

## Лекція № 5

### ЕКОЛОГІЯ БІОТИЧНИХ УГРУПОВАНЬ (СИНЕКОЛОГІЯ)

#### ПЛАН

- 1 Біоценози (угруповання), їх таксономічний та функціональний склад. Систематика біоценозів
- 2 Трофічна, просторова, екологічна структура біоценозу
- 3 Видова структура угруповань та способи її виявлення
- 4 Концепція біотичного угруповання
- 5 Класифікація елементів угруповання та концепція екологічного домінування
- 6 Поняття про екологічну нішу, потенційна та реалізована ніша
- 7 Динаміка біоценозу як результат міжвидових взаємовідносин. Типи сукцесій
- 8 Індикативне значення організмів

#### 1 БІОЦЕНОЗИ (УГРУПОВАННЯ), ЇХ ТАКСОНОМІЧНИЙ ТА ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ СКЛАД. СИСТЕМАТИКА БІОЦЕНОЗІВ

Популяції різноманітних видів живих організмів, що заселяють спільні місця проживання, звичайно, вступають у певні взаємовідносини, тому що змушені користуватися спільним життєвим простором і харчовими ресурсами. Оскільки стійкі взаємовідносини можливі тільки між популяціями видів, а стабільний характер таких відносин являє собою результат адаптації, то після тривалого спільного існування формуються багатовидові угруповання - *біоценози*. Необхідно відзначити, що набір видів у цих угрупованнях не є випадковим, а визначається можливістю підтримки кругообігу речовин. Тільки на цій основі в принципі виявляється можливим стійке існування будь-якої форми життя.

*Біоценоз являє собою сукупність рослин, тварин, грибів і мікроорганізмів, що спільно населяють ділянку земної поверхні й характеризуються визначеними відносинами як між: собою, так і із сукупністю абіотичних чинників.*

Термін «біоценоз» запропонований німецьким зоологом К. Мебіусом в 1877 році.

*Біоценоз - це об'єднання живих організмів, яке відповідає за своїм складом, кількістю видів і особин деяким середнім умовам середовища, де організми пов'язані взаємною залежністю і зберігаються завдяки постійному розмноженню в певних*

місях. Якщо хоч одна з умов відхиляється хоч на деякий час від середніх умов, то змінюються і весь біоценоз. (К. Мебіус)

Масштаби біоценотичних угруповань організмів надзвичайно різноманітні - від угруповань на стовбурі дерева або на болотній моховій купині до біоценозу ковилового степу.

Складовими частинами біоценозу є *фітоценоз* (сукупність рослин), *зооценоз* (сукупність тварин), *мікоценоз* (сукупність грибів) і *мікробіоценоз* (сукупність мікроорганізмів). Синонім біоценозу - *угруповання*.

Ділянка поверхні планети (суші або водойми) з однотипними абіотичними умовами (рельєфом, кліматом, ґрунтами, характером зволоження й ін.), яку займає той чи інший біоценоз, називається *біотопом* (від грецьк. *topos* - місце). Біотоп, з яким пов'язані організми, що тут живуть, і умови їхнього існування, зазнає змін під впливом біоценозу.

Однорідність кліматичних умов біоценозу визначає *кліматоп*, ґрунтових - *едафотоп*, зволоження - *гідротоп*. При польових дослідженнях межу біоценозу встановлюють за фітоценозом, який легко розпізнати. Наприклад, лугове угруповання легко відрізнити від лісового, ялинові ліси - від соснових, а верхове болото - від низинного.

З екологічної точки зору критеріями виділення біоценозів є видовий склад флори і фауни, часова тривалість системи та просторових меж. Угруповання можна назвати біоценозом лише тоді, коли воно відповідає таким критеріям:

*Має характерний видовий склад.* Існує дві характерні групи видів:

а) домінантні види, які творять зовнішній вигляд біоценозу (очеретовий, сосновий, ковиловий, сфагновий, вересковий), причому кожен з них має свою особливу, неповторну зовнішність;

б) субдомінантні види, які хоч і не виділяються так виразно, як перша група, але, як правило, їх присутність говорить про умови місцезростання.

Характерні види вказують на ці специфічні умови середовища, хоча часто не є видами-домінантами. Наприклад, коли ми згадуємо про барвінок, то бачимо діброву, в якій домінує дуб.

*Має необхідний набір видів.* Біоценоз є системою, в межах якої реалізується обіг матерії й енергії, який здійснюється між компонентами біоценозу і середовища. Тому біоценозом може називатися лише така система, яка містить усі елементи, необхідні

для реалізації обігу матерії. Першочерговим джерелом такого обігу є автотрофи, або продуценти. До другої групи належать гетеротрофи, які живляться продукованою рослинами чи тваринами органічною матерією (рослиноїди, хижаки і паразити). Третю групу становлять деструктори - організми, які перетворюють органічні зв'язки в неорганічні. Відсутність окремих членів у тій чи іншій системі не дає права називати її біоценозом.

*Характеризується певною тривалістю в часі.* Біоценоз з його видовим складом є системою стійкою і довговічною, однак його мешканці мають різну тривалість життя. Наприклад, у мікробів вона триває хвилини, в дрібних безхребетних - дні, в крупних - роки, а лісові дерева живуть сотні років. Окремі біоценози тропічних лісів вирізняються геологічною історією, тоді як на місцях згарищ чи евтрофних озер розвиваються цілком інші біоценози.

*Має свою територію і межі.* Простір, на якому функціонує окремий біоценоз, вирізняється однорідністю й особливістю умов біотопу. Малі біоценози можуть існувати на кількох метрах квадратних (джерело з його особливим тваринним і рослинним світом), тоді як діброви, наприклад, простяглися на сотні квадратних кілометрів зі сходу до заходу України. Головним у визначенні межі біоценозу є повночленність і реалізація обігу матерії.

Виділити межі між двома біоценозами нескладно, якщо їх абіотичні та біотичні чинники помітно відрізняються (озеро і лука, ліс і поле, болото і лука річної заплави). Однак і в межах цих біоценозів, якщо уважніше їх дослідити, можна побачити дрібніші повночленні утворення. Найчастіше межі біоценозу визначаються з урахуванням характерних життєвих форм (дерева, чагарники, лісові, лучні чи степові трави). Фітоценози вивчає молода наука *фітоценологія*, а зооценози - *зоосоціологія*. Складність у вивченні біоценозів полягає в тому, що тваринні організми можуть мігрувати у сусідні фітоценози, і тому не можна стверджувати, що певному рослинному угрупованню обов'язково відповідає якимсь одне угруповання тварин. Одне рослинне угруповання може служити кормовою базою для кількох видів консументів, і навпаки, один вид тварин може годуватися в декількох різномісних рослинних угрупованнях. Тому вивчення біоценозів вимагає глибоких досліджень не лише флори і фауни, але і функціонування окремих чинників біоценотичної системи.

Отже, будь-який біоценоз можна розділити на структурні елементи, а саме - на основі трофічних зв'язків (*трофічна структура*), на основі просторового розміщення

компонентів (*просторова структура*), на основі особливостей функціонування окремих біоценозів в конкретних умовах (*екологічна структура*).

Будь-яка система складається із компонентів, які в сукупності, об'єднуються за якимось спільними ознаками. Кожному біотопу властиві свої ценотичні зв'язки. Для визначення спільного і відмінного між ними потрібна класифікація. При вивченні будь-якої системи найбільш доступними для виявлення є рослини, а оскільки всі тварини прямо або опосередковано залежать від продукції рослин, для класифікації використовують систематику геоботаніки.

Екологи користуються наступними таксономічними одиницями: *асоціація, група асоціацій, формація, група формацій, клас формацій, біоценотичний тип*.

**Асоціація** - найменша типологічна одиниця, відзначається однорідним видовим складом, однаковою структурою й однотипними абіотичними умовами.

**Група асоціацій** - об'єднання подібних асоціацій, в яких склад усіх ярусів, крім одного, подібні (*ялинник із чорницею, ялинник з квасницею*).

Групи асоціацій об'єднуються у **формації**. До формації відносять групи асоціацій із спільним едифікатором (*формація ялинових лісів*).

**Група формацій** - об'єднання формацій, в якому едифікатори представлені Іодноєю життєвою формою (*ялинові та ялицеві ліси утворюють групу формацій темнохвойних лісів*).

**Біоценотичний тип** - утворення класів формацій хвойних і листяних лісів, які мають риси екологічної подібності (*лісові системи*).

## 2 ТРОФІЧНА, ПРОСТОРОВА, ЕКОЛОГІЧНА СТРУКТУРА БІОЦЕНОЗУ

**Трофічна структура біоценозу.** Будь-який біоценоз можна розглядати, як складну сукупність трофічних ланцюгів, між видами, що входять до складу даного угруповання.

Завдяки кормовим взаємостосункам у біоценозах здійснюється трансформація біогенних речовин, акумуляція енергії і розподіл її між видами (популяціями). Чим багатший видовий склад біоценозу, тим різноманітніші напрями і швидкість потоку речовин і енергії.

*Ланцюги живлення, або канали живлення, якими постійно перебігає енергія, прямо чи опосередковано об'єднують всі організми в єдиний комплекс.*

*Перший трофічний рівень* представлений первинними *продуцентами*, або *автотрофами*. До них належать зелені рослини, які здатні використовувати сонячне проміння для утворення хімічних сполук, багатих на енергію. Первинні продуценти - це найважливіша частина біоценозу, тому що практично решта організмів, що входять до його складу, прямо чи опосередковано залежать від постачання енергії, якою запасилися рослини.

Крім первинних продуцентів до складу біоценозу входять *гетеротрофи* (відгрецьк. *гетеро* - інший, *трофе* - корм) - організми, які використовують для споживання (корму) готові органічні речовини, представлені консументами і деструкторами. Перша група утворює *ланцюги поїдання*, а друга - *ланцюги розкладу*.

*Другий трофічний рівень* утворюють травоїдні тварини, яких називають первинними консументами. М'ясоїдних, які живляться травоїдними, називають вторинними консументами, або первинними хижаками; вони перебувають *на третьому трофічному рівні*.

Хижаки, які живляться первинними хижаками, в свою чергу, становлять *четвертий трофічний рівень* і називаються третинними консументами. Тварин, що споживають вторинних хижаків, називають третинними хижаками, або ж четвертинними консументами, іт. д.

Оскільки чимало тварин всеїдні (живляться як рослинами, так і тваринами), тобто, одночасно одержують енергію з декількох різних трофічних рівнів, їх неможливо віднести до відповідного рівня. Звичайно вважають, що такі організми входять відразу до декількох трофічних рівнів, а їхня участь в кожному рівні пропорційна складу вживаної ними їжі.

Окрему ланку кормового ланцюга утворюють так звані *деструктори*, або *біоредуктори* - організми, які розкладають органічні речовини. Це переважно мікроорганізми (бактерії, дріжджі, гриби-сапрофіти), які селяться на трупах і екскрементах і поступово їх руйнують. Завдяки їхній діяльності відбувається повернення в мінеральне царство елементів, які містяться в органічних речовинах.

Гриби, наприклад, в основному беруть участь у розкладі клітковини рослин, а бактерії розкладають трупи тварин. Мікроорганізми-деструктори виконують і інші функції: вони продукують інгібітори (наприклад, антибіотики) або навпаки - речовини-стимулятори (наприклад, деякі вітаміни), екологічне значення яких дуже важливе, однак ще мало вивчене.

*Просторова структура угруповання.* Під просторовою структурою біоценозу слід розуміти закономірне розміщення структурних елементів угруповання по відношенню одне до одного. Ще в працях *Мебіуса* відмічалось, що кожен організм угруповання займає тільки йому властиве місце, яке базується на вимогах організму та взаємовідносинах даного елемента біоценозу, як до інших організмів так і до топічних умов.

Така неоднорідність біоценозу зумовлена насамперед неоднорідністю умов, абіотичних факторів зокрема. Значний вплив на просторову структуру угруповання мають динамічні процеси, що відбуваються в біоценозі. Як правило, організми угруповання розміщуються в просторі у відповідності до кількості сонячної енергії, яка їм необхідна для повноцінного функціонування. У більш концентрованому вигляді це проявляється у водних екосистемах, хоч властиве, безумовно, і екосистемам суші. Яскравим прикладом просторового розміщення складових угруповання є ярусність лісу (рис. 2.) (лука, степу, та ін.).

Різна глибина проникнення та розміщення активної частини корневих систем забезпечує відповідну ярусність і підземним органам. До того або іншого ярусу рослинності переважно пристосовані також тварини, що входять до складу біоценозу.

Хоч ярусність більше пов'язують з фітоценозом, дане явище притаманне і тваринам. Екологи, що вивчають зооценоз виділяють наступні екологічні групи тварин у вертикальній структурі біоценозу: *кронники* - тварини, які більшу частину життя проводять у кронах дерев (птахи, що будують свої гнізда у кронах дерев, специфічна ентомофауна крон іт. п.); *тварини середніх ярусів* - сюди відносяться всі дуплогніздники та інші тварини, які не піднімаються у самий верхній ярус; *наземноповерхневі* - види, які населяють найнижчі горизонти на поверхні угруповання (копитні, хижі, наземногніздні птахи тощо); *підземники* - тварини, які більшу частину життя або все життя проводять під землею (кріт, сліпак, кільчасті черви тощо).

*Підземна ярусність* біоценозу відбиває вертикальний розподіл корневих систем рослин фітоценозу. Так, у степах виділяються три підземних яруси: *верхній* - із коренями однолітніх рослин, бульбами і цибулинами, *середній* - із коренями злаків і *глибокий* стрижнекорневими системами рослин. Наявність підземної ярусності фітоценозу забезпечує продуктивніше використання ґрунтової вологи: у тому самому місці ростуть рослини різноманітних екологічних груп - від ксерофітів до гігрофітів.

Ярусність має велике екологічне значення. Вона - результат тривалого й складного процесу міжвидової конкуренції та взаємного пристосування рослин одна до одної. Завдяки їй фітоценоз утворює види, що мають дуже різноманітні життєві форми (дерево, чагарник, трава, мох і т. д.). Для рослин водного середовища, наприклад прісноводних водойм, також характерна ярусність. І вона теж відбиває адаптацію живих організмів до цього середовища з його світловим і температурним режимом. Тварини змінюють ярусне положення протягом дня, року, життя, проводячи в одному з ярусів триваліший час, ніж в інших. З визначеними глибинами ґрунту пов'язані його різноманітні безхребетні мешканці, проте суворої пристосованості до підземних ярусів у них немає.

В угрупованні можна виділити і горизонтальну структуру. Пов'язано це насамперед з тим, що в будь-якому угрупованні можна знайти окремі ділянки, які будуть сильно відрізнятись від самого угруповання. Це є прямим наслідком неоднорідності - мозаїчності поверхні, насамперед, ґрунтового шару, вологості, виходів материнської породи.

*Поняття екотону.* Угруповання дуже рідко представлено неперервними утворами з чітко вираженими межами. На межі різних біоценозів виникає свій особливий тип угруповання, який несхожий на сусідні, але має багато з ними спільного. Просторово-обмежене угруповання, яке утворює перехід. В залежності від типу лісового насадження і видової різноманітності можна виділити різні вертикальні рівні біоценозу.

*Надземна ярусність - це результат добору видів, спроможних проростати спільно, використовуючи горизонти надземного середовища з різною інтенсивністю світла.*

Ярусність добре помітна в лісах помірного поясу. Наприклад, у широколистяному лісі виділяється 5-6 ярусів: *перший* (верхній) ярус утворюють дерева першого розміру (дуб, липа, береза); *другий* - дерева другого розміру (горобина, дикі яблуні і груша); *третій* ярус складає підлісок (ліщина, шипшина, жимолость); *четвертий і п'ятий* яруси, утворені відповідно високими (чистець лісовий, багно) і низькими (яглиця, журавлина) травами і чагарниками; *ушостому* ярусі - низькі приземні трав'янисті рослини (мохи, копитень). Є також відповідна кількість між'ярусних рослин - водорості, лишайники на стовбурах і гілках, типові епіфіти й ліани. Ярусність виявляється й у трав'янистих угрупованнях між

двома іншими чітко відмінними між собою угрупованнями, називають *екотопом* (Клементе, 1928). Для кожного екотону характерний так званий краєвий ефект. Внаслідок краєвого ефекту іде не проста сумація видів сусідніх екосистем, а їх взаємодоповнення. Типовим прикладом краєвого ефекту є прибережні ділянки чи узлісся. Як правило, в таких ділянках відмічається більша кількість видів, ніж в утворюючих угрупованнях. Територіально екотон може займати різні по площі ділянки і нерідко, завдяки екотонам, іде процес збільшення меж одного біоценозу за рахунок іншого.

*Екологічна структура біоценозу.* Будь-який із виділених біоценозів буде відрізнятися від іншого цілим рядом параметрів. Це не тільки видовий склад фіто-, зоо-, мікробо- ценозів, але і умов навколишнього неживого середовища. Важко знайти у природі однакові по всім параметрам угруповання, так як важко знайти однакові умови формування та функціонування біоценози. Відмінності у різних угруповання пов'язані насамперед з екологічними умовами існування біоценозів.

*Екологічна структура - це закономірне, типове співвідношення певних видів до умов навколишнього середовища та зв'язок всього угруповання з основним компонентом даного біоценозу.*

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

*Перший* із них полягає в тому, що добір видів в біоценоз будь-якої екосистеми йде на основі спільності їх екологічних вимог щодо середовища. Природно, що на перезволожених ґрунтах будуть оселятися вологолюбні рослини та тварини, та на південних відкритих схилах основу біоценозів будуть складати ксерофітні рослини та теплолюбні тварини. Ресурси та умови існування в цьому випадку виступають як, механізм добору видів до біоценозу.

*Другий* механізм біоценозу зовсім інший за своєю природою. Він полягає в наявності коадаптацій рослин та тварин щодо спільного життя. Співмешкання видів в одному ценозі є результатом того, що один вид потрібен іншому так, що без нього він не може існувати.

Приклади такої взаємної прив'язаності організмів один до одного чисельні. Фітофаги не можуть існувати без відповідних кормових рослин, рослини, запилювані комахами, не можуть розмножуватися в екосистемі, де немає потрібних для їх запилення комах.



Обидва механізми біоценогенезу працюють одночасно та паралельно, це й веде до того, що в кінцевому результаті в кожному біоценозі набір видів рослин та тварин не випадковий, а закономірний. Ще *К. Мьобіус* підкреслював, що будь-який біоценоз є стійким угрупованням, яке повторюється в часі та просторі. Стосовно цього для кожного біоценозу характерний свій тип біопродукційного процесу та певний запас біомаси.

### **3 ВИДОВА СТРУКТУРА УГРУПОВАНЬ ТА СПОСОБИ ЇЇ ВИЯВЛЕННЯ**

Під видовим складом біоценозу розуміють набір рослин, тварин, мікроорганізмів, який є у даному біоценозі, включаючи всі групи організмів (види всіх типів). Для кожного біоценозу характерний свій особливий набір видів та їх певна кількість та співвідношення. Видовий склад для еколога служить інформацією про даний біоценоз і досвідчений еколог по видовому різноманіттю та кількісним характеристикам окремих видів може визначити, про який біоценоз йде мова. Одні біоценози надзвичайно багаті (тропічний ліс), інші бідні (тундри, пустелі).

Визначення видового складу - це надзвичайно складна і копітка робота, яка вимагає спеціальних знань і великих трудових затрат. Складність її полягає в тому, що угруповання значно різняться між собою *видовим різноманіттям*, яке є одним з основних показників структури біоценозу. З одного боку, охарактеризувати видовий склад угруповання нескладно: перелічити види, які в ньому виявлені, скласти їх список і, нарешті, дати оцінку видового багатства. З іншого боку, трудність полягає в тому, що не всі ділянки обстежуваного нами угруповання мають однакові кількісні показники видового складу. Вони одержують із-зовні концентрованої енергії та біогенних матеріалів і живуть лише за рахунок розсіяної енергії сонячного випромінювання (лісі і степи, озера, збагачені стоками, водозбірних басейнів). Видова різноманітність угруповань змінюється в часі й є наслідком складних процесів імміграції й еміграції видів, які відбуваються в кожній екосистемі з більшою чи меншою інтенсивністю.

Для зручності при порівнянні різних біоценозів користуються *ознакою видового насичення*, під яким розуміють кількість видів, яка припадає на одиницю площі.

В залежності від типу біоценозу видове насичення визначають на 1 м. кв., 100 м. кв., 0,25 га або 1 га.

Зрозуміло, що не всі види відіграють однакову роль у біоценозі, яка визначається, насамперед, кількісним співвідношення між видами. Оцінку кількісного співвідношення між видами в біоценозі можна провести кількома способами:

*Методи абсолютного обліку* - враховується кількість особин даного виду без співвідношення до кількості особин інших видів:

- *числові прямого обліку;*
- *шкальні прямого обліку;*
- *непрямий облік.*

*Числовими методами прямого обліку* визначають кількість особин (пагонів), їх вагу на одиницю площі (об'єму) або одиниці об'єму на одиницю площі (об'єм угруповання).

*Шкальні методи* використовують для характеристики виду за шкалами рясності, тобто, встановлення ступенів рясності, до одного з яких належить даний вид.

*Методи непрямого обліку* застосовують для визначення ознаки, пов'язаної з кількісною характеристикою виду. Для рослин - це вкриття ґрунту проекціями рослин, найменша віддаль між рослинами, сума поперечних перетинів стовбурів дерев і т. д., для тварин - кількість нір, гнізд, кормових столиків, викидів ґрунту тощо.

*Методи відносного обліку* - встановлюється співвідношення між чисельністю різних видів, що входять до складу біоценозу.

Найбільш точні результати отримаємо під час абсолютного обліку, але і вони не дають незаперечних результатів, що пов'язано із рядом суб'єктивних причин, серед яких основною є фаховий рівень облікуючого. Особини в біоценозі не рівноцінні як по масі розмірам, біологічним та екологічним особливостям, так і по ролі того чи іншого виду в даному угрупованні. У рослин, особливо у трав, важко визначити особину, бо вони мають багато пагонів, так як і етологічні особливості тварин унеможливають отримання абсолютних даних.

В переважній більшості використовується *бальний метод*. За допомогою даного методу отримується достатня інформація для розуміння ролі того чи іншого виду в біоценозі. Бальний метод найбільш поширений (*Шкала Друде*).

#### **4 КОНЦЕПЦІЯ БІОТИЧНОГО УГРУПОВАННЯ**

Концепція біотичного угруповання - одна з найбільш важливих для розуміння закономірностей розташування організмів. Організми, що населяють планету Земля, утворюють чітко організовану систему, а не розкидані хаотично.

*Біотичне у групування - це будь-яка сукупність популяцій, що населяють визначену територію або біотоп (Одум 1986). Біотичне угруповання є живою складовою екосистеми. Як відмічає Одум (1986), під біотичним угрупованням слід розуміти групи різних розмірів від впадоного стовбура до біоти океану.*

Отже, навіть всередині виділеного біоценозу можна виділити біотичні взаємозв'язки, які будуть складовою єдиного біоценозу, але їх можна визначити за рядом параметрів впливу ключового фактору в тій чи іншій ділянці. Прикладом біотичного угруповання може бути лука, яка має різний режим зволоження у різних місцях. У більш вологих ділянках ми будемо відмічати види, які хоч і входять до видового складу біоценозу, але їх типовість приурочена до конкретних умов. В більш посушливих ділянках будуть зустрічатись види, які також характерні для даного біоценозу, але будуть більш типовими для всього угруповання, ніж в попередньому випадку. Отже, системний аналіз дозволяє визначити однорідність умов існування організмів в даному угрупованні та функціональну залежність організму від біотичних взаємозв'язків. Вивчення біотичного угруповання має проводитись з врахуванням всіх складових компонентів біоценозу і має проводитися якомога довший період часу. Ігнорування складовими елементами або надмірна акцентуація уваги на фіто- або зооценоз приводить до хибних результатів.

## **5 КЛАСИФІКАЦІЯ ЕЛЕМЕНТІВ УГРУПОВАННЯ ТА КОНЦЕПЦІЯ ЕКОЛОГІЧНОГО ДОМІНУВАННЯ**

Для спрощення угруповання класифікують на основі:

*- структурних параметрів, таких як домінуючі види, життєві форми, види індикатори;*

*- умов існування угруповання;*

*- функціональних особливостей (тип метаболізму).*

При аналізі угруповань в межах даного географічного району або ділянки ландшафту застосовують:

*- зональний підхід - коли окремі угруповання визначаються, класифікуються і отже, утворюється контрольний перелік типів угруповань;*

*- градієнтний підхід - який базується на розподілі популяцій по одно - або багатомірному градієнту навколишніх умов. Ступінь градієнту (різниці) і буде визначати тип угруповання.*

Не всі організми угруповання відіграють однакову роль у визначенні його типу та функції. З великого переліку видів, який може нараховувати сотні і тисячі видів, як правило, тільки декілька з них визначають його функціонування та тип. Роль того чи іншого виду не залежить від таксономічних відносин, так як домінуючі види, як правило, взаємопов'язані і тип їх відносин визначається не конкуренцією, а трофічною залежністю. Отже, в самому біоценозі можна виділити групу організмів, які будуть складати енергетичний стержень і будуть *екологічними домінантами* даного угруповання. Степінь домінування того чи іншого виду буде визначатись показником домінування, який і буде визначати роль кожного виду для угруповання загалом. Для визначення екологічних домінантів застосовують різні методи, основою для яких є не тільки кількісні параметри організму, але і функціональна залежність певних трофічних рівнів. Тобто, в даному випадку потрібний аналіз використання ресурсу кожного елемента трофічної структури біоценозу.

## **6 ПОНЯТТЯ ПРО ЕКОЛОГІЧНУ НІШУ, ПОТЕНЦІЙНА ТА РЕАЛІЗОВАНА НІША**

Кожна популяція існує в певному місці, де поєднуються ті чи інші абіотичні та біотичні фактори. Якщо вона відома, то існує ймовірність знайти в даному біотопі саме таку популяцію. Але кожна популяція може бути охарактеризована ще і її екологічною нішею.

*Екологічна ніша - фізичний простір з властивими йому екологічними умовами, що визначають існування будь-якого організму, місце виду в природі, що включає не лише становище його в просторі, а й функціональну роль у біоценозі та ставлення до абіотичних факторів середовища існування. Екологічна ніша характеризує ступінь біологічної спеціалізації даного виду.*

Термін *екологічна ніша* був уперше вжитий американцем Д. Гріннелом у 1917 р. Згодом, у 1933 р., його співвітчизник Ч.Елтон дав нове визначення цього поняття: *екологічна ніша являє собою не лише певні умови середовища, але й спосіб життя і спосіб добування їжі.* За образним висловлюванням Ю. Одума (1975), місцезростання - «адреса» організму, а екологічна ніша - його «професія».

В 1952 р. англійський еколог Дж. Хатчинсон увів поняття *багатовимірної ніші*, під якою розумів систему з багатьма координатами екологічного простору в екосистемі, де проживає і відтворює себе особина (або популяція). Американський еколог Піанка (1981) визначає *екологічну нішу* як загальну суму адаптації організмів

*одиниці до певного середовища. Як і у випадку терміни «середовище», ми можемо говорити про нішу особини, популяції або виду. Різниця між оточуючим середовищем і нішою організму полягає в тому, що цей термін відбиває здатність організму засвоювати своє середовище і вказує шляхи фактичного використання.*

Екологічна ніша є функціональним поняттям. За уявленнями спеціалістів, які розробили концепцію екологічної ніші, вона є тим діапазоном умов, за яких живе та відтворює себе популяція. При цьому екологічна ніша сприймається не як об'єм фізичного простору, а як характеристика популяції стосовно всієї системи абіотичних та біотичних факторів, при яких вона може існувати.

Щодо кожного конкретного фактору чи умов життя кожен *вид* має свою амплітуду, при якій він може існувати. Але оскільки факторів існування у тварин та рослин багато, то екологічну нішу можна уявити собі як область в багатомірному просторі факторів, при яких може існувати дана популяція (рис. 3.).

Рисунок 3 - Фрагмент екологічної ніші

Кожній популяції характерна фундаментальна екологічна ніша, що представляє собою комплекс екологічних факторів, необхідних для даного виду при відсутності конкурентів. Цей тип ніші відповідає потенційним можливостям виду. На відміну від цього, реалізована екологічна ніша охоплює ту амплітуду умов, яка доступна виду в присутності його конкурентів. Реалізована ніша, як правило, в тій чи іншій мірі менша фундаментальної.

Диференціювання за екологічними нішами є дуже важливим механізмом утворення угруповань рослин та тварин. Воно забезпечує співіснування видів в одному і тому ж біоценозі. Видове різноманіття завжди вище тоді, коли процес диференціації ефективний, що простежується в мозаїчних багатих біоценозах. У тварин механізм диференціації за екологічними нішами часто буває досить сильним. Рослини, навпаки, часто мають подібні екологічні ніші, оскільки в принципі у них однакові джерела живлення - сонячна радіація, вода, поживні речовини ґрунту. Але й тут завжди є диференціація: види можуть займати різні яруси, з метою пом'якшення конкуренції за запилювачів, або квітнуть вони в різний час і т. п.

*При конструюванні штучних біоценозів прийняття до уваги процесу удиференціювання за екологічними нішами забезпечує створення стійких угруповань та отримання більшої кількості біопродукції.*

## 7 ДИНАМІКА БІОЦЕНОЗУ ЯК РЕЗУЛЬТАТ МІЖВИДОВИХ ВЗАЄМОВІДНОСИН. ТИПИ СУКЦЕСІЙ

Біоценоз являє собою досить консервативну природну систему. З року в рік угруповання залишаються незмінними, і навіть якщо змінюється чисельність видів або інші параметри, то цим не порушується рівновага системи. Як правило, чим більша екосистема за розміром і чим багатший та різноманітніший її видовий та популяційний склад, тим вона стійкіша.

Сталість найважливіших екологічних параметрів біоценозу (розмірів, видового складу, біомаси, продуктивності і т. п.) називають *гомеостазом*.

Якщо екосистема стійка й усі її параметри відповідають географічним і кліматичним умовам місцевості, то такий стан називається *клімаксом*. Але іноді бувають відхилення в структурі біоценозу. Якщо вони носять випадковий характер, то такі зміни називають *флуктуаціями*. Причиною можуть бути несприятливі метеорологічні явища, повені, землетруси, що призводять до змін чисельності видів. Пригадайте, як у травні вже на квітучий сад випадав сніг, а землю вкривав іній. Весняні заморозки не тільки ушкоджують квітучі рослини, що позначається на їхньому плодоносінні, а й нерідко служать причиною масової загибелі перелітних птахів. А сильні вітри, повені та землетруси викликають такі порушення в біоценозах, що повернення їх до початкового стану відбувається протягом тривалого часу. Масштабні зміни географічної обстановки або типу ландшафту під впливом природних катастроф чи діяльності людини призводять до послідовних змін стану біогеоценозів місцевості - *сукцесій* (від англ. *succession* - послідовність).

Наприкінці XIX ст динаміку угруповань вперше описав *Е. Вармінг*. Найповніше розробили теорію сукцесії американські ботаніки *Р. Коулес* і *Ф. Клементе*. Основним принциповим положенням цієї теорії є те, що динаміка угруповання, її зміна в часі - це природна властивість екологічних систем.

Першопричиною зміни фітоценозів *Ф. Клементе* вважав зміну окремих кліматичних чинників або їхнього комплексу. У відповідь на ці зміни, угруповання послідовно змінюють один одного, адаптуючись до нових умов середовища. Завершується цей процес формуванням угруповання, пристосованішого до комплексу кліматичних умов. Таке угруповання *Ф. Клементе* назвав *клімаксом*. Зміну одного біоценозу іншим у ході сукцесії називають *сукцесійними серіями*. *Ф. Клементе* вважав, що всі серії сукцесійних змін угруповань можуть бути тільки прогресивними.

Сучасні вчені вважають, що сукцесія може бути регресивною, якщо вона призводить до збіднення та спрощення угруповань. Так, антропогенні чинники на біоценоз порушують оптимальність умов існування тих або інших видів, деякі з них вимирають, що порушує стійкість екосистем. Таким чином, не тільки клімат, як думав Ф. Клементе, є причиною сукцесії.

Сукцесії підрозділяються на *первинні* і *вторинні*. Первинні відбуваються на вільних від ґрунту землях - вулканічних туфових і лавових полях, сипучих пісках, кам'янистих розсипах і т. д. Вторинні сукцесії відбуваються на місцеперебуванні зруйнованих угруповань, де збереглися ґрунти та деякі живі організми, й найчастіше носять відновлювальний характер.

*Первинна сукцесія - це поступове заселення організмами незайманої суші, що з'явилася, оголеної материнської породи.*

Це можуть бути голі скелі або дно моря, що відступило, льодовик або висохле озеро, піщані дюни або застигла лава після вулканічного виверження. Процес сукцесії починається з ґрунтоутворення. Потім з'являються бактерії, лишайники та одноярусна *піонерна рослинність*. В міру розвитку фітоценозу від піонерної до насиченої стадії ґрунт стає родючішим й у біологічний кругообіг утягується все більше хімічних елементів. Зі збільшенням родючості види рослин, що розвиваються на багатих живильними речовинами ґрунтах, витісняють менш вимогливі щодо цього види. Одночасно розвивається тваринний світ. Так система поступово проходить усі стадії розвитку до клімаксного стану. Сильні бурі, повені, пожежі, вирубування лісу, випас худоби й інші причини, як природного, так і антропогенного характеру, можуть призвести до зміни в структурі біоценозу.

*Вторинні сукцесії спрямовані на відновлення властивого даній місцевості угруповання ^після завданих ушкоджень. Не завжди вторинна сукцесія приводить екосистему до початкового клімаксного стану.*

Які ж етапи в процесі сукцесії проходить екосистема до клімаксного стану? Ф.Клементе визначив такі фази сукцесії:

- фаза оголення - поява незаселеного простору;
- фаза міграції поява перших, піонерних форм життя;
- фаза ецезису - заселення живими організмами порожнього простору і пристосування їх до конкретних умов середовища проживання;

- *фаза змагання* - передбачає конкуренцію з витісненням деяких первинних поселенців;
- *фаза реакції* зворотний вплив угруповання на біотоп і умови існування;
- *фаза стабілізації* остання стадія сукцесії, у результаті якої формується клімаксий біоценоз.

За взаємовідносинами між популяціями та їхнім впливом на середовище проживання розрізняють три моделі сукцесії. Якщо перші живі організми своєю діяльністю змінюють середовище проживання таким чином, що воно стає доступнішим для наступних колоністів, то цей процес розвивається за *моделлю полегшення*. Якщо в результаті конкуренції відбувається добір пристосованіших і стійкіших видів, то сукцесія відповідає *моделі толерантності*. За *моделлю інгібування* всі види угруповання можуть одночасно зайняти нове місцеперебування. Вони стійкі до конкуренції, але пізніші поселенці збільшують свою чисельність тільки після зникнення (вимирання) когось із перших колоністів.

Розглянемо класичний приклад *первинної сукцесії*. Це формування скельних біоценозів. Цей процес сукцесії починається з поселення на скелях накипних лишайників. Потім з'являються найпростіші, комахи, і починається формування первинного ґрунту. На цьому ґрунті вже можуть оселитися більш складні форми лишайників і мохів. Ґрунт стає багатшим, й на ньому ростуть уже судинні рослини. Пізніше на цій території селяться чагарники й деревні породи, розвивається лісова рослинність. Паралельно розвитку фітоценозу збагачується тваринний світ.

Типовим прикладом *вторинної сукцесії* є відновлення лісового біоценозу після пожежі (або суцільного вирубування). Внаслідок пожежі або вирубування змінюється режим освітлення, температури, вологості й інших чинників, і на освітлених, відносно сухих місцях, що добре прогріваються, формується тимчасове одноярусне угруповання зі світлолюбних трав. Потім починається поступове лісовідтворення: проростають світлолюбні листяні породи (осика, береза, верби й ін.), а також багато видів чагарників. Поява ягідних чагарників приваблює велику кількість видів птахів, а на місцях, що добре прогріваються, поселяються рептилії та гризуни. Ця стадія займає в середньому 2-3 роки. Поступово підростають дерева, які витісняють чагарники й світлолюбні види трав. Чагарниково - лугове угруповання замінюється листяним. Відповідно змінюється тваринний світ. Через 10-15 років від початку сукцесії видова розмаїтість листяного лісу стає багатшою. Дерев швидко ростуть, ця місцевість



затінюється й підвищується вологість. Починається інтенсивне проростання насіння ялини чи сосни. Поступово молоді хвойні породи остаточно глушать трав'янисту рослинність луків. З'являються мохи й лісове різнотрав'я. Через декілька років хвойні дерева виходять у перший ярус, їхні крони змикаються, змінюється світловий режим і вологість, що ще більше пригнічує листяні породи дерев. Зрештою відновлюється вихідний тип лісового угруповання з домінуванням хвойних порід. Відповідно змінюється й зооценоз. Так, у відкритому степу переважають птахи, що гніздяться на землі. У процесі сукцесії вони поступово замінюються видами, що спочатку гніздилися на чагарниках, а пізніше-на деревах. Весь процес вторинної сукцесії від вирубування (пожежі) до формування стійкого вихідного біоценозу займає в середньому 90-150 років. Але не завжди повторна сукцесія доходить до відновлення вихідного біоценозу. Вона може зупинитися на одній з проміжних стадій. Це залежить від багатьох чинників. Наприклад, надлишкове зволоження може призвести до заболочування місцевості. А якщо на місці пожежі або вирубування починається випас худоби, то це перешкоджає відновленню деревної рослинності, й вихідний біоценоз не зможе відновитися. Надмірний випас худоби змінює фітоценоз, а також призводить до розселення й зростання чисельності сухолюбних видів тварин. На пасовищах збільшується число паразитів домашньої худоби, ростуть популяції хижаків. Це тип так званої зоогенної сукцесії. Прикладом зоогенної сукцесії може бути випадок, коли лосі скупчуються в молодих листяних лісах, об'їдаючи і витоптуючи трави, що негативно позначається на відновленні лісових насаджень.

*Порушені біоценози, що повертаються до свого вихідного стану, називаються корінними. Якщо на місці вирубування соснового лісу виросте березовий гай, а потім його витіснять хвойні дерева, то такий біоценоз буде корінним.*

Сукцесії бувають *ендодинамічні, ензодинамічні, антроподинамічні,*

- *Ендодинамічні сукцесії* (внутрішні) пов'язані з розвитком біоценозу, в межах якого одні види вимирають, інші виникають. Життєдіяльність організмів приводить до зміни фітосередовища. Угруповання поступово втрачає стійкість, одні компоненти випадають, замінюються іншими, зникає один біоценоз, утворюється інший, отже, формується нове фітосередовище.

Наприклад, у низовому болоті (осоки і злаки) наростає торф, меншає мінеральної поживи, починають рости мохи - спочатку зелені, потім сфагнові, на них оселяється сосна - утворюється сфагново-соснова асоціація.

- *Екзодшамічні сукцесії* (зовнішні) бувають пірогенні, гідрогенні, галогенні, зоогенні.

- *Антроподинамічні сукцесії* (діяльність людини) - лісова дигресія, дигресія лук у процесі скошування трав, перевипас (виснажуються ґрунти, формуються зсуви, селі).

Протягом багатьох сторіч відбувалися фундаментальні великомасштабні сукцесії, що охоплювали цілі геологічні періоди. Такі вікові зміни екосистем відбивають історію розвитку біосфери.

Прикладом історичної зміни екосистем можуть бути зміни угруповань рослин і тварин у міру відступу льодовиків після значних обледенінь. Відомі такі великомасштабні сукцесії як утворення пустелі в північній частині Середньої Азії в процесі аридизації (зростання посушливості) клімату із широколистяних лісів або ж формування екосистем Каракумів у міру відступу давнього Арало-Каспійського моря.

Такий самий процес регресивної великомасштабної сукцесії відбувається і в наші дні, тільки її причина має не природний, а антропогенний характер. Саме діяльність людини порушила сформований водний баланс Аральського моря, що призвело до його усихання. До 1960 р. Аральське море справляло помітний вплив на клімат прилеглих територій: пом'якшуючи екстремальні температури, воно стабілізувало умови життя біоценозів Приаралля. У 1960-х роках рівень цього невеликого за площею моря став різко знижуватися. З кожним метром зниження рівня моря відкривалося до 2 тис. км<sup>2</sup> його дна, де переважають солончаково-піщані масиви. Солончаково-піщані рівнини поступово перетворюються на солончакові пустелі, позбавлені рослинності та тваринного населення. Падіння рівня води в морі зумовило зниження горизонту ґрунтових вод - до 4 м в гирлі Амудар'ї і до 6-11 м у Кизилкумах. Цей процес призвів до розширення зони сипучих пісків, а також зростання ступеня аридизації. У цілому йде інтенсивний процес наступу пустелі, зменшується чисельність популяцій і видовий склад угруповань. На жаль, такі зміни позначаються на стані екосистем території, що прилягає до колишнього узбережжя Аралу в смузі до 300 км, охоплюючи території Кизилкумів, Приаральських Каракумів, плато Устюрт. Трагедія Аральського моря - це яскравий приклад нерозумної діяльності людини та її негативного впливу на динаміку природних систем.

Вивчення процесу сукцесії має велике значення в зв'язку з антропогенним впливом на біоценози, який постійно посилюється. Досліджуючи сукцесійні серії, можна прогнозувати утворення природно-антропогенних ландшафтів. А вивчення

вторинних сукцесій і чинників, що їх викликають, відіграє важливу роль у вирішенні проблем охорони та раціонального використання біологічних і земельних ресурсів.

## **8 ІНДИКАТИВНЕ ЗНАЧЕННЯ ОРГАНІЗМІВ**

Нерідко проведення масштабних екологічних досліджень протягом довгого періоду часу неможливе, існує нагальна необхідність визначити стан угруповання та екосистеми. В даному випадку перед екологами стоїть завдання пошуку видів, які перші реагують на зміни у біоценозі.

Фактори середовища досить строго визначають, які організми можуть жити в даному місці, а які не можуть. Враховуючи це, ми можемо використати обернену закономірність і судити про стан середовища організму, який в ньому проживає. Так з'явився *метод біоіндикації середовища*, який особливо широко використовують для визначення рівня забруднення атмосферного повітря за допомогою лишайників (ліхеноіндикація), мохів (бріоіндикація) чи грибів (мікоіндикація):

*Ю. Одум* наводить ряд суттєвих зауважень, які слід брати до уваги під час використання цього методу.

*Стенотопні види, як правило, є кращими індикаторами, ніж: евровиди.*

*Наприклад, копитняк - виражений мезофіт; він трапляється в діброві, де репрезентує багаті умови зростання.*

*Великі види є кращими індикаторами, ніж: дрібні, оскільки на даному потоці енергії може підтримуватися більша біомаса або «врожай на корені» і ця біомаса розподіляється між: великими організмами.*

Наприклад, анемона дібровна - вид дібровних умов зростання, який рясно представлений у буковому лісі лише у час цвітіння (весняний аспект). Однак вже в червні годі знайти його сліди. В той час як бук - індикатор родючих бучин - завжди буде представлений і відіграватиме в будь-який час роль індикатора.

*Числове співвідношення різних видів, популяцій і цілих угруповань часто служить кращим індикатором, ніж: чисельність одного виду, оскільки ціле краще, ніж: частина, відбиває загальну суму умов.*

Наприклад, чисті угруповання сосни високих бонітетів є індикаторами свіжих борових та суборових пісків. Коли говоримо про діброви, то беремо до уваги багаті ґрунти і благодатний клімат. Зарості кропиви дводомної індукують багаті на азот землі.

*Отже, біоіндикатори - це група особин одного виду або угруповання, наявність, кількість або інтенсивність розвитку яких у тому чи іншому середовищі є показником певних природних процесів або умов зовнішнього середовища.*

Біологічну індикацію широко використовують сьогодні для оцінки забруднення навколишнього середовища, яке «усуває» з природних екологічних ніш нестійкі до факторів забруднення види нижчих і вищих рослин, а також представників фауни.

## Література

1. Крупей К. С. Біоіндикація та біометрія: навчально-методичний посібник для здобувачів ступеня вищої освіти бакалавра напряму підготовки «Екологія, охорона навколишнього природного середовища та збалансоване природокористування». – Запоріжжя: ЗНУ, 2016. – 80 с. (Книга)
2. Гиляров А.М. Популяционная экология : Учеб. пособие для студ. биологич. спец. ун-тов. – М. : Изд.-во МГУ, 1990. (Книга)
3. Питання біоіндикації та екології : збірник праць. Вип. 16, № 1. – Запоріжжя: Дике поле, 2011. (Книга)  
<http://ebooks.znu.edu.ua/files/Fakhovivydannya/bioindication/16-1/>
4. Питання біоіндикації та екології : збірник праць. Вип. 16, № 2. – . – Запоріжжя: Дике поле, 2011. (Книга)  
<http://ebooks.znu.edu.ua/files/Fakhovivydannya/bioindication/16-2/16-2-12%d0%be%d0%ba.pdf>