованих мінеральних кислот, що продукуються спеціальними залозами. У кровосисних кажанів – вампірів – в секреті слинних залоз містяться антикоагулянти, що перешкоджають згортанню крові, сприяючи тривалому живленню. Виділення антикоагулянтів властиве також п'явкам і великому числу членистоногих-кровососів.

Консументи III порядку. Виділення цього рівня достатньою мірою умовне. Зазвичай сюди теж відносять тварин з м'ясоїдним типом живлення, найчастіше маючи на увазі паразитів тварин і "надпаразитів", господарі яких самі ведуть паразитичний спосіб життя. Явище надпаразитизму спонукало і цей трофічний рівень поділяти на підрівні. Але строго кажучи, сюди відносяться всі тварини, що поїдають тварин м'ясоїдних, тоді як паразити рослиноїдних форм повинні розглядатися як консументи II порядку.

Паразитизм – складна і багатогранна форма взаємин, яка детальніше буде розглянута пізніше. У найзагальнішому вигляді *паразитизм відрізняється від хижацтва тим, що паразит не вбиває свою "жертву" (господаря), а тривало живиться на живому об'єкті*. Загибель господарів відбувається лише при масовому і тривалому зараженні і в більшості випадків невигідна для паразита.

Поділ біоценозу на трофічні рівні є лише загальною схемою. Дійсні форми взаємин складніші. Наприклад, існує багато видів із змішаним живленням; такі види можуть одночасно відноситися до різних трофічних рівнів. Перехід біомаси з трофічного рівня, що пролягає нижче, на вище розміщений пов'язаний з витратами речовини і енергії. В середньому вважається, що лише порядку 10% біомаси і зв'язаної в ній енергії переходить з кожного рівня на наступний. Через це сумарна біомаса, продукція і енергія, а часто і чисельність особин прогресивно зменшуються у міру сходження по трофічних рівнях. Ця закономірність сформульована Ч. Елтоном (Ch. Elton, 1927) у вигляді правила екологічних пірамід (мал. 2.) і виступає як головний обмежувач довжини трофічних ланцюгів.



Трофічні ланцюги і мережі живлення. Прямі харчові зв'язки типу "рослина – фітофаг – хижак – паразит" об'єднують види в ланцюги живлення або трофічні ланцюги, члени яких зв'язані між собою складними адаптаціями, що забезпечують стійке існування кожної видової популяції.

Кожен трофічний рівень складений не одним, а багатьма конкретними видами. Видова різноманітність біоценотичних систем – не випадкове явище. Завдяки видоспецифічності живлення

збільшення числа видів в біоценозі визначає повніше використання ресурсів на кожному трофічному рівні. Ця обставина прямо пов'язана з підвищенням повноти біогенного круговороту речовин.

Крім того, збільшення видової різноманітності виступає як "гарантійний механізм", що забезпечує надійність круговороту речовин як головній функції екосистем. Суть цього механізму полягає в тому, що монофагія – живлення лише єдиним видом корму – зустрічається в природі зрідка; не чисельні і олігофаги, набір об'єктів живлення яких включає невелике число екологічно схожих видів. Більшість тварин споживають більш менш широкий набір кормових об'єктів. В результаті окрім прямих "вертикальних" трофічних зв'язків виникають бічні, об'єднуючі потоки речовини і енергії два і більш харчових ланцюгів.

Простий приклад таких зв'язків наведений на мал. 1. Таким шляхом формуються харчові (трофічні) мережі, в яких множинність ланцюгів живлення виступає як пристосування до стійкого існування екосистеми в цілому: "дублювання" потоків речовини і енергії по великому числу паралельних трофічних ланцюгів підтримує безперервність круговороту при завжди вірогідних порушеннях окремих ланок харчових ланцюжків. Таким чином, численність і різноманітність видового складу біоценозу виступає як важливий механізм підтримки його цілісності і функціональної стійкості. Саме на цьому ґрунтується актуальність проблеми біологічної різноманітності, що розробляється в даний час на рівні міжнародної комплексної програми.

В трофічних мережах звичайні "горизонтальні" зв'язки, об'єднують тварин одного трофічного рівня наявністю загальних об'єктів живлення. Це означає виникнення трофічної конкуренції між різними видами у складі угруповання. Сильна трофічна конкуренція невигідна для біоценозу в цілому; в процесі еволюційного становлення екосистем або частина видів витіснялася зі складу угруповання, або формувалися міжвидові стосунки, що послаблюють силу конкуренції.

Можливості послаблення трофічної конкуренції значною мірою визначаються такими її показниками, як ***об'єм і напруженість*** (А.А. Шоригин, 1952). ***Об'єм конкуренції*** визначається числом видів кормів, загальних для конкурентів. У цьому аспекті послаблення конкуренції може йти через розширення кормового спектру одного або декількох конкуруючих видів: збільшення набору кормових об'єктів веде до зниження долі їх, співпадаючою з харчовим спектром іншого виду, тобто до зменшення відносного об'єму конкуренції.

Розбіжність в живленні можлива і на базі співпадаючих об'єктів живлення, якщо відрізняються кормові преференції формально конкуруючих видів; фактично це також зменшує об'єм конкуренції. Найбільш ефективний шлях виходу з конкуренції через зменшення її об'єму – висока спеціалізація в живленні, що призводить до розбіжності кормових спектрів.

Напруженість конкуренції визначається співвідношенням потреби в даному виді корму для видів-конкурентів і його значною кількістю в природі. Наприклад, дуже важливе місце в живленні

гризунів, що мешкають біля води, (бобер, ондатра, водяна нориця) займають очерет і осоки. Але ці види рослин представлені в природі суцільними чагарниками з високою біомасою і продуктивністю. Тому практично забезпечуються запити всіх видів, що мешкають в таких умовах, і конкуренція їх приймає формальний характер і не призводить до реальних негативних взаємин. Подібним же чином практично не виникає конкуренція між різними видами мартинів і чистунових (чистиковых), які величезними зграями живляться на масових скупченнях криля або на косяках риб. У разі ж збігу лімітованих за біомасою кормових ресурсів напруженість конкуренції різко зростає і може стати причиною витіснення менш конкурентоздатних видів зі складу угруповання. Співвідношення об'єму і напруженості визначає загальну силу конкуренції; цей параметр лежить в основі конкретного прояву різних форм взаємин між конкуруючими видами.

За послабленої сили конкуренції система "горизонтальних" зв'язків вигідна для біоценозу: як вже говорилося, на її основі збільшується надійність функціонування екосистем; складна комбінація прямих і непрямих трофічних зв'язків об'єднує всі види біоценозу в єдине функціональне ціле.

Ланцюги розкладання. Всі розглянуті вище процеси пов'язані з синтезом і трансформацією органічної речовини в трофічних мережах і характеризують собою так звані ланцюги виїдання або "пасовищні ланцюги". Процеси поетапної деструкції і мінералізації органічних речовин зазвичай виводяться в окремий блок трофічної

структури, званий ланцюгами розкладання (або детритними ланцюгами).

Вичленення детритних ланцюгів пов'язане, перш за все з тим, що мінералізація органіки практично йде на всіх трофічних рівнях: і рослини і тварини в процесі метаболізму редукують органічну речовину до діоксиду вуглецю і води, ці продукти виводяться до довкілля так само, як і мінеральні солі (останнє особливо властиве тваринам). Детритні ланцюга починаються з розкладання мертвої органіки особливими групами консументів – сапрофагами. Тварини-сапрофаги механічно, і частково і хімічно руйнують мертву органічну речовину, готують її до дії редуцентів. У наземних екосистемах цей процес зосереджений переважно в підстилці і в ґрунті

Найбільш активну участь в розкладанні мертвої органічної речовини беруть ґрунтові безхребетні тварини (членистоногі, черв'яки) і мікроорганізми. Процес деструкції йде послідовними "хвилями": сапрофаги змінюють одне одного відповідно до видоспецифічного типу живлення. Крупні сапрофаги (наприклад, комахи) лише механічно руйнують мертві тканини вони не є власне редуцентами, але готують субстрат для організмів (перш за все бактерій і грибів), що здійснюють процеси мінералізації. Крім того, бактерії-симбіонти сприяють перетворенню складних органічних речовин в простіші, немов би "вбудовуючись" до рівня консументів.

Угруповання організмів-сапрофагів відрізняються відносно малою жорсткістю організації: у їх формуванні велике значення мають стохастичні процеси, окремі види легко взаємозамінні, велика

роль зовнішніх чинників і конкурентного виключення (Н.М. Чернова, Н.А. Кузнецова, 1986).

Таким чином, **на рівні консументів відбувається розділення потоку органічної речовини по різних групах споживачів: жива органічна речовина прямує по ланцюгах виїдання, а мертва – по ланцюгах розкладання.** У наземних біоценозах ланцюги розкладання мають дуже велике значення в процесі біологічного круговороту; у них переробляється до 90 % приросту біомаси рослин, що потрапляє до цих ланцюгів у вигляді опаду. У водних екосистемах велика частина речовини і енергії включається в пасовищні ланцюги.

3.Просторова структура біоценозів.

Визначення біоценозу як системи взаємодіючих видів, що здійснює цикл біогенного круговороту, передбачає мінімальний просторовий об'єм цього рівня біосистем. Так, неправильно говорити про "біоценоз пенька", "біоценоз нори ховраха" і т. п., оскільки комплекс організмів такого рівня не забезпечує можливість повного циклу круговороту. Але такий підхід не обмежує "верхній поріг" поняття біоценозу: повний круговорот речовин може здійснюватися в просторових межах різного масштабу. Р. Гессе (R. Hesse, 1925) дав практично першу систему поділу біосфери на супідрядні зони життя. Як найбільш крупний підрозділ він виділив ***біоцикли:*** суходіл, морські водойми і прісні води. Вони підрозділяються на ***біохори – крупні просторові ділянки біоциклу, що охоплюють серію однорідних ландшафтних систем (пустеля, тундра і т. п.).*** Пізніше цей термін практично повністю був

витиснений введеним Л.С. Бергом (1913, 1931) поняттям "ландшафтна зона". Обидва ці підрозділи відповідають формальним критеріям біоценозу, але не розглядаються як такий.

Просторовим межам біоценозу відповідає поняття ***біотоп – підрозділ біохора (ландшафтної зони), що характеризується єдиним типом рослинного покриву (фітоценозу).*** В цьому відношенні найбільш чіткий підхід виявляється у формулюванні введеного В.Н. Сукачовим поняття "біогеоценоз": *"Біогеоценоз – це екосистема у межах фітоценозу"* (Є.М. Лавренко, Н.В. Диліс, l966, с. 159). В більшості випадків уявлення про біоценоз (екосистему) зв'язується саме з таким просторовим масштабом.

Видові популяції у складі біоценозу закономірно розташовуються не лише по площі, але і по вертикалі відповідно до біологічних особливостей кожного виду. Завдяки цьому екосистема завжди займає певний тривимірний простір; відповідно і міжвидові взаємини мають не лише функціональну, але і просторову спрямованість.

У водних екосистемах великомасштабна вертикальна структура задається в першу чергу зовнішніми умовами. В пелагіалі визначальними чинниками виявляються градієнти освітленості, температури, концентрації біогенів і ін. На великих глибинах діє чинник гідростатичного тиску, в донних біоценозах до цього додається різнорідність ґрунтів, гідродинаміка придонних шарів води. Особливості вертикальної структури виражаються в специфіці видового складу, зміні домінуючих видів, показниках біомаси і продукції. Так, в північно-західній частині Тихого океану чітко

прослідкується вертикальна зміна домінування у видів гідромедуз: у поверхневому шарі (50—300 м) переважає Aglantha digitale, в шарі 500—1000 м – Crossota brunea, а ще глибше – Botrynema bruceu. У прісноводих водоймищах до придонних шарів тяжіють популяції личинок комарів роду Chaoborus, а до поверхневих – роду Culex.

Фотосинтезуючі водорості приурочені до верхніх, краще освітлених горизонтів, що формує вертикальні потоки речовини і енергії, зв'язуючи угруповання эуфотичної зони з глибоководними біоценозами, життя яких ґрунтується на алохтонній (привнесеною ззовні) органіці (А.С. Константинов, 1986).

В наземних екосистемах основний чинник, що створює вертикальну структуру, має біологічну природу і пов'язаний з розчленовуванням рослинних угруповань за висотою. Особливо чітко це виражено в лісових фітоценозах, вертикальна структура яких виражена у вигляді ярусності. Верхній ярус представлений деревними породами, далі слідують яруси чагарників, чагарничків, трав'янистих рослин і наземний моховий покрив. У різних типах лісу ця схема виражена неоднаково. Так, в широколистяних лісах вирізняються декілька деревних ярусів, складених видами з різною висотою дерев, а також ярус підліску (чагарники і низькорослі дерева); трав'яниста рослинність теж може формувати 2—3 яруси. Підріст молодих дерев утворює угруповання, змінні за висотою у міру зростання. Підземні частини рослин у свою чергу утворюють декілька ярусів. З позиції біогеоценології ***ярус – складна матеріально-енергетична система, на базі якої диференціюється***

ряд елементарних вертикальних складових (М..В. Диліс і ін., 1964).

Ярусність виражена і в трав'янистих фітоценозах, визначаючи вертикальну диференціацію розподілу тварин і мікроорганізмів в надземній частині угруповання. Вже наголошувалося, що вертикальна структура наземних екосистем тісно пов'язана з їх функціональною активністю: пасовищні ланцюги концентруються переважно в надземній частині біоценозів, а ланцюги розкладання – в підземній їх частині.

Горизонтальна структура біоценозів виражена їх мозаїчністю і реалізується у вигляді нерівномірного розподілу популяцій окремих видів за площею. Це визначається, з одного боку, особливостями біотопів – неоднаковість грунтових умов, мікроклімату і т. п., а з іншої – взаєминами окремих видів як усередині їх популяцій, так і між собою. На цій основі формуються різного роду угруповання, в яких видові популяції пов'язані між собою тіснішими функціональними відносинами, ніж з іншою частиною біоценозу. У наземних біоценозах найбільш функціонально значимі ***консорції – угруповання видів-автотрофів і гетеротрофів, що виникають на основі тісних просторових і трофічних зв'язків.*** Характерною для таких угруповань є та обставина, що вони зазвичай формуються на основі особин одного виду, що має середовище утворювальну здатність.

Основою консорції може бути, наприклад, сосна з усіма пов'язаними з нею видами мікроорганізмів, мікоризних грибів, лишайників, комах, птахів і т.і. Детермінантом консорції може

виявитися і гетеротрофний організм ("біоценоз" нори піщанки, "паразитоценоз" – комплекс паразитів, що використовують одного господаря). За біологічною роллю в консорціях розрізняються детермінанти і власне консорти, пов'язані з конкретною особиною виду-детермінанта; виділяються також "суперконсорти", пов'язані з популяцією детермінанта. Консорції зв'язані між собою в біоценотичній системі через популяції видів, що не є власне консортами, але вступаючих в різні форми стосунків з окремими внутрішньобіоценотичними угрупованнями.

Усередині фітоценозів виділяються елементарні угруповання – парцели, які можна розглядати як комплексні частини біогеоценозу, що відрізняються одне від одного як радіальним (горизонтальним) складанням елементів, так і специфікою радіально направленого матеріально-енергетичного обміну. Парцелярні, тобто елементарні, угруповання виділяються і в популяціях тварин. Парцелярна структура лісового біогеоценозу визначає складність його внутрішньої будови і різноманіття форм круговороту речовин і енергії в його межах (М.В. Диліс і ін., 1964).

На основі складної внутрішньої структури біоценозу видові популяції, що входять до його складу, вступають у взаємини, що не мають прямого відношення до трофічних зв'язків. Такі, наприклад, **топічні зв'язки**, які прямо випливають з просторової структури системи. *До цієї категорії взаємин відноситься боротьба за місце для поселення, конкуренція тварин за притулки.* Як і в разі трофічної конкуренції, еволюція біоценотичних систем призводила або до витіснення ряду видів зі складу угруповання, або до формування

стосунків, що знижують силу конкуренції. В принципі і в цьому випадку основа співіснування може визначатися або розширенням кола придатних для заселення біотопів (евритопність), що полегшує просторове розміщення, або високою мірою спеціалізації (стенотопність), що зменшує число конкурентів. Таким шляхом пішли, наприклад, пищухи Certhia familiaris – птахи, що будують гнізда у вузьких клиноподібних щілинах в стволах дерев і тому практично не мають конкурентів по лінії вибору місць для гніздування.

З іншого боку, на основі використання простору виникає складна система топічних зв'язків позитивного характеру, що створюють можливість формування більш повночленних і різноманітних за видовою структурою біоценозів. Йдеться перш за все про середовищеутворювальну роль окремих видів і їх угруповань в екосистемах. Відома роль рослинності у формуванні мезо- і мікроклімату. Лісове узлісся, наприклад, різко знижує силу вітру, що прямо позначається і на температурних умовах і режимі вологості в глибині лісу. Крони дерев, перехоплюючи сонячні промені, також впливають на температурний режим, освітленість і вологість. Архітектоніка крони відкриває можливість поселення великого числа організмів з різних таксонів; особливі умови для поселення надають стволи дерев. Як донори фізіологічно активних речовин, рослини створюють довкола себе біохімічне середовище, що впливає на інші види, зростаючі по сусідству. Обмін продуктами життєдіяльності відбувається в ризосфері рослин і є одним з

механізмів формування "фітогенного поля", настільки важливого в утворенні просторової структури ценопопуляції.

Зарості очеретів і водної рослинності, знижуючи течію і силу вітру, також створюють умови для поселення ряду видів тварин, для яких існування на відкритих водоймищах неможливе. У водних екосистемах скупчення водоростей виступають як субстрат для поселення багатьох видів безхребетних тварин, а також як притулки, в яких знаходять укриття різні види риб і інших тварин.

Тварини, будуючи нори, гнізда і інші споруди, створюють притулки із сприятливим мікрокліматом, які можуть використовувати і інші види. Досить згадати види птахів, що гніздяться в дуплах і використовують дупла, видовбані дятлами. Нора ссавців залучає цілий ряд видів членистоногих, амфібій і інших тварин, що використовують їх разом з господарями (***синойкія***).

Будівельна діяльність тварин може мати і ширший біоценотичний ефект. Так, колонії піщанок і інших гризунів через зміну ґрунтових умов, пов'язану з їх риючою діяльністю, визначають динаміку складу і структури фітоценозів. Греблі бобрів змінюють гідрологічні властивості лісових річок і струмків, що разом з вибірковим живленням веде до зміни рослинності в зоні боброві ставків, утворенню алювіальних кіс нижче греблі, замулюванню затоплених ділянок лісу і так далі. Боброві ставки створюють особливі умови і для життя тварин; формується комплекс водних і навколоводних угруповань, не властивих вихідному типові біоценозу. Після відходу бобрів (що трапляється регулярно) ставки

висихають, що у свою чергу викликає зміни характеру рослинності і тваринного населення.

Будівельна діяльність тварин в істотній мірі визначається особливими міжвидовими стосунками, які відомий еколог В.М. Беклемішев назвав ***фабричними зв'язками*** (В.М. Беклемішев, 1951). Вони виражаються у ***використанні для створення різних споруд частин тіла інших організмів, їх виділень, а інколи і цілих живих особин.*** Найбільш широко поширена форма фабричних зв'язків – використання в будівельній діяльності різних рослинних матеріалів: стебел трав, моху, лишайників, гілок дерев та ін. При спорудженні житла широко використовується шерсть ссавців, пір'я і пух птахів, раковини молюсків тощо. Саме так споруджуються гнізда птахів "будиночки" волохокрильців (ручейников), так виготовляється вистилання в норах ссавців.

Деякі тропічні деревні жаби згортають крупне листя у вигляді воронки, в якій накопичується дощова волога, і використовують їх для відкладання ікри. Тісні фабричні зв'язки характерні для мурашок і хвойних дерев, опад яких складає основу будівельного матеріалу мурашників.

В.М. Беклемішев в системі біоценотичних стосунків виділив також ***форичні зв'язки***, що виражаються в *розселенні (поширенні) одного виду іншим.* Такі зв'язки формуються, наприклад, між крупними водними хребетними і мешкаючими на їх тілі організмами-співмешканцями (гідроїдні поліпи, деякі молюски, водорості і ін.). Комахи, що літають, можуть переносити на собі гамазових кліщів від одного місця їх живлення (трупи, послід) до

іншого. Рак-самітник "транспортує" свого співмешканця-актинію. Показано, що амбистомы здійснюючи весняну міграцію здатні транспортувати на своєму тілі двостулкових молюсків Pisidium adansi.

Описані і інші форми форичних зв'язків. Так, спостереження в естуарії Пунта-Моралес (Коста-Ріка) показали, що цілий ряд організмів пов'язаний з плаваючим мангровим листям. Особливо багаточисельні були краби (77,8 %), креветки і ін. Прикріплення до листя, що дрейфує, особливо виражене під час приливу, зменшує ризик загибелі від хижаків і мінімізує витрати енергії на переселення з одного біотопу до іншого (I. Wehrtmann, A, Ditte, 1990).

Складні форми форичних зв'язків утворюються по лінії поширення тваринами пилку і насіння рослин.

4.Основні форми міжвидових зв'язків в екосистемах.

Міжвидові стосунки в конкретних біоценозах реалізуються через складні форми взаємодії популяцій різних видів. У основі їх, як вже відмічено, лежать трофічні зв'язки, що забезпечують здійснення біологічного круговороту як генеральної функції екосистем. Але тривале співіснування багатьох видів призвело до того, що на базі прямих трофічних стосунків сформувався комплекс зв'язків іншого роду, і у складі екосистем, що склалися, ці вторинні зв'язки мають не менш важливе біологічне значення і підвищують міру "жорсткості", обов'язковості певної видової структури біоценозів.

У загальній формі говорять про міжвидові стосунки типу *антибіозу, нейтралізму і симбіозу*. ***Антибіоз – крайнє вираження конкурентних стосунків, при якому який-небудь вигляд повністю перешкоджає можливості поселення особин інших видів в межах певної зони впливу.*** Антибіоз підтримується головним чином хімічним впливом на потенційних конкурентів і в якнайповнішому вигляді властивий ряду видів грибів і прокаріот. Так, в період "цвітіння" ціанобактерії виділяють понад 10 різних речовин, що пригнічують розвиток інших організмів, зокрема зелених водоростей. Це призводить до того, що у ряді водоймищ фототрофний планктон представлений виключно цими організмами. Не менш яскравий приклад антибіозу являє діяльність ряду видів ґрунтових грибів, що продукують бактерицидні речовини. Деякі з них стали основою промислового виробництва антибіотиків.

Нейтралізм – тип стосунків між видами, при якому вони не формують скільки-небудь значимих форм прямих взаємодій. Види, що характеризуються таким типом взаємин, не здійснюють одне на одного помітної біологічної дії. Як не парадоксально це виглядає на перший погляд, приклади такого типа стосунків виявляються нелегко: складність біоценотичних взаємозв'язків призводить до того, що більшість видів хоч би побічно впливають одие на одного. Наприклад, такі лісові тварини, як дрібні, гризуни, землерийки, білки, дятли, не пов'язані у складі біоценозу безпосередніми стосунками, але всі залежать від запасу насіння хвойних порід. На цій основі вони побічно зв'язані одне з одним. Так, запас доступного для землерийок насіння залежить від

кількості шишок, що дожили до природного випадання насіння. Мишоподібні гризуни, навпаки, пов'язані з діяльністю дятлів і білок, що скидають шишки на землю. Між білками, дятлами і шишкарями зв'язок прямішій, ближчий до конкурентного. *Найчастіше нейтралізм зустрічається у відносинах між видами, що не належать до суміжних трофічних рівнів.*

Симбіоз – система стосунків, при якій формуються тісні функціональні взаємодії, вигідні для обох видів (мутуалізм), чи, лише для одного з них (коменсалізм). У найбільш вираженій формі мутуалізма взаємна залежність взаємодіючих видів настільки висока, що вони не можуть нормально існувати ізольовано. Вже згадувалася роль симбіотичних зв'язків фітофагів з кишковими бактеріями. Симбіотичні стосунки широко поширені в природі.

Як би перехідною формою від нейтралізму до мутуалізму є **коменсалізм – взаємозв'язки, вигідні для одного з взаємодіючих видів і нейтральні для іншого.** Прикладом коменсалізму можуть бути риби-прилипали, які, присмоктуються до акули, не лише вступають з нею у форичні зв'язки, але і живляться залишками її корму. Гідроїдний поліп Hydrichtys cucbthoni поселяється на шкірі риб поблизу анального отвору і живиться екскрементами. Коменсалізм часто виявляється разом з проживанням в загальних притулках (синойкія). Прикладом синойкії можуть бути "співмешканці" нір гризунів, що використовують сприятливий мікроклімат і живляться залишками кормів господарів, їх екскрементами, шерстю і ін. У норах великої піщанки Rhombomys

opimus, наприклад, зареєстровано 212 видів "квартирантів": ссавці, птахи, рептилії, амфібії, молюски, комахи, кліщі, черв'яки і ін.

Перераховані принципові форми біоценотичних зв'язків реалізуються у вигляді взаємодії конкретних видів в структурі окремих біоценозів. Як вже підкреслювалося, всі складні і динамічні форми біоценотичних зв'язків складалися впродовж тривалої історії екосистем і в процесі еволюції супроводжувалися формуванням комплексу взаємних адаптацій, що оптимізують стійкі взаємодії популяцій різних видів.