***ЛЕКЦІЯ 7.***

**БІОЦЕНОЛОГІЯ (СИНЕКОЛОГІЯ). ЕКОЛОГІЯ БІОЦЕНОЗІВ**

.

***План:***

1. Визначення та границі біоценозів.

2. Видова структура біоценозу.

3. Просторова структура біоценозу.

4. Екологічна структура біоценозу.

5. Взаємодія між популяціями в біоценозах.

1. ***Визначення та границі біоценозів****.*

Угруповання організмів, що спільно мешкають і взаємно пов'язані називають **біоценозами.** Пристосованість членів біоценозу до спільного життя виражається в певній схожості вимог до найважливіших абіотичних умов середовища і закономірних відносинах один з одним.

Термін «біоценоз» на суші частіше вживають стосовно населення територіальних ділянок відносно однорідної рослинності (зазвичай по межах рослинних асоціацій). Наприклад, біоценоз ялинника - кисличника, біоценоз суходільного луку, біоценоз ковилового степу, пшеничного поля і т. д. При цьому мається на увазі вся сукупність живих істот - рослин, тварин, мікроорганізмів, пристосованих до спільного проживання на даній території.

У водному середовищі розрізняють біоценози, що відповідають екологічним умовам частин водойм, наприклад біоценози прибережних галькових, піщаних або мулистих ґрунтів, абісальних глибин.

***2.Відова структура біоценозу****.*

Під **видовою структурою** біоценозу розуміють різноманітність в ньому видів і співвідношення їх чисельності або маси.

Розрізняють бідні і багаті видами біоценози. У полярних арктичних пустелях і північній тундрі при крайньому дефіциті тепла, у безводних жарких пустелях, у водоймах, сильно забруднених стічними водами, всюди, де один або відразу декілька чинників середовища далеко відхиляються від середнього оптимального для життя рівня, спільнота сильно збіднена, тому що лише деякі види можуть пристосуватися до таких крайніх умов.

Скрізь, де умови абіотичного середовища наближаються до оптимальних для життя, виникають надзвичайно багаті видами угруповання. *Прикладами* можуть слугувати тропічні ліси, коралові рифи з їх різноманітним населенням, долини річок в аридних посушливих районах і т. п.

Видовий склад біоценозів, крім того, залежить від тривалості їх існування.Молоді угруповання, які тільки формуються, зазвичай включають менший набір видів, ніж давно сформовані, зрілі. Біоценози, створені людиною (поля, городи, сади) також біднішими видами, ніж подібні з ними природні системи (лісові, степові, лукові). Однак навіть найбідніші біоценози включають щонайменш кілька десятків видів організмів, що належать до різних систематичних і екологічних груп.

У деяких умовах формуються біоценози, в яких немає рослин (наприклад в печерах або водоймах нижче фотичної зони), або такі, що складаються тільки з мікроорганізмів (в анаеробному середовищі, на дні водойм, в гниючому мулі).

Багаті видами природні угруповання включають тисячі і навіть десятки тисяч видів, що об'єднуються складною системою взаємозв'язків. Вплив різноманітності умов на різноманітність видів проявляється, наприклад, в так званому **«пограничному» ефекті** або **ефекту узлісся**. Загальновідомо, що на узліссях зазвичай пишніше і багатіше рослинність, гніздиться більше видів птахів, зустрічається більше видів комах, павуків і т. п., ніж в глибині лісу. Тут різноманітніше умови освітленості, вологості, температури.

Чим сильніше відмінності двох сусідніх біотипів, тим різноманітнішими є умови на їх кордонах і тим сильніше виявляється пограничний ефект. Видове багатство сильно зростає в місцях контактів лісових і трав'янистих, водних і сухопутних угруповань та ін. **Різноманіття – ознака стійкості**.

Крім числа видів, що входять до складу біоценозу, для характеристики його видової структури важливо визначити їх **кількісне співвідношення**. Для оцінки кількісного співвідношення видів в біоценозах в сучасній екологічній літературі часто використовують **індекс різноманітності**, який вираховується за формулою **Шеннона**:

*H* *pі* log*2 pі,*

де – знак додатку, *pi* – доля кожного виду в угрупованні (за чисельністю або за масою), log2 *pi* – двоїчний логарифм *p*i.

Види, що переважають за чисельністю, є **домінантами** угруповання. *Наприклад*, в соснових лісах серед дерев домінує ялина, в трав'яному покриві – кислиця і інші види, серед пташиного населення – корольок, зарянка, вівчарик- ковалик, серед мишоподібних гризунів – руда і червоно-сіра полівки і т.п. Однак не все домінантні види однаково впливають на біоценоз. Серед них виділяються ті, які своєю життєдіяльністю найбільшою мірою створюють середовище для всього угруповання і без яких тому існування більшості інших видів неможливо. Такі види називають **едифікаторами.** Основними едифікаторами наземних біоценозів виступають певні види рослин: в ялинових лісах - ялина, в соснових - сосна, в степах – дернові злаки (ковила, типчак та ін.). У деяких випадках едифікаторами можуть бути і тварини. *Наприклад*, на територіях, зайнятих колоніями бабаків, саме їх діяльність визначає в основному характер ландшафту, мікроклімат, умови проростання рослин.

Крім відносно невеликого числа видів-домінантів, до складу біоценозів входить безліч **малочисельних** і **рідкісних** форм. Вони створюють його видове багатство, збільшують різноманітність біоценотичних зв'язків і служать резервом для поповнення і заміщення домінантів, тобто **надають біоценозу стійкість** і забезпечують надійність його функціонування за різних умов. Чим більше резерв подібних другорядних видів в угрупованні, тим більша ймовірність того, що серед них знайдуться такі, які зможуть виконати роль домінантів при будь-яких змінах середовища.

Чим специфічніше умови середовища, тим бідніше видовий склад угруповання і вище чисельність окремих видів. У найбільш багатих біоценозах практично всі види нечисельні.

Різноманітність біоценозу тісно пов'язана з його стійкістю: чим вище видове різноманіття, тим стабільніше біоценоз. Діяльність людини сильно скорочує різноманітність в природних угрупованнях.

Для оцінки ролі окремого виду в видовий структурі біоценозу використовують різні показники, засновані на кількісному обліку.

**Кількість виду** – це число особин даного виду на одиницю площі або обсягу займаного простору. *Наприклад,* число дрібних ракоподібних в 1 дм3 води у водоймі або число птахів, що гніздяться на 1 км2 степової ділянки і т. п. Іноді для розрахунку кількості виду замість числа особин використовують значення їх загальної маси.

**Частота зустрічальності** характеризує рівномірність або нерівномірність розподілу виду в біоценозі. Вона розраховується як процентне відношення кількості проб або облікових майданчиків, де зустрічається вид, до загальної кількості таких проб або майданчиків. Чисельність і зустрічальність виду не пов'язані прямою залежністю. Вид може бути численним, але з низькою зустрічальністю або нечисленним, але зустрічається достатньо часто.

**Ступінь домінування** - показник, що відображає відношення числа особин даного виду до загальної кількості всіх особин даного угруповання. Так, *наприклад*, якщо з 200 птахів, зареєстрованих на даній території, 80 становлять зяблики, ступінь домінування цього виду серед пташиного населення дорівнює 40%. Природно, що у всіх біоценозах чисельно переважають найдрібніші форми - бактерії та інші мікроорганізми. Тому при порівнянні різнорозмірних видів показник домінування за чисельністю не може відобразити особливості спільноти. Його розраховують не для спільноти в цілому, а для окремих угруповань, в межах яких різницею в розмірах окремих форм можна знехтувати.

Такі угруповання можуть бути виділені за різними ознаками: *систематичною* (птахи, комахи, злаки, складноцвіті), *еколого-морфологічними* (дерева, трави), або безпосередньо по *розмірному* (мікрофауна, мезофауна і макрофауни ґрунтів, мікроорганізми в цілому і т.п.).

Для характеристики видової структури біоценозів використовують *криві домінування різноманітності (крива значущості видів)*. По "у" – в логарифмічному масштабі відкладають кількість особин (біомаса, продуктивність) кожного виду, а по осі "х" - ранжована послідовність видів від найбільш рясного до найменш рясного.

У біоценозі можуть формуватися **консорції** – групи різнорідних організмів, що поселяються на/або в тілі особини якогось певного виду – центрального члена консорції. Сосна з її мікоризними грибками, епіфітними мохами і лишайниками на стовбурі й гілках, з усією безліччю членистоногих, що її населяють – це дуже складний консорцій. Полівка з її ектопаразитами, гельмінтами, з найпpocтішими, бактеріями, що населяють її внутрішні органи, знову є цілий консорцій.

***3.Просторова структура біоценозу***

**Просторова структура** біоценозу визначається перш за все складом його рослинної частини - фітоценозу, розподілом наземної і підземної маси рослин.

Фітоценоз часто набуває чіткої **ярусної** будови: асиміляційні надземні органи рослин і підземні їх частини розташовуються в кілька шарів, по-різному використовуючи і змінюючи середовище.

Ярусність особливо добре помітна в лісах помірного пояса. *Наприклад*, в ялинових лісах чітко виділяються деревний, трав'янисто-кустарничковий і моховий яруси. 5-6 ярусів можна виділити і в широколистяних лісі:

1. *перший, або верхній, ярус* утворений деревами першої величини (дуб звичайний, липа серцеподібна, клен платановидний, в'яз гладкий та ін.);
2. *другий* – деревами другої величини (горобина звичайна, дикі яблуні і груші, черемха, верба козяча та ін.);
3. *третій ярус* складає підлісок, утворений чагарниками (ліщина звичайна, крушина ламка, жимолость лісова, бересклет європейський та ін.);
4. *четвертий* *ярус* складається з високих трав (борці, бор розлогий, чистець лісовий та ін.);
5. *п'ятий ярус* складається з трав більш низьких (снить звичайна, осока волосиста, проліска багаторічна та ін.);
6. *в шостому ярусі* – найбільш низькі трави, такі, як копитняк європейський.

У лісах завжди є і *між'ярусні (позаярусні) рослини* – це водорості і лишайники на стовбурах і гілках дерев, вищі спорові і квіткові епіфіти, ліани та ін.

Ярусність дозволяє рослинам повніше використовувати світловий потік: під пологом високих рослин можуть існувати тіньовитривалі, аж до тіньолюбних, рослини, перехоплюючи навіть слабке сонячне світло. Яруси рослинності можуть бути різного розміру: деревний ярус, *наприклад*, товщиною кілька метрів, a трав'яний покрив – всього кілька сантиметрів. Кожен ярус відіграє певну участь у створенні фітоклімату і пристосований до певного комплексу умов.

Підземна ярусність фітоценозів пов'язана з різною глибиною вкорінення рослин, з розміщенням активної частини кореневих систем. У лісах нерідко можна спостерігати кілька (до шести) підземних ярусів.

Тварини також переважно приурочені до того чи іншого ярусу рослинності. Деякі з них взагалі не залишають відповідного ярусу. *Наприклад*, серед комах виділяють наступні групи: мешканці ґрунту – *геобій*, наземного, поверхневого шару – *герпетобій* , мохового ярусу – *бріобій*, травостану – *філлобій*, більш високих ярусів – *аероби*.

Розчленованість біоценозу в горизонтальному напрямку називається **мозаїчність**. Мозаїчність обумовлена низкою причин: неоднорідністю мікрорельєфу, ґрунтів, середоутворюючим впливом рослин і їх екологічними особливостями. Вона може виникнути в результаті діяльності тварин (утворення викидів ґрунту і їх наступне заростання, утворення мурашників, витоптування та виїдання травостою копитними та ін.) або людини (вибіркова рубка, кострища та ін.). внаслідок вивалів деревостану під час ураганів та т. і. Зміни середовища під впливом життєдіяльності окремих видів рослин створюють так звану фітогенну мозаїчність.

***4. Екологічна структура біоценозу***

Різні типи біоценозів характеризуються певним співвідношенням екологічних груп організмів, яке виражає **екологічну структуру** угрупування.

Біоценози подібної екологічної структурою можуть мати різний видовий склад, так як в них одні й ті ж екологічні ніші можуть бути зайняті подібними за екологією, але далеко не родинними видами.

Такі види, які виконують одні й ті ж функції в подібних біоценозах називають **вікаруючими**. Явище екологічного вікаріату широко поширене в природі. Наприклад, одну і ту ж екологічну нішу займають куниця в європейській і соболь в азіатській тайзі, бізони в преріях Північної Америки, антилопи в саванах Африки, дикі коні і кулани в степах Азії.

Екологічна структура біоценозів в певних кліматичних і ландшафтних умовах суворо закономірна. Так, наприклад, в біоценозах різних природних зон закономірно змінюється співвідношення фітофагів і сапрофагів. В степових, напівпустельних і пустельних районах тварини-фітофаги переважають над сапрофагами, в лісових спільнотах помірного пояса навпаки, більше представлені сапрофаги.

Основний тип харчування тварин в глибинах океану – *хижацтво*, тоді як в освітленій, поверхневій зоні пелагіалі багато фільтраторів, які споживають фітопланктон.

Екологічну структуру угруповання відображає також співвідношення таких груп організмів, як *гігрофіти, мезофіти* і *ксерофіти* серед рослин або *гігрофіли, мезофіли* і *ксерофіли* у тварин. Цілком природно, що в сухих посушливих умовах рослинність характеризується переважанням склерофітів і сукулентів, а в сильно зволожених біотопах переважають гігро- і навіть гідрофіти.

***5. Відносини між організмами в біоценозах***

Основу виникнення та існування біоценозів являють відносини організмів, їх зв'язки, в які вони вступають один з одним, населяючи один і той же біотоп. Ці зв'язки визначають основні умови життя видів у співтоваристві, можливості добування їжі і завоювання нового простору. Виділяють:

а) **трофічні зв'язки;** виникають, коли один вид харчується іншим (або живими особинами, або їх мертвими залишками, або продуктами життєдіяльності). Бабки, що ловлять на льоту інших комах, і жук-гнойовик, що харчуються послідом великих копитних, і бджоли, що збирають нектар рослин, вступають в прямий трофічну зв'язок з видами, які надають їм їжу.

У разі конкуренції двох видів через об'єкти харчування між ними виникає непрямий трофічний зв'язок, тому що діяльність одного відбивається на постачанні корму іншому. Будь-який вплив одного виду на поїдання іншого або доступність для нього їжі слід розцінювати як непрямий трофічний зв'язок між ними. *Наприклад,* гусениці метеликів-монашок, об'їдаючи хвою сосен, полегшують короїдам доступ до ослаблених дерев.

б) **топічні зв'язки** характеризують будь-яку, фізичну чи хімічну зміну умов проживання одного виду в результаті життєдіяльності іншого. Ці зв'язки вкрай різноманітні. Вони полягають у створенні одним видом середовища для іншого (наприклад, внутрішній паразитизм або норовий коменсалізм), в формуванні субстрату, на якому поселяються або, навпаки, уникають селитися представники інших видів, у впливі на рух води, повітря, зміну температури, освітленості навколишнього простору, в насичені середовища продуктами виділення і т.п.

Під пологом лісу підлісок, ґрунтовий покрив, а також все тваринне населення знаходяться в умовах більш вирівняний температур, більш високої вологості повітря і т. п.

У результаті негативних або позитивних топічних взаємин одні види визначають або виключають можливість існування в біоценозі інших видів.

Топічні і трофічні зв'язки мають найбільше значення в біоценозі, складають основу його існування. Саме ці типи відносин утримують один біля одного організми різних видів, поєднуючи їх в досить стабільні угруповання різних масштабів.

в) **форичні зв'язки**; Це участь одного виду в поширенні іншого. У ролі транспортувальників виступають тварини. Перенесення тваринами насіння, спор, пилку рослин називають ***зоохорією*,** перенесення інших більш дрібних тварин – ***форезією***.

Тварини можуть захоплювати насіння рослин двома способами: *пасивним* і *активним*. Пасивне захоплення відбувається при випадковому зіткненні тіла тварини з рослиною, насіння або супліддя якого мають спеціальні зачіпки, гачки, вирости (череда, лопух). Активний спосіб захоплення – поїдання плодів і ягід. Насіння, яке не піддається перетравленню, тварини виділяють разом з послідом.

Форезія тварин поширена переважно серед дрібних членистоногих, особливо у різноманітних груп кліщів. Вона являє собою один із способів пасивного розселення і властива видам, для яких перенесення з одного біотопу в інший життєво необхідне для збереження або процвітання. Жуки-гнойовик іноді повзають з піднятими надкриллями, які не в змозі скласти через щільно розташованих на тілі кліщів. Серед великих тварин форезія майже не зустрічається.

г) **фабричні зв'язки**. Це такий тип біоценотичних відносин, в які вступає вид, який використовує для своїх споруд (фабрикацій) продукти виділення або мертві залишки, або навіть живих особин іншого виду. Так, птиці використовують для побудови гнізд гілки дерев, шерсть ссавців, траву, листя, пух і пір'я інших видів птахів і т.п. Бджола-мегахіла розташовує яйця і запаси в стаканчики, які споруджує з м'якого листя різних кустарників (шипшини, бузку, акації і т. п.).

Через складність міжвидових відносин кожен конкретний вид може процвітати далеко не скрізь, де складаються відповідні для нього умови фізичного середовища. Розрізняють фізіологічний і синекологічний оптимум в поширенні виду.

**Фізіологічний оптимум** – це сприятливе для виду поєднання всіх абіотичних факторів, при якому можливі найбільш швидкі темпи зростання і розмноження.

**Синекологічний оптимум** – це таке біотичне оточення, при якому вид відчуває найменший тиск з боку ворогів і конкурентів, що дозволяє йому успішно розмножуватися. Синекологічний і фізіологічний оптимум далеко не завжди збігаються.