

Волинський національний університет імені Лесі Українки
Факультет біології та лісового господарства
Кафедра зоології

В. С. Теплюк, А. М. Теплюк

ЕКОЛОГІЯ БІОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ

Методичні рекомендації
до практичних робіт для студентів заочної форми навчання

Луцьк – 2021

УДК 581.5(072)

Т 34

Рекомендовано до друку науково-методичною радою Волинського національного університету імені Лесі Українки (протокол № 8 від 22 квітня 2021 р.)

Рецензенти: **Іванців В. В.**, завідувач кафедри екології та агрономії Луцького національного технічного університету, кандидат історичних наук, доцент;

Фіщук О. С., доцент кафедри ботаніки і методики викладання природничих наук Волинського національного університету імені Лесі Українки, кандидат біологічних наук.

Т 34 Екологія біологічних систем : методичні рекомендації до практичних робіт для студентів заочної форми навчання / В. С. Теплюк, А. М. Теплюк. – Луцьк, 2021. – 54 с.

Методичні рекомендації для проведення практичних робіт із курсу «Екологія біологічних систем» містять матеріали щодо екологічних груп рослин і їх адаптивних особливостей до температури, рівня освітлення і вологи, екологічних груп гідробіонтів і їх морфо-анатомічних та фізіологічних пристосувань до водного середовища, а також видової, просторової та екологічної структури біоценозів. До кожної із тем подано методичні рекомендації для виконання завдань та наведено теоретичні відомості для підготовки до заняття.

Рекомендовано студентам заочної форми навчання спеціальностей 014.05 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини) і 014.15 Середня освіта (Природничі науки) факультету біології та лісового господарства освітнього рівня бакалавр.

© Волинський національний університет імені Лесі Українки, 2021

© В. С. Теплюк, А. М. Теплюк, 2021

Зміст

Вступ	4
Практична робота № 1. Адаптації рослин до температури, рівня освітлення і вологи.	5
Практична робота № 2. Екологічні групи гідробіонтів.....	23
Практична робота № 3. Структура біоценозів.....	35
Рекомендована література	54

Вступ

Навчальний курс «Екологія біологічних систем» базується на знаннях, отриманих студентами при вивченні фундаментальних біологічних дисциплін, таких як ботаніка, зоологія, мікробіологія і фізіологія та біохімія рослин, фізіологія людини і тварин. Знання основних принципів і закономірностей цієї дисципліни дозволять майбутнім фахівцям встановлювати склад і особливості функціонування багаторівневих біологічних систем у природі і суспільстві та їхні взаємозв'язки, а також дозволить знайти ефективні шляхи вирішення низки екологічних проблем сучасності, зумовлених антропогенним пресингом.

При виконанні практичних робіт студенти поглиблюють свої знання щодо сутності закономірностей і механізмів адаптацій організмів та їх популяцій до біотичних, абіотичних і антропогенних факторів навколишнього середовища, а також особливостей взаємодії організмів у біоценозах.

Під час виконання завдань практичних робіт студенти зможуть оцінити різноманіття адаптацій рослин до основних абіотичних факторів середовища (температури, рівня освітлення і вологи), а гідробіонтів – до властивостей водного середовища, виділити основні морфо-анатомічні і фізіологічні особливості їх представників та визначити до якої із екологічних груп вони належать. Також вони розглянуть специфіку структури біоценозу та прослідкують особливості взаємодії його складових між собою та з навколишнім середовищем.

До кожної практичної роботи подано методичні вказівки щодо виконання визначених завдань та теоретичні відомості, що допоможуть підготуватися до запропонованої теми.

Практична робота № 1

Тема: Адаптації рослин до температури, рівня освітлення і вологи

Мета: Ознайомитися з різноманітністю адаптацій рослин до основних абіотичних факторів середовища; вивчити екологічні групи рослин за вимогами до температури, рівня освітлення і вологи.

Обладнання: кімнатні види рослин, лупи, мікроскопи, таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Розгляньте на рисунку (рис. 1) температуру різних органів у *Novosieversia glacialis* і *Ferocactus wislizenii*. З'ясуйте, з чим пов'язаний такий розподіл температур в організмі рослин, та пов'яжіть це з умовами, в яких вони зростають.

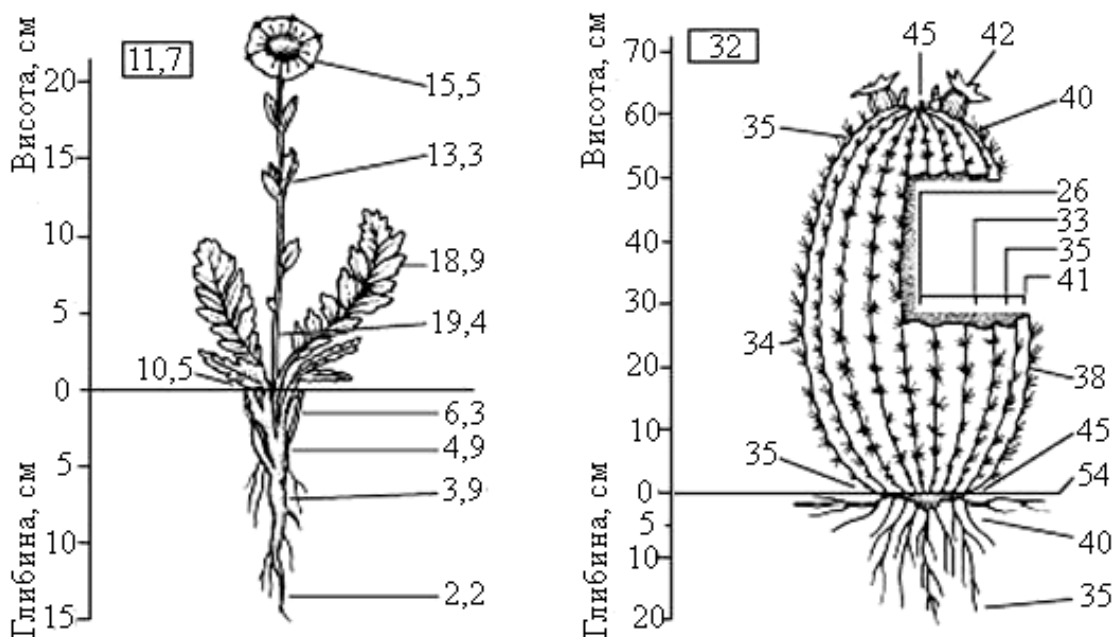


Рис. 1. Температура різних органів *Novosieversia glacialis* (зліва) і *Ferocactus wislizenii* (справа), у °С (у рамці наведена температура повітря на рівні рослини) (за В. Лархером, 1978).

2. Розгляньте на рисунку (рис. 2) поперечний переріз двох листків бузку із різних частин крони. Зверніть увагу на особливості їх анатомії. Зарисуйте та позначте основні елементи будови цих листків. Поясніть, який фактор навколишнього середовища зумовлює такі

відмінності в морфо-анатомічній будові запропонованих листків бузку.

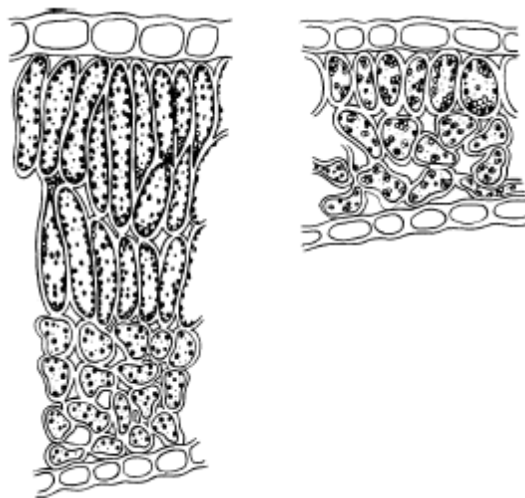


Рис. 2. Поперечний переріз двох листків бузку (за І. С. Михайловською, 1977)

3. Розгляньте просторову орієнтацію листя у запропонованих видів кімнатних рослин. З'ясуйте, в які години доби ці рослини максимально поглинають сонячне світло. Відповідь обґрунтуйте. Замалюйте положення листків кожного виду відносно поверхні ґрунту.
4. Розгляньте запропоновані види рослин. На основі морфо-анатомічного аналізу їх будови встановіть, до якої із екологічних груп по відношенню до води вони належать. Відповідь обґрунтуйте.
5. Ознайомтесь із календарно-тематичним плануванням з біології для учнів 6 класу. Знайдіть уроки, в матеріалі яких висвітлюються питання екологічних груп рослин та їх адаптацій до умов існування.

Методичні рекомендації

1. На рисунку 1 зображено рослини, що зростають у різних кліматичних зонах Землі: новосіверсія льодовикова, або арктична троянда (*Novosieversia glacialis*) – мешканець арктичної тундри, а ферокактус Вісліцена (*Ferocactus wislizenii*) – трапляється у пустельних регіонах

Мексика та Арізони. Температурний режим арктичної тундри надзвичайно суворий, тому флора тут не відзначається багатством і різноманіттям. Те ж саме можна сказати і про видове різноманіття рослин мексиканських пустель, де температура повітря у спекотні періоди часто перевищує $+50^{\circ}\text{C}$. Зважаючи на специфіку температурного режиму середовищ зростання в обох рослин виробився ряд морфо-анатомічних пристосувань, що дозволяють їм існувати в таких умовах.

Уважно розгляньте розподіл температури наземних і підземних органів нововсіверсії та ферокактуса. Аналізуючи температуру різних наземних частин рослин, зверніть увагу, на температуру повітря навколишнього середовища. Спробуйте пояснити, чому температура окремих органів є вищою від температури повітря. Розгляньте температурний розподіл внутрішньої частини стебла ферокактуса та поясніть від чого він залежить. Зверніть увагу на зменшення температури кореневої системи обох рослин із збільшенням глибини занурення її в товщу ґрунту.

2. На рисунку 2 схематично зображено внутрішню будову двох листків бужку, які зростають у різних частинах його крони – один у глибині (справа), а інший по периферії (зліва). За екологічними вимогами до одного із провідних абіотичних факторів середовища рослина належить до групи факультативних геліофітів. Чітко видно, що загальна товщина листкової пластинки у листків із різної частини крони різна. Окрім того, зверніть увагу на низку анатомічних відмінностей у їх структурі: розміри і форму епідермальних клітин (зовнішній шар) і мезофілу, розвиток палісадної паренхіми, кількість і величину хлоропластів (на рисунку нанесені у вигляді чорних точок в клітинах мезофілу). Зарисуйте у зошиті анатомічну будову листків та нанесіть відповідні позначення. Зазначте, який абіотичний фактор визначає таку будову листків.

3. Розгляньте просторове розміщення листя у сансевієрії, фінікової пальми та пеларгонії (герань), що, насамперед, відображає їх загальну адаптацію до максимального використання фотосинтетично активного

випромінювання. Зверніть увагу, що у сансевієрії листя розміщене вертикально до поверхні ґрунту (майже під кутом 90°), а у двох інших видів – під певним нахилом аж до горизонтального. У зошит схематично зарисуйте положення листя цих рослин відносно ґрунту. На основі аналізу розташування листкових пластин у просторі обґрунтуйте, в які години доби (ранкові, полуденні, вечірні) кожна із цих рослин найповніше поглинає сонячні промені.

4. Розгляньте елодею, алое і фіалку. Проаналізуйте зовнішній вигляд стебла і листків кожної рослини. З'ясуйте, який із провідних абіотичних факторів середовища визначає таку морфологію. Користуючись літературними відомостями ознайомтеся з особливостями внутрішньої будови стебла і листків. На основі комплексного морфо-анатомічного аналізу встановіть, представниками яких екологічних груп по відношенню до вологи є запропоновані рослини.

5. Проаналізуйте календарно-тематичне планування уроків біології для учнів 6 класу, яке на сьогодні впроваджене в освітній процес. Випишіть назви всіх уроків, у яких розглядаються питання екологічних груп рослин відносно провідних абіотичних факторів середовища та їх адаптації до умов існування. Обов'язково зазначте теми розділів, до яких вони належать, та вкажіть кількість годин, що подані на їх вивчення. На вашу думку, чи вистачає такої кількості відведених годин на повноцінне розкриття питання, достатню ефективність його сприйняття та якісне засвоєння учнями. Відповідь обґрунтуйте.

Теоретичні відомості

Пристосування рослин до дії основних абіотичних факторів середовища (температури, освітлення, вологи) відобразилося на їх морфо-анатомічних, фізіологічних і біохімічних особливостях. Сукупність різних видів, що мають подібні потреби у величині будь-якого екологічного

фактора, і набули в результаті його дії у процесі еволюції подібних ознак, що закріпилися в генотипі, об'єднують в екологічні групи.

Екологічні групи рослин по відношенню до температури та їх адаптивні особливості

Рослини виробляють мало метаболічного тепла внаслідок ефективного перетворення хімічної енергії з одних форм в інші, тому ендотермія не може бути використана ними для терморегуляції. Будучи організмами прикріпленими, вони повинні існувати при тому тепловому режимі, який наявний у місцях їх зростання. Вищі рослини помірно холодного і помірно теплого поясів евритермі. Тепловий режим рослин досить мінливий. Температура різних органів різна залежно від їх розташування відносно падаючих променів і різних за ступенем нагрітості шарів повітря. Тепло поверхні ґрунту і приземного шару повітря особливо важливо для тундрових і високогірних рослин. У дні з мінливою хмарністю надземні органи рослин відчують різкі перепади температури. Н-д, у дібровного ефемероїда проліски сибірської, коли хмари закривають сонце, температура листя може опуститися з +25-27 °С до +10-15 °С, а потім, коли рослина знову освітлюється сонцем, піднімається до попереднього рівня.

Основний засіб відведення надлишку тепла і запобігання опіків – транспірація (випаровування води). Однак цей механізм терморегуляції ефективний лише в умовах достатнього водозабезпечення, що рідко буває в аридних районах.

Рослини мають також ряд морфологічних адаптацій, спрямованих на запобігання перегріву:

- густа опушеність листя, що розсіює частину сонячних променів,
- глянцева поверхня, що сприяє їх відбиванню,
- здатність згортати листкові пластинки в трубочку (ковила),
- поворот листкової пластинки ребром до сонячних променів (евкаліпти),
- повна або часткова редукція листя (саксаули, кактуси і ін.).

В екстремально холодних умовах для отримання додаткового тепла у рослин виникли такі морфологічні особливості:

- особливі форми росту – карликовість і сланкі форми, що дозволяє використовувати мікроклімат приземного шару влітку і бути захищеними сніговим покривом зимою. Своєрідні рослини-подушки, у яких листя розташовуються лише на периферії, в результаті чого економиться загальна поверхня рослини, через яку відбувається розсіювання тепла.
- темне забарвлення, що допомагає краще поглинати теплові промені і нагріватися навіть під снігом. Так, в Антарктиді влітку температура темно-коричневих лишайників буває вище 0 °С навіть під шаром снігу 30 см.

І транспірація, і морфологічні адаптації належать до способів фізичної терморегуляції, ефективність якої досить низька.

Більш істотне значення для рослин мають фізіологічні механізми температурних адаптації, що підвищують їх толерантність до холоду або перегріву (накопичення в клітинах антифризів, листопад, відмирання надземних частин, зменшення в клітинах води тощо)

За ступенем адаптації рослин до умов крайнього дефіциту тепла їх поділяють на три групи:

1. нехолодостійкі, які сильно пошкоджуються або гинуть при температурах, що не досягають точки замерзання води (рослини дощових тропічних лісів, водорості теплих морів);
2. неморозостійкі, які переносять низькі температури, але гинуть, як тільки в тканинах починає утворюватися лід. Вода в клітинах може охолоджуватися нижче точки замерзання без швидкого утворення льоду завдяки тому, що підвищується концентрація осмотично активних речовин в клітинному соці і цитоплазмі, що знижує точку замерзання до -5-7 °С. Це дозволяє рослинам переносити заморозки (вічнозелені субтропічні рослини – лаври, лимони та ін.);
3. льодостійкі, або морозостійкі, які зростають в областях із сезонним кліматом із холодними зимами. Під час сильних морозів надземні органи

дерев і чагарників промерзають, але тим не менш зберігають життєздатність, так як в клітинах кристалічного льоду не утворюється, через накопичення в клітинах цукрів (до 20-30 %), похідних вуглеводів, деяких амінокислот і інших захисних речовин, що зв'язують воду.

За ступенем адаптації до високих температур виділяють дві групи рослин:

1. нежаростойкі, які пошкоджуються вже при +30-40 °С (еукаріотичні водорості, водні квіткові, наземні мезофіти);
2. жаровитривалі, які переносять півгодинне нагрівання до +50-60 °С (рослини сухих середовищ із сильною інсоляцією – степів, пустель, саван).

Деякі рослини регулярно зазнають впливу пожеж, коли температура короткочасно підвищується до сотень градусів. Це група рослин-пірофітів, стійких до пожеж. У дерев саван на стовбурах товста шкірка, просочена вогнетривкими речовинами, що надійно захищають внутрішні тканини. Плоди і насіння пірофітів мають товсті, часто здерев'янілі покриви, які розтріскуються, будучи обпалені вогнем.

Екологічні групи рослин по відношенню до світла та їх адаптивні особливості

Всім живим організмам для здійснення процесів життєдіяльності необхідна енергія, що поступає ззовні. Основним джерелом її є сонячна радіація, на яку припадає близько 99,9 % у загальному балансі енергії Землі. На ультрафіолетову частину спектра припадає від 1 до 5 %, на видиму – від 16 до 45 %, а на інфрачервону – від 49 до 84 %. Серед ультрафіолетових (УФ) променів до поверхні Землі доходять лише довгохвильові (290-380 нм), а короткохвильові, згубні для всього живого, практично повністю поглинаються на висоті близько 20-25 км озоновим екраном – тонким шаром атмосфери, що містить молекули О₃. Довгохвильові УФ промені, що характеризуються великою енергією фотонів, мають високу хімічну активність. Великі дози їх шкідливі для організмів, а невеликі необхідні багатьом видам. У діапазоні 250-300 нм УФ промені мають велику

бактерицидну дію і у тварин викликають утворення із стеролів антирахітного вітаміну D; при довжині хвиль 200-400 нм викликають у людини загар, який є захисною реакцією шкіри. Інфрачервоні (ІФ) промені з довжиною хвиль понад 750 нм надають теплову дію.

Видима радіація несе приблизно 50 % сумарної енергії. З областю видимої радіації, що сприймається людським оком, майже збігається фізіологічна радіація (ФР) (300-800 нм), у межах якої виділяють ФАВ – область фотосинтетичного активного випромінювання (380-710 нм). Область ФР можна умовно розділити на ряд зон: ультрафіолетову (менше 400 нм), синьо-фіолетову (400-500 нм), жовто-зелену (500-600 нм), оранжево-червону (600-700 нм) і червону (більше 700 нм).

Зеленим рослинам світло потрібне для утворення хлорофілу, формування гранулярної структури хлоропластів; воно регулює роботу дихального апарату, впливає на газообмін і транспірацію, активує ряд ферментів, стимулює біосинтез білків і нуклеїнових кислот. Світло впливає на поділ та розтягування клітин, ростові процеси і на розвиток рослин, визначає терміни цвітіння та плодоношення, надає формоутворюючий вплив. Але саме велике значення має світло в здійсненні процесу фотосинтезу. З цим пов'язані основні адаптації рослин по відношенню до світла.

Фотоавтотрофи здатні асимілювати CO_2 , використовуючи променеву енергію Сонця, перетворюючи її в енергію хімічних зв'язків у органічних сполуках. Водорості і вищі зелені рослини поглинають світло в діапазоні, близькому до видимого людським оком.

Водорості мешкають у водах, але трапляються і на суші на поверхні різних предметів – на стовбурах дерев, заборах, скелях, снігу, поверхні землі та в її товщі. В ґрунті водорості виявлені на глибині до 2,7 м, але більша частина їх мешкає в самих верхніх шарах (до 1 см). Тут вони є типовими фототрофами, але в глибині ґрунтів, у повній темноті, можуть переходити до гетеротрофного живлення. У Світовому океані водорості мешкають в

освітленій зоні. Найглибше проникають червоні водорості: до 20-40 м, але якщо прозорість води велика, то трапляються до 100 і навіть 200 м.

На суші для вищих фотоавтотрофних рослин умови освітлення практично скрізь сприятливі, і вони ростуть всюди, де дозволяють кліматичні та ґрунтові умови, пристосовуючись до світового режиму місця існування.

Світловий режим будь-якого місцезростання визначається інтенсивністю прямого і розсіяного світла, кількістю світла (річною сумарною радіацією), його спектрального складу, а також альbedo – відбиваючою здатністю поверхні, на яку падає світло. Перераховані елементи світлового режиму дуже змінюються і залежать від географічного положення, висоти над рівнем моря, від рельєфу, стану атмосфери, характеру земної поверхні, рослинності, від часу доби, сезону року, сонячної активності та глобальних змін в атмосфері.

У рослин виникають різні морфологічні та фізіологічні адаптації до світового режиму місцезростання. За вимогами до умов освітлення рослини поділяють на такі екологічні групи:

1. світлолюбиві (світлові), або геліофіти, – рослини відкритих, постійно добре освітлюваних місць;
2. тінелюбиві (тіневі), або сциофіти, – рослини нижніх ярусів затінених лісів, печер і глибоководних рослин; вони погано переносять сильне освітлення прямими сонячними променями;
3. тіневитривалі, або факультативні геліофіти, – можуть переносити більше або менше затінення, але добре ростуть і на світлі; вони легше інших рослин переробляються під впливом змінних умов освітлення.

Світлові адаптації геліофітів і сциофітів:

1. Геліофіти часто мають пагони з укороченими міжвузлями, сильно гіллясті, часто розеткові. Листя геліофітів зазвичай дрібне або з розсіченою листовою пластиною, з товстою зовнішньою стінкою клітин епідерми, рідше з восковим нальотом або густим опушенням, із великою кількістю часто занурених продихів на одиницю площі, із густою сіткою

жилок, із добре розвиненими механічними тканинами. У частини рослин листя фотометричне, тобто повернуте ребром до полуденних променів або може змінювати своє положення залежно від висоти сонцестояння.

Оптичний апарат геліофітів розвинений краще, ніж у сциофітів, має велику фотоактивну поверхню і пристосований до повного поглинання світла. Зазвичай у них листки товстіші, епідермальні клітини і мезофіл менші, палисадна паренхіма двошарова або багат шарова, часто розвинена під верхньою і нижньою епідермою. Дрібні хлоропласти з добре розвинутою гранулярною структурою в більшій кількості (до 200 і більше) розташовані вздовж поздовжніх стінок.

Хлорофілу на суху масу в листі геліофітів припадає менше, але в них містяться більше пігментів І пігментної системи і хлорофілу П700. Відношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b* становить приблизно 5:1. Звідси висока фотосинтетична здатність геліофітів. Компенсаційна точка знаходиться у області більш високої освітленості. Інтенсивність фотосинтезу досягає максимуму при повному сонячному освітленні.

2. Сциофіти. При освітленості 0,1-0,2 % можуть рости тільки мохи і селягінели. Плаунам достатньо 0,25-0,5 % повного денного світла, а квіткові рослини трапляються звичайно там, де освітленість у похмурі дні досягає не менш 0,5-1 % (бегонії, недорога та інші). У північних широколистяних і темнохвойних лісах верхній шар дерев пропускає всього 1-2 % ФАП, змінюючи її спектральний склад. Сильніше всього поглинаються сині і червоні промені, і пропускаються відносно більше жовто-зелених променів, далеких червоних і інфрачервоних. Слабка освітленість поєднується з підвищеною вологістю повітря і підвищеним вмістом у нього CO₂, особливо біля поверхні землі.

Листки у сциофітів розташовані горизонтально, часто добре виражена листова мозаїка. Листя темно-зелене, більше і тонше ніж у геліофітів. Клітини епідерми більші, але з тоншими зовнішніми стінками і тонкою кутикулою, часто містять хлоропласти. Клітини мезофілу крупні,

палісадна паренхіма одношарова або має нетипову будову і складається не з циліндричних, а з трапецієподібних клітин. Площа жилок вдвічі менша, ніж у листків геліофітів, кількість продохів на одиницю площі менша. Хлоропласти крупні, але їх кількість в клітинах невелика.

У сциофітів порівняно з геліофітами менше хлорофілу *P700*. Відношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b* становить приблизно 3:2. З меншою інтенсивністю протікають у них транспірація і дихання. Інтенсивність фотосинтезу, швидко досягнувши максимуму, перестає зростати при збільшенні освітленості, а на дуже яскравому світлі може знизитися.

3. Факультативні геліофіти. У деревних порід і чагарників (дуба черешчатого, липи серцевидної, бузку звичайного та ін.) листя, що розташоване по периферії крони, має структуру подібну як у геліофітів, і називається світловим, а в глибині крони – тіньове листям із тіньовою структурою, схожою до такої у сциофітов.

Залежно від ступеня тіневитривалості, мають пристосовані особливості, що зближують їх із геліофітами, то зі сциофітами. До цієї групи можна віднести деякі лугові рослини, лісові трави та чагарники, що ростуть на лісових галявинах, узліссі, вирубках. На освітлених місцях вони розростаються часто сильніше, проте оптимальне використання ФАВ у них відбувається при повному сонячному освітленні.

У дерев і чагарників тіньова або світлова структура листків часто визначається умовами освітлення попереднього року, коли закладаються бруньки: якщо закладка бруньок проходить на світ, то формується світлова структура, і навпаки. Якщо в одному і тому ж місцезростанні закономірно періодично чергуються світлова і тіньова обстановки, рослини в різні сезони можуть проявляти себе як світлолюбиві так і тіневитривалі. Наприклад, весною в дубравах під крони дерев проникає 50-60 % сонячної радіації. Листя розеткових пагонів сніти звичайної має світлову структуру і відрізняються високою інтенсивністю фотосинтезу. В цей час воно дає основну частину органічного речовини річної

продукції. Листя сніти літньої генерації, що зростає під розвиненими кронами дерев, куди проникає лише 3,5 % сонячної радіації, має типову тіньову структуру, а інтенсивність фотосинтезу в них нижча у 10-20 разів.

Відношення до світового режиму змінюється у рослин і в онтогенезі. Проростки і ювенільні рослини багатьох лучних видів та деревних порід більш тіневитривалі, ніж дорослі особи.

Іноді у рослин змінюються вимоги до світового режиму, коли вони зростають в інших кліматичних та едафічних умовах. Так, звичайні тіневитривалі рослини хвойного лісу, н-д чорниця, в тундрі набуває особливостей геліофітів.

Найбільша загальна адаптація рослин до максимального використання ФАВ – просторова орієнтація листя. При вертикальному розташуванні листя, як, наприклад, у багатьох злаків і осок, сонячне світло повніше поглинається у ранкові та вечірні години – при більш низькому сонцестоянні. При горизонтальній орієнтації листя повніше використовуються промені полуденного сонця. При дифузному розташуванні листя в різні години дня сонячне випромінювання утилізується найбільш повно. На півночі, де висота сонцестояння менша, трапляється більше рослин із вертикальним розташуванням листя, а на півдні – з горизонтальним.

Адаптації рослин до підтримання водного балансу та їх екологічні групи

Протікання всіх біохімічних процесів у клітинах і нормальне функціонування організму в цілому можливі тільки при достатньому забезпеченні його водою – необхідною умовою життя. Підтримання водного балансу має величезне значення для всіх живих організмів.

Проблеми забезпечення водою особливо важливі для мешканців суші. Особливості підтримання водного балансу залежать від того, в якій екологічній обстановці вони живуть, який спосіб життя ведуть, наскільки можуть використовувати різні джерела вологості і затримувати воду в тілі.

Нижчі рослини з вологого субстрату поглинають воду, шляхом занурення в нього частин талому, а воду із дощу, роси і туману – усією поверхнею. В максимально набрякломому стані лишайники містять в 20-30 разів більше води, ніж сухої речовини.

Серед вищих наземних рослин мохоподібні поглинають воду з ґрунту за допомогою ризоїдів, а більшість інших – коренями, спеціалізованими органами, які поглинають воду. В клітинах кореня розвивається всисна сила частіше всього в декілька атмосфер, але цього достатньо для всмоктування з землі більшої частини зв'язаної води. Лісові дерева помірної зони розвивають всисну силу коріння близько 30 атмосфер, деякі трав'янисті рослини – до 20 атм і навіть до 40 атм; рослини сухих областей – до 60 атм.

Коли в безпосередній близькості від корінних запасів води в ґрунті вичерпуються, корені ростуть у напрямку більшої вологості, так що коренева система рослин постійно знаходиться в русі.

По типу радіусу розрізняють наступні кореневі системи:

- екстенсивна – охоплює великий об'єм ґрунту, але порівняно слабо галузиться, так що земля пронизана коренями негусто. Такі кореневі системи у багатьох степових та пустельних рослин (саксаул), у дерев середньої полоси (сосни звичайної, берези повислої), а з трав у люцерни серповидної та інших;
- інтенсивна – охоплює порівняно невеликий об'єм ґрунту, але густо пронизує його численним сильно розгалуженим корінням, як, наприклад, у степових дернових злаків (ковила, типчак та ін.), жита, пшениці.

Між цими типами корневих систем є перехідні. Кореневі системи дуже пластичні і різко реагують на зміну умов, в першу чергу, ґрунтування. При дефіциті води коренева система стає екстенсивнішою. Так, при вирощуванні жита в різних умовах загальна довжина коренів (без зроговілих волосків) в 1000 см³ ґрунту варіює від 90 м до 13 км, а поверхня зроговілих волосків може збільшуватися в 400 разів.

Всмоктування води рослинами утруднюється при підвищеній сухості ґрунтів, засоленості або сильній кислотності, при низькій температурі. Наприклад, ясень звичайний при температурі землі 0 °С поглинає води в 3 рази менше, ніж при +20-30 °С. Спосіб поглинання води при тій або іншій температурі залежить від пристосованості рослин до теплового режиму ґрунтів у місцях їх зростання.

У вищих рослин є і додаткові шляхи надходження води в тіло. Мохи можуть поглинати воду всією поверхнею, як і лишайники. Особливо багато води вбирають такі мохи, як зозулин льон, види сфагнума. З повітря, насиченого водяними парами, в дощовому тропічному лісі поглинають воду багато епіфітів, наприклад орхідей. Деякі види бромелієвих, що зростають у пустелі Атакама, живуть виключно за рахунок вологи туманів і роси, яку вбирають лускоподібні волоски на листі.

Вода, яка потрапляє в рослину транспортується від клітини до клітини дифузно (ближній транспорт) і по ксилемі у всіх органах, де витрачається на життєві процеси (дальній транспорт). У середньому 0,5 % води йде на фотосинтез, а решта – на утримання втрат від випаровування та підтримання тургору. Вода випарюється з усіх поверхонь, як внутрішніх, так і зовнішніх, що контактують із повітрям.

Розрізняють продихову, кутикулярну і перидермальну транспірацію. Через продихи транспірується волога, яка випаровується з поверхні клітин всередині органів. Це основний шлях витрат води рослинами. Кутикулярна транспірація складає менше 10 % від вільного випаровування; у вічнозелених хвойних порід вона скорочується до 0,5 %, а у кактусів навіть до 0,05 %. Перидермальна транспірація зазвичай незначна. Інтенсивність загальної транспірації підвищується з збільшенням освітленості, температури, сухості повітря і при вітрі.

Водний баланс залишається врівноваженим у тому випадку, якщо поглинання води, її проведення та витрата збалансовані між собою. Порушення водного балансу може бути короткочасним або тривалим. За

приспосовуваннями наземних рослин до короткочасних коливань умов водопостачання та випаровування розрізняють пойкилогідричні та гомойогідричні види.

У пойкилогідричних рослин вміст води в тканинах нестабільний і сильно залежить від ступеня вологості навколишнього середовища. Вони не можуть регулювати транспірацію і легко та швидко втрачають і поглинають воду, використовуючи вологість роси, туманів, короткочасних дощів, в сухому стані знаходяться в анабіозі. Пойкілогідричність характерна для ціанобактерій, всіх водоростей, деяким грибам, лишайникам, а також багатьом мохам, деяким папоротям і навіть окремим квітковим, що вторинно перейшли до пойкилогідричного способу життя. У дрібних клітинах талому більшості нижчих рослин немає центральної вакуолі, тому при висиханні вони рівномірно зморщуються без незворотних змін ультраструктур протопласта. Пойкілогідричні пилкові зерна і зародки в насінні рослин.

Гомойогідричні рослини здатні підтримувати відносну стійкість водних тканин. Це більшість вищих наземних рослин. Для них характерна велика центральна вакуоля в клітинах. Завдяки цьому клітина завжди має запас води і не так сильно залежить від змінних зовнішніх умов. Крім того, пагони покриті зовні епідермою і малопроникною для води кутикулою, транспірація регулюється продиховим апаратом, а добре розвинена коренева система під час вегетації може безперервно всмоктувати воду з ґрунту.

Екологічні групи рослин по відношенню до води:

1. Гідатофіти – водні рослини, які повністю або майже повністю занурені у воду. Серед них і квіткові, які вторинно перейшли до водного способу життя (елодея, рдести, водяні лютики, валіснерія та ін.). Поза водою, ці рослини швидко висихають і гинуть. У них редуковані продихи та кутикула. Транспірація відсутня, а вода виділяється через особливі клітини – гідатоци. Листкові пластинки у гідатофітів, як правило, тонкі, без диференціювання мезофілу, часто посічені, що сприяє більш повному використанню розсіяного у воді сонячного світла та засвоєння CO_2 .

Незвичайно виражена різнолистість – гетерофілія; у багатьох видів є плаваючі листи, що мають світлову структуру. Пагони, що підтримуються водою часто не мають механічних тканин, у них добре розвинена аеренхіма. Коренева система квіткових гідатофітів сильно редукована, іноді відсутня або втрачена її основна функція (у ряски). Поглинання води і мінеральних солей відбувається всією поверхнею тіла. Квітоносні пагони, як правило, піднімаються над водою, а після запилення занурюються і дозрівання плодів відбувається під водою.

2. Гідрофіти – наземно-водні рослини частково занурені у воду, що ростуть по берегах водойм, на мілководдях і болотах (рдест звичайний, частуха подорожникова, калюжниця болотна й інші). У них краще, ніж у гідатофітів, розвинені провідні та механічні тканини, добре виражена аеренхіма. У гідрофітів є епідерма з продихами, інтенсивність транспірації дуже висока, і вони можуть рости тільки при постійному інтенсивному поглинанні води.
 3. Гігрофіти – наземні рослини, що зростають в умовах підвищеної вологості повітря і часто на вологих ґрунтах. Серед них розрізняють тіньові та світлові. Тіньові гігрофіти – рослини нижніх ярусів вологих лісів у різних кліматичних зонах (недотрога, цирцея альпійська, багато тропічних трав та інші). Із-за високої вологості повітря у них може бути утруднена транспірація, тому для покращення водного обміну на листі розвиваються гідатоци, або водяні продихи, які виділяють краплини води. Листя найчастіше тонке, з тіньовою структурою, з слабо розвиненою кутикулою, містять багато вільної та малозв'язаної води. Обводненість тканин сягає 80 % і більше. При настанні навіть короткочасної і слабкої засухи в тканинах створюється негативний водний баланс, рослини в'януть і можуть загинути.
- До світлових гігрофітів належать види відкритих місць, що зростають на постійно вологих ґрунтах і в вологому повітрі (папірус, рис, сердечники, підмаренник болотний та ін.).

4. Мезофіти можуть витримувати нетривалу і не сильну засуху. Вони зростають при середньому зволоженні, помірно теплому режимі і доброму забезпеченні мінеральним живленням. Це вічнозелені дерева верхніх ярусів тропічних лісів, листопадні дерева саван, дерева вічнозелених субтропічних лісів та лісів середнього поясу, брусниця, трав'янисті рослини світлих лісів, заплавлених і не дуже сухих суходільних лук, пустинні ефемери і ефемероїди, більшість культурних рослин. За способом регулювання водного обміну деякі з них наближаються до гігрофітів (мезогігрофіти), інші – до ксерофітів (мезоксерофіти).
5. Ксерофіти ростуть у місцях з недостатнім зволоженням і мають пристосування, що дозволяють добувати воду при її дефіциті, обмежують випаровування води або запасують її на час засухи. Ксерофіти краще, ніж всі інші рослини, здатні регулювати водний обмін, тому і під час тривалої засухи залишаються в активному стані. Це рослини пустель, степів, жорстколистих вічнозелених лісів та чагарникових заростей, піщаних дюн. Ксерофіти поділяються на дві великі групи:
 - а. Сукуленти – соковиті рослини із сильно розвиненою водозапасаючою паренхімою в різних органах. Стеблові сукуленти – кактуси, стапелії, кактусові молочаї; листові сукуленти – алое, агаві, молодило, очитки; кореневі сукуленти – аспарагус. Листя, а при їх редукції стебла, мають товсту кутикулу, часто з товстим восковим нальотом або густим опушенням. Продихи занурені, відкриваються в щілини, де затримується водяна пара. Вдень вони закриті. Це допомагає сукулентам зберігати накопичену воду, але при цьому погіршується газообмін, ускладнює надходження CO_2 всередину рослини. Тому багато представників лілійних, бромелієвих, стасових, вночі при відкритих продихах споживають CO_2 , який тільки на наступний день переробляється в процесі фотосинтезу. Об'єми надходження CO_2 при цьому невеликі, тому ростуть сукуленти повільно. Вони розвивають невелику всисну силу і здатні всмоктувати лише воду атмосферних

опадів із поверхневого шару ґрунту. Коренева система їх неглибока, але сильно розгалужена, що особливо характерно для кактусів.

в. Склерофіти – рослини, навпаки, сухі на вигляд, часто з вузьким та малим листям, іноді згорнуті в трубочку. Листки можуть бути також розсічені, покриті волосками або восковим нальотом. добре розвинена склеренхіма, тому рослини без шкідливих наслідків можуть втрачати до 25 % вологи, не в'янувши. В клітинах переважає зв'язана вода. Всисна сила коріння до декількох десятків атмосфер, що дозволяє успішно добувати воду з землі. При дефіциті води різко знижують транспірацію. Склерофіти можна розділити на дві групи:

- еуксерофіти – багато степових рослин із розетковими і напіврозетковими сильно опушеними пагонами (деякі злаки, полинь, едельвейс та ін.). Найбільшу біомасу ці рослини створюють у період, сприятливий для вегетації, а в засуху рівень обмінних процесів у них дуже низький.
- стипаксерофіти – група вузьколистих дернових злаків (ковили, тонконоги, типчаки та ін.), що мають низьку транспірацію в сухий період і можуть переносити особливо сильне зневоднення тканин. Транспірація йде через занурені в борозни продихи закручених у трубочку листків, що знижує втрати вологи.

Питання для самоконтролю:

1. Елементи регуляції температури тіла у рослин.
2. Екологічні групи рослин за ступенем адаптації до крайнього дефіциту тепла і високих температур.
3. Сонячна радіація та її значення для життєдіяльності рослин.
4. Екологічні групи рослин за вимогами до умов освітлення.
5. Адаптації рослин до підтримання водного балансу.
6. Екологічні групи рослин по відношенню до вологи.

Практична робота № 2

Тема: Екологічні групи гідробіонтів

Мета: Ознайомитися з різноманітністю адаптацій водних мешканців до середовища існування, вивчити основні екологічні групи гідробіонтів.

Обладнання: культура планктонних організмів, набори для виготовлення тимчасових мікропрепаратів (піпетки, предметні і покривні скельця), вологі препарати риб, головоногих молюсків, голкошкірих, личинок комарів і мухи ерісталис, колекції комах (водомірки, жуки вертячки) і черепашок двостулкових молюсків, таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Ознайомтеся з екологічними зонами Світового океану. Нанесіть на запропоновану схему (рис. 3) основні екологічні зони дна і товщі води Світового океану.

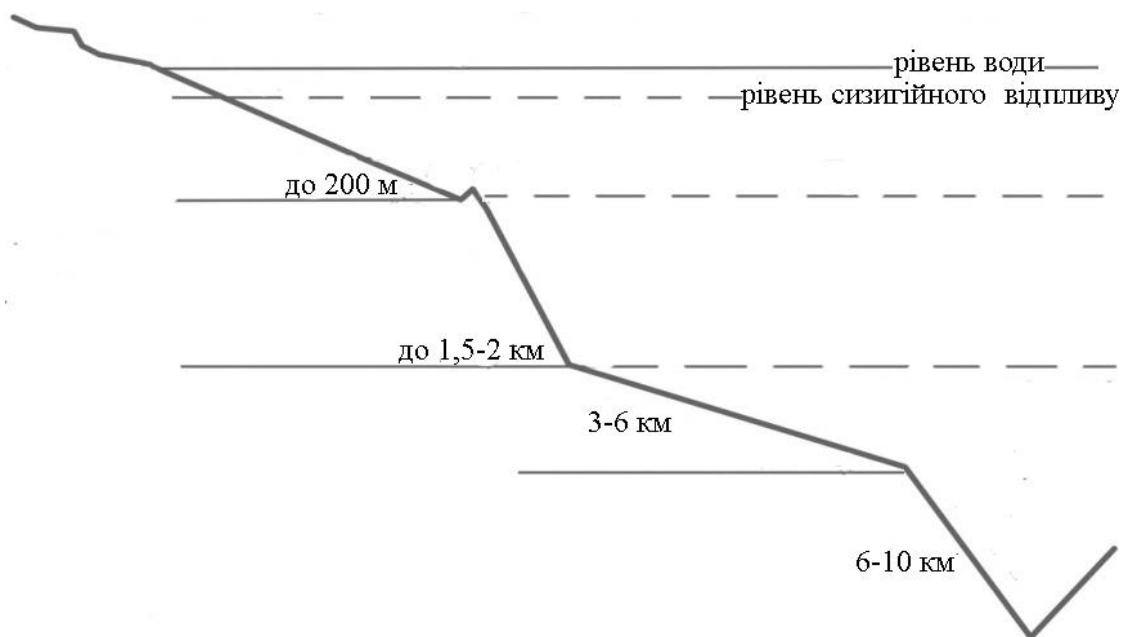


Рис. 3. Схема профілю дна та товщі води Світового океану

2. Ознайомтеся з різноманітністю адаптацій гідробіонтів до планктонного способу життя. Виготовте тимчасовий препарат культури прісноводного планктону та знайдіть у ньому представників різних груп водоростей та найпростіших. У зошит запишіть адаптації виявлених тварин до такого способу життя.

3. Розгляньте на роздатковому матеріалі представників нектону. У зошиті відзначте морфологічні адаптації запропонованих видів до нектонного способу життя.
4. Ознайомтеся з різноманіттям адаптацій тварин до нейстонного способу життя. На роздатковому матеріалі з'ясуйте, які організми належать до епінейстону, а які до гіпонеїстону. У зошит запишіть адаптації запропонованих представників до епінейстонного і гіпонеїстонного способів життя.
5. Розгляньте на роздатковому матеріалі мешканців дна водойм. У зошиті відзначте морфологічні адаптації запропонованих організмів до бентосного способу життя.

Методичні рекомендації

1. Розгляньте запропоновану схему профілю дна та товщі води Світового океану (рис. 3). Зверніть увагу, на суцільні (на дні) та пунктирні (в товщі води) лінії, які умовно розділяють основні екологічні зони між собою, та загальні глибини, що визначають їх межі. Поданий на схемі рівень сизигійного відливу відображає найнижчий рівень води, коли Сонце, Місяць і Земля знаходяться в одній площині, перпендикулярній земній орбіті, тобто у дні молодика і повного місяця.

На узбережну смугу нанесіть супралітораль і літораль, а на морське дно (бенталь) – сублітораль, батіаль, абісаль та ультраабісаль. У товщі води (пелагіаль) виділіть епіпелагіаль, батіпелагіаль, абісопелагіаль та ультраабісопелагіаль (гіперпелагіаль).

2. Для розгляду планктонних організмів виготовте тимчасовий препарат культури прісноводного планктону. Для цього за допомогою піпетки нанесіть краплину рідини, взяту із товщі води культури, на предметне скло. Накрийте краплину покривним скельцем і помістіть вже готовий тимчасовий препарат на предметний столик мікроскопа для подальшого розгляду об'єктів. Планктон – сукупність дрібних організмів, що

населяють товщу води і перебувають у ній у завислому стані та не можуть активно протистояти течіям. Спробуйте знайти планктонів різних систематичних груп – рослин (водорості) і тварин (найпростіші). Зверніть увагу на відносні розміри виявлених об'єктів, форму їх тіла, наявність різноманітних зовнішніх виростів та допоміжних структур (голок, шипів, джгутиків, війок), а також внутрішніх включень (жирові, газові). Характерні адаптації виявлених організмів до планктонного способу життя запишіть у зошит.

3. Розгляньте вологі препарати плітки (риба) та кальмара (головноногий молюск). Ці тварини є типовими нектонтами. Нектón – сукупність активно плаваючих організмів, що населяють товщу води, можуть активно протистояти течії та переміщатись на значні відстані. Розглядаючи запропоновані об'єкти, зверніть увагу на їх форму тіла, наявність добре розвинених органів руху та інші морфологічні адаптації до нектонного способу життя. Виявлені пристосування запишіть у зошит.

4. На роздатковому матеріалі розгляньте нейстонів: водомірок, жуків-вертячок і личинок комарів. Нейстón – сукупність організмів, що мешкають на поверхневій плівці води в повітряно-наземному середовищі (епінейстон), чи населяють водне середовище біля поверхневої плівки води або безпосередньо прикріплюються до неї (гіпонейстон). Зверніть увагу на забарвлення і форму тіла запропонованих комах, розвиток щетинок, особливості будови кінцівок, наявність своєрідних структур. На основі аналізу виявлених ознак встановіть, до якої екологічної групи нейстону (гіпонейстон чи епінейстон) належать ці тварини. Виділіть та запишіть у зошит загальні адаптації представників до епінейстонного і гіпонейстонного способів життя.

5. Розгляньте на колекційному матеріалі морських зірок і морських їжаків (голкошкірі) та беззубку і перлівницю (двостулкові молюски). Ці тварини є типовими бентонтами. Бéntос – сукупність організмів, що мешкають на дні водойм. Зверніть увагу на форму тіла тварин та наявність

різних морфологічних структур. Встановіть їх адаптивне значення у житті цих організмів. У зошит запишіть загальні пристосування голкошкірих і двостулкових молюсків до бентосного способу життя.

Теоретичні відомості

Вода як середовище існування живих організмів

На нашій планеті живі організми освоїли чотири основні середовища життя, які суттєво відрізняються за специфікою умов. Водне середовище було першим, де виникло життя. У подальшому живі організми освоїли повітряно-наземне середовище, а далі створили і заселили ґрунт.

Вода як середовище існування має ряд специфічних властивостей, таких, як велика щільність, значні перепади тиску, порівняно невисокий вміст кисню, сильне поглинання сонячних променів тощо. Водойми і часто навіть окремі їх ділянки відрізняються сольовим режимом, швидкістю горизонтальних переміщень (течій), кількістю і складом завислих речовин. Для життя придонних організмів мають значення властивості ґрунту, режим розкладання органічних залишків і т. п. Тому поряд з адаптаціями до загальних властивостей водного середовища його мешканці повинні бути пристосовані і до різноманітних індивідуальних умов водойм. Живі організми, які мешкають у водному середовищі називаються гідробіонтами. Вони населяють Світовий океан, континентальні водойми і підземні води. У будь-якій водоймі можна виділити різні за умовами зони.

Екологічні зони Світового океану

В океані і в морях, які входять до його складу, розрізняють насамперед дві екологічні зони: товщу води – пелагіаль і дно – бенталь. Залежно від глибини бенталь поділяється на три зони: сублітораль – область плавного зниження суші до глибини приблизно 200 м, батіаль – область крутого схилу, і абісаль – область океанічного ложа з середньою глибиною 3-6 км. Ще більш глибокі області бенталь – западин океанічного ложа – називають ультраабісаль. Узбережна смуга, що заливається під час припливів,

називається літораль. Частина берега, яка знаходиться вище рівня припливів, і зволожується бризками прибою, отримала назву супралітораль.

Загалом мешканці субліторалі живуть в умовах відносно низького тиску, денного сонячного освітлення, часто досить значних змін температурного режиму. Мешканці абісальних і ультраабісальних глибин існують у темряві, при постійній температурі і надзвичайно високому тиску – у кілька сотень, а іноді і близько тисячі атмосфер.

Організми, що мешкають в товщі води, або пелагіалі, належать до пелагосу. Пелагіаль також поділять на вертикальні зони, відповідні по глибині зонам бенталі: епіпелагіаль, батіпелагіаль, абісопелагіаль. Нижня межа епіпелагіалі (не більше 200 м) визначається проникненням сонячного світла в кількості, яка достатня для фотосинтезу. Фотосинтезуючі рослини глибше цієї зони існувати не можуть. У сутінкових батіальних і повних темряви абісальних глибинах мешкають лише мікроорганізми і тварини. Різні екологічні зони виділяють і у всіх інших типах водойм: озерах, болотах, ставках, річках тощо. Різноманітність гідробіонтів, що освоїли всі ці місця існування, надзвичайно велика.

Екологічні групи гідробіонтів

Гідробіонти, які мешкають у товщі води називаються планктон. До них належать одноклітинні і колоніальні водорості, найпростіші, медузи, сифонофори, реброплави, крилоногі і кіленогі молюски, різноманітні дрібні ракоподібні, личинки донних тварин, ікра і мальки риб і багато інших. Планктонні організми мають багато подібних адаптацій, що підвищують їх плавучість і перешкоджають осіданню на дно:

- загальне збільшення відносної поверхні тіла за рахунок зменшення розмірів, сплюснення, подовження тіла, розвитку численних виростів або щетинок, що збільшує тертя об воду;
- зменшення щільності за рахунок редукції скелета, накопичення в тілі жирів, бульбашок газу і т. п. У діатомових водоростей запасні речовини відкладаються не у вигляді важкого крохмалю, а у вигляді жирових

крапель. Ночесвітка *Noctiluca* відрізняється такою великою кількістю газових вакуолей і крапельок жиру в клітині. Повітроносні камери є і у сифонофор, деяких медуз, планктонних червононогих моллюсків та інших.

Водорості (фітопланктон) ширяють у воді пасивно. Більшість планктонних тварин здатні до активного плавання, але в невеликих межах. Планктонні організми не можуть долати течії і переносяться ними на великі відстані. Однак багато видів зоопланктону здатні до вертикальних міграцій в товщі води на десятки і сотні метрів як за рахунок активного пересування, так і завдяки регулюванню плавучості свого тіла.

Мешканців поверхневої плівки води на межі з повітряним середовищем називають нейстоном. Види які населяють повітряне середовище і бігають по плівці поверхневого натягу – це епінейстон. Ці організми є аеробіонтами, мають велику площу кінцівок, що контактують з водою, зазвичай темне забарвлення, їх покриви не змочуються. До епінейстону належать жуки вертячки, водомірки. Друга група – гіпонейстон – організми, які населяють водне середовище, часто підвішуючись до плівки поверхневого натягу, або ж знаходяться в безпосередній близькості до неї. Вони типові гідробіонти (хоча частина з них дихає атмосферним повітрям), які зазвичай мають світле, часто прозоре забарвлення. До гіпонейстону належать личинки комарів, деякі червононогі моллюски, личинки багатьох видів риб та інші.

Тварин, які здатні до активного плавання і подолання сили течій, об'єднують в екологічну групу нектон. До них належать риби, кальмари, водні ссавці. Швидкий рух у водній товщі можливий лише при наявності обтічної форми тіла і сильно розвиненою мускулатури. Торпедоподібна форма тіла виникла у всіх хороших плавців незалежно від їх систематичної приналежності та способу руху в воді: реактивного, за рахунок вигинів тіла, за допомогою кінцівок.

Все населення дна океану отримало назву бентосу.

Основні властивості водного середовища

Щільність води – це фактор, що визначає умови пересування водних організмів і тиск на різних глибинах. Для дистильованої води щільність дорівнює 1 г/см^3 при $4 \text{ }^\circ\text{C}$. Щільність природних вод, що містять розчинені солі, може бути більшою, до $1,35 \text{ г/см}^3$. Тиск зростає з зануренням на кожні 10 м в середньому на $1 \cdot 10^5 \text{ Па}$ (1 атм).

У зв'язку з різким градієнтом тиску в водоймах гідробіоти в цілому є більше еврибатними порівняно з наземними організмами. Деякі види, поширені на різних глибинах, витримують тиск від декількох до сотень атмосфер. Наприклад, голотурії роду *Elpidia*, черви *Priapulid caudatus* мешкають від прибережної зони до ультраабісали.

Проте багато мешканців морів і океанів у значній мірі стенобатні і приурочені до певних глибин. Стенобатність найчастіше властива мілководним і глибоководним видам. Тільки на літоралі мешкають кільчастий черв піскожил *Arenicola*, молюски морські блюдечка (*Patella*). Багато риб, наприклад із групи вудильщиків, головоногі молюски, ракоподібні, погонофори, морські зірки і інші, трапляються лише на великих глибинах при тиску не менше $4 \cdot 10^7$ - $5 \cdot 10^7 \text{ Па}$ (400-500 атм).

Щільність води забезпечує можливість опиратися на неї, що особливо важливо для організмів, які не мають скелета. Вона дозволяє підтримувати тіло в завислому стані та ширяти у товщі води.

Кисневий режим. У насиченій киснем воді вміст його не перевищує 10 мл на 1 л, це в 21 раз нижче, ніж в атмосфері. Тому умови дихання гідробіонтів значно ускладнені. Вміст кисню у воді поповнюється за рахунок фотосинтетичної діяльності водоростей і дифузії з повітря. Тому верхні шари водної товщі, як правило, багатші цим газом, ніж глибинні. З підвищенням температури і солоності води концентрація кисню в ній знижується. У шарах, сильно заселених тваринами і бактеріями, може створюватися різкий дефіцит O_2 через надмірне його споживання. У багатьох ділянках водойм, особливо глибинних, поблизу поверхні дна умови можуть бути близькі до анаеробних.

Серед водних мешканців є багато видів, які здатні переносити широкі коливання вмісту кисню в воді, аж до майже повної його відсутності (евриоксифіонти). До них належать прісноводні олігохети *Tubifex tubifex*, черевоногі молюски *Viviparus viviparus*. Серед риб дуже низьке насичення води киснем можуть витримувати сазан, лин, карасі. Разом із тим частина видів стеноксифіонти – вони можуть існувати лише при досить високому насиченні води киснем (райдужна форель, гольян, в'їчастий черв *Planaria alpina*, личинки одноденок, веснянок та ін.). Багато видів здатні при нестачі кисню впадати в аноксифіоз і так переживати несприятливий період.

Газообмін у гідробіонтів проходить або через поверхню тіла, або через спеціалізовані органи – зябра, легені, трахеї, при цьому покриви можуть бути додатковим органом дихання. Наприклад, в'юн через шкіру споживає в середньому до 63 % кисню. Якщо через покриви тіла відбувається газообмін, то вони дуже тонкі. Дихання полегшується також збільшенням поверхні, що досягається утворенням різних виростів, сплюсненням, подовженням, загальним зменшенням розмірів тіла. Деякі види при нестачі кисню активно змінюють величину дихальної поверхні. Черви *Tubifex tubifex* сильно витягають тіло в довжину, гідри і актинії – щупальця, голкошкірі – амбулакральні ніжки. Багато сидячих і малорухливих тварин постійно оновлюють навколо себе воду: створюють її спрямований потік, або коливальними рухами сприяють її перемішуванню.

У деяких видів трапляється поєднання водного і повітряного дихання. Наприклад двоцишні риби, сифонофори дискофанти, багато легеневих молюсків, ракоподібні *Gammarus lacustris* і інші. Вторинноводні тварини (наприклад ластоногі, китоподібні, водні жуки, личинки комарів та інші) зберігають зазвичай атмосферне тип дихання як енергетично більш вигідний.

Нестача кисню у воді призводить іноді до катастрофічних явищ – заморів, що супроводжуються загибеллю різних гідробіонтів. Причиною зимових заморів часто є утворення на поверхні водойм льоду, який перешкоджає надходженню кисню з повітря; літніх – підвищення

температури води і зменшення внаслідок цього розчинності кисню. Зазвичай замори спостерігаються в континентальних водоймах, хоча іноді й у морях.

Крім нестачі кисню, замори можуть бути зумовлені підвищенням концентрації у воді токсичних газів – метану, сірководню, CO₂ та інших, що утворюються в результаті розкладання органічних залишків на дні водойм.

Сольовий режим. Підтримка водного балансу гідробіонтів має свою специфіку. Якщо для наземних тварин і рослин найбільш важливим є забезпечення організму водою в умовах її дефіциту, то для гідробіонтів не менш суттєвою є підтримка певної кількості води в тілі при її надлишку в навколишньому середовищі. Зайва кількість води в клітинах призводить до зміни осмотичного тиску і порушення найважливіших життєвих функцій.

Більшість водних мешканців пойкилосмотичні: осмотичний тиск у їх тілі залежить від солоності навколишньої води. Тому для гідробіонтів основний спосіб підтримувати свій сольовий баланс – це уникати місць з невідповідною солоністю. Прісноводні форми не можуть існувати в морях, а переважна більшість морських – не витримують опріснення. Якщо солоність води змінюється, тварини переміщуються в пошуках сприятливого середовища. Наприклад, при опріснення поверхневих шарів моря після сильних дощів радіолярії, морські рачки *Calanus* й інші опускаються на глибину до 100 м. Хребетні тварини, вищі раки, комахи та їх личинки, що живуть у воді, належать до гомойосмотичних видів, оскільки здатні підтримувати сталий осмотичний тиск у тілі незалежно від концентрації солей у воді.

У прісноводних видів рідини тіла гіпертонічні по відношенню до навколишньої води. Їм загрожує надмірне обводнення, якщо не контролювати надходження або не виводити надлишок води з тіла. У найпростіших це досягається роботою видільних вакуолей, у багатоклітинних – виділенням води через систему виділення.

Якщо вода гіпертонічна по відношенню до рідин тіла гідробіонтів, їм загрожує зневоднення в результаті осмотичних втрат. Захист від зневоднення

досягається підвищенням в тілі гідробіонтів концентрації солей. Зневоднення перешкоджають непроникні для води покриви гомойосмотичних організмів.

Багато пойкилосмотичних видів впадають в сольовий анабіоз через дефіцит води в тілі при збільшенні солоності. Це властиво видам, що мешкають у калюжах морської води і на літоралі: коловерткам, джгутиковим, інфузоріям, деяким рачкам, чорноморським поліхетам *Nereis divesicolor* і ін.

Справжніх евригалійних видів, здатних в активному стані жити як в прісній, так і в солоній воді, серед водних мешканців не багато. Зазвичай це види, які населяють естуарії річок, лимани та інші солонуватоводні водойми.

Температурний режим водойм більш стійкий, ніж на суші. Це пов'язано з фізичними властивостями води, перш за все високою питомою теплоємністю, завдяки якій отримання або віддача значної кількості тепла не викликає надто різких змін температури. Випаровування води з поверхні водойм, при якому витрачається близько 2263,8 Дж/г, перешкоджає перегріванню нижніх шарів, а утворення льоду, при якому виділяється теплота плавлення (333,48 Дж/г), уповільнює їх охолодження.

Амплітуда річних коливань температури у верхніх шарах океану не більша 10-15 °С, в континентальних водоймах – 30-35 °С. Глибокі шари води відрізняються сталістю температури. В екваторіальних водах середньорічна температура поверхневих шарів +26-27 °С, в полярних – близько 0 °С і нижче. У гарячих наземних джерелах температура води може наближатися до +100 °С, а в підводних гейзерах при високому тиску на дні океану зареєстрована температура +380 °С.

Таким чином, у водоймах існує досить значна різноманітність температурних умов. Між верхніми шарами води з вираженими в них сезонними коливаннями температури і нижніми, де тепловий режим постійний, існує зона температурного стрибка, або термоклин. Термоклин краще виражений у теплих морях.

У зв'язку з більш стійким температурним режимом води серед гідробіонтів у значно більшій мірі, ніж серед мешканців суші, поширена

стенотермність. Евритермні види трапляються в основному в малих континентальних водоймах та на літоралі морів високих і помірних широт, де виражені значні добові та сезонні коливання температури.

Світловий режим. Світла в воді набагато менше, ніж в повітряно-наземному середовищі. Частина падаючих на поверхню водойми променів відбивається в повітряне середовище. Відбивання тим сильніше, чим нижче положення Сонця, тому день під водою коротший, ніж на суші. Наприклад, річний день біля острова Мадейра на глибині 30 м – 5 годин, а на глибині 40 м всього 15 хв. Швидке зменшення кількості світла з глибиною пов'язано з поглинанням його водою. Промені з різною довжиною хвиль поглинаються неоднаково: червоні зникають вже недалеко від поверхні, тоді як синьо-зелені проникають значно глибше. Опускаючись на глибину сутінки в океані мають спочатку зелений, потім блакитний, синій і синьо-фіолетовий колір, змінюючись нарешті постійною темрявою. Відповідно змінюють один одного з глибиною зелені, бурі і червоні водорості, спеціалізовані на поглинанні світла з різною довжиною хвиль.

Забарвлення тварин змінюється з глибиною так само закономірно. Найбільш яскраво і різноманітно забарвлені мешканці літоральної і субліторальної зон. Багато глибинних організмів, подібно печерним, не мають пігментів. У сутінковій зоні широко поширене червоне забарвлення (морський окунь, червоний корал, різні ракоподібні і ін.), яке є доповнюючим до синьо-фіолетового світла на цих глибинах. Це дозволяє тваринам ховатися від ворогів, так як їх червоний колір у синьо-фіолетових променях візуально сприймається як чорний.

Поглинання світла тим сильніше, чим менша прозорість води, яка залежить від кількості завислих у ній часточок. Найпрозоріша вода у Саргасовому морі: до глибини 66,5 м, у Тихому океані – до 59 м, в Індійському – до 50 м, в дрібних морях – до 5-15 м. Прозорість річок в середньому 1-1,5 м, а в самих мутних річках, наприклад у середньоазіатських Амудар'ї і Сирдар'ї, всього кілька сантиметрів. Таким чином, гранична межа

зони фотосинтезу сильно варіює в різних водоймах. У найчистіших водах евфотична зона, або зона фотосинтезу, простягається до глибин не більше 200 м, сутінкова, або дисфотична, зона займає глибини до 1000-1500 м, а глибше, в афотичну зону, сонячне світло не проникає зовсім.

Кількість світла у верхніх шарах водойм сильно змінюється залежно від широти місцевості і від пори року. Довгі полярні ночі сильно обмежують час, придатний для фотосинтезу в арктичних і приантарктичних басейнах, а льодовий покрив ускладнює доступ світла взимку в усі замерзаючі водойми.

У деяких видів (жуки-вертячки, риба мулистий стрибун), що мешкають біля поверхні води, очі поділяються на дві частини з різною здатністю до заломлення променів. Одна половина ока бачить у повітрі, інша – у воді.

У темних глибинах океану джерелом зорової інформації гідробіонтів часто є світло, що виробляється живими істотами. Світіння живого організму називається біолюмінесценцією. Види, що здатні світитися є майже у всіх класах водних тварин – від найпростіших до риб, а також серед бактерій, нижчих рослин і грибів.

Реакції, що використовуються для генерації світла живими організмами, різноманітні. Але у всіх випадках це окислення складних органічних сполук (люциферином) за допомогою білкових каталізаторів (люциферази). Люциферини і люциферази у різних організмів мають неоднакову структуру. В ході реакції надлишкова енергія збудженої молекули люциферину виділяється у вигляді квантів світла. Живі організми випромінюють світло імпульсами, зазвичай у відповідь на подразнення, що надходять із зовнішнього середовища.

Світіння може і не відігравати особливої екологічної ролі в житті виду, а бути побічним результатом життєдіяльності клітин, як, наприклад, у бактерій або нижчих рослин. Екологічну значимість воно має лише у тварин із добре розвинутою нервовою системою і органами зору. У багатьох видів органи світіння набувають дуже складної будови з системою відбивачів та лінз, що підсилюють випромінювання. Деякі види риб і головоногих

моллюсків, нездатних генерувати світло, використовують симбіотичних бактерій, що розмножуються в спеціальних органах цих тварин.

Біолюмінесценція в житті тварин має в основному сигнальне значення. Світлові сигнали можуть служити для орієнтації в зграї, приваблювання особин іншої статі, заманювання жертв, маскуванню чи відлякування. Спалах світла може засліпити або дезорієнтувати хижака. Наприклад, глибоководні каракатиці, рятуючись від ворога, випускають хмару секрету, який світиться, тоді як види, що мешкають у світлих водах, використовують із цією метою темну рідину. Біолюмінесценція серед організмів, що населяють повітряно-наземне середовище трапляється вкрай рідко (жуки-світляки).

Питання для самоконтролю:

1. Вода як середовище існування живих організмів.
2. Екологічні зони Світового океану.
3. Екологічні групи гідробіонтів.
4. Адаптації гідробіонтів до щільності води і кисневого режиму.
5. Пристосування гідробіонтів до сольового і температурного режимів.
6. Світловий режим та його вплив на розподіл гідробіонтів в водоймах.
7. Способи орієнтації тварин у водному середовищі.
8. Пристосування гідробіонтів до життя в пересихаючих водоймах.

Практична робота № 3

Тема: Структура біоценозів

Мета: Ознайомитися з видовою, просторовою та екологічною структурою біоценозу, навчитися визначати стан біоценозу на основі кількісних характеристик видів, що входять до його складу.

Обладнання: калькулятори, лінійки, таблиці, схеми, методичні рекомендації.

Завдання:

1. Ознайомтеся з особливостями видової структури біоценозів. Розгляньте та проаналізуйте видову структуру угруповання колембол у різні сезони року (рис. 4).

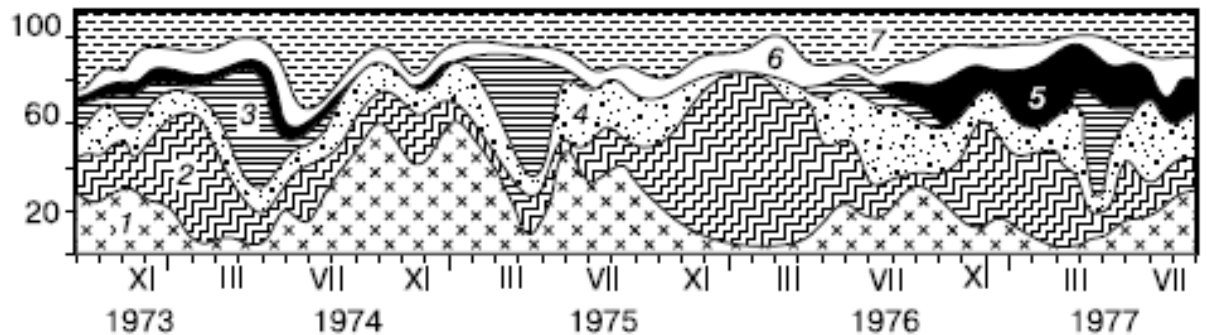


Рис. 4. Видова структура колембол (за Н. О. Кузнецовою, О. Б. Бабенко, 1985). Домінантні види: 1 – *Isotoma notabilis*, 2 – *Folsomia fimetarioides*, 3 – *Sphaeridia pumilis*, 4 – *Isotomiella minor*, 5 – *Friesea mirabilis*, 6 – *Onychiurus absoloni*; інші види: 7 – субдомінантні, нечисленні і рідкісні види (66 видів).

2. Встановіть ступінь домінування мешканців ґрунту для різних екологічних груп, якщо в його 1 м² виявлено 23689210021 клітин різних видів найпростіших, 1821299 коловертток, 3195573 тихходок, 23006992 нематод, 468325 кліщів, 57243 колембол, 5349 енхітреїд, 315 личинок комах, 56 дощових червів, 48 ківсяків, 2 кістянки, 12 червононогих молюсків та ходи крота.
3. Ознайомтеся з особливостями просторової структури біоценозів. Розгляньте запропоновані угруповання рослин та з'ясуйте зі скількох ярусів вони утворені (рис. 5, 6). У зошиті виділіть на цих рисунках окремі яруси та випишіть групи рослин, які входять до їх складу.

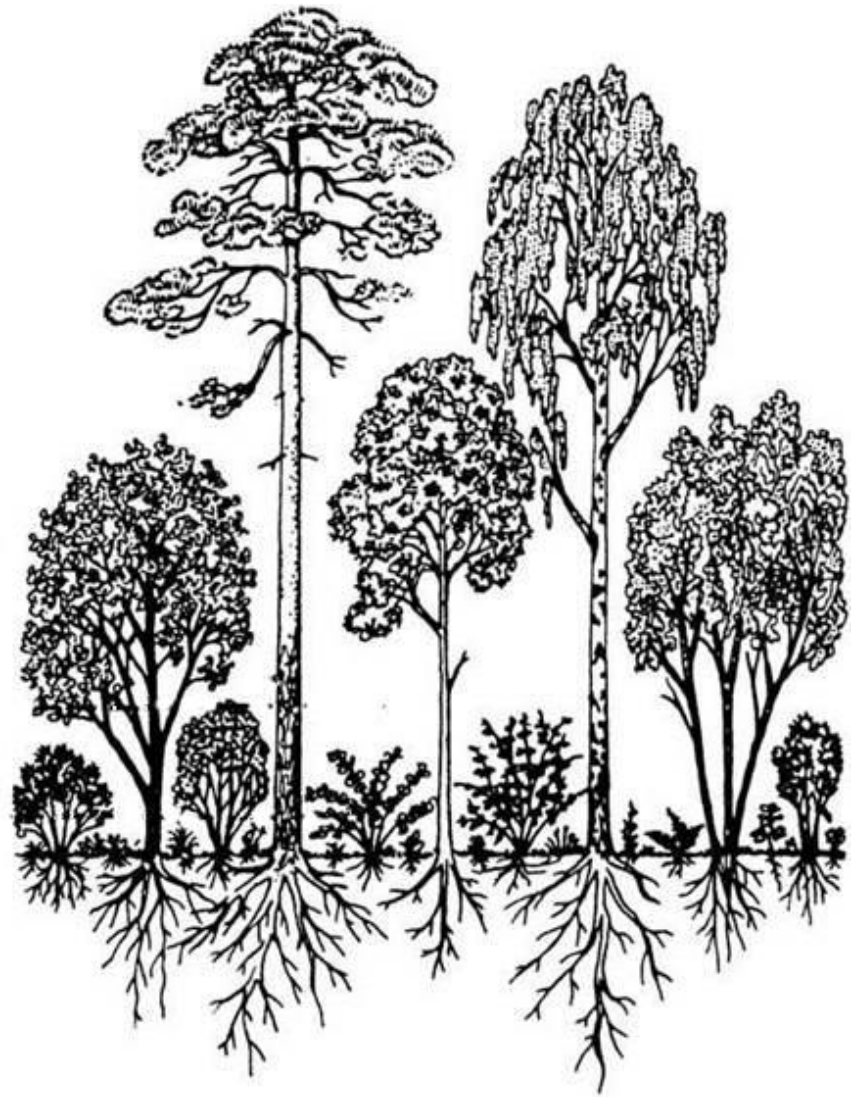


Рис. 5. Ярусність рослинності мішаного лісу помірної смуги.

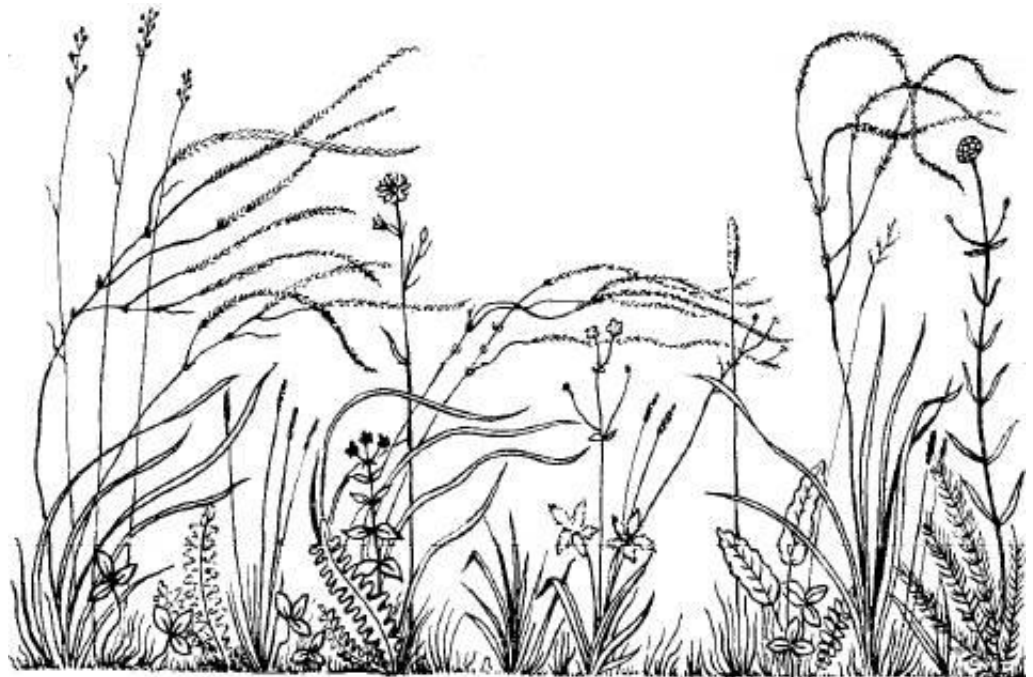


Рис. 6. Ярусність рослинності лучного степу.

4. Ознайомтеся з особливостями екологічної структури біоценозів. Наведіть приклади вікаруючих видів серед наземних і підземних ссавців.
5. Складіть три тестові завдання для учнів 11 класу до теми присвяченій вивченню біоценозів на основі матеріалу, що поданий у підручнику з біології.

Методичні рекомендації

1. Уважно розгляньте рисунок динаміки видової структури угруповання колембол протягом 5 років (рис. 4). По осі Х відкладено роки та місяці (позначені римськими цифрами), а по осі Y – відносну чисельність. Зверніть увагу, що відносна чисельність угруповання колембол становить 100 % протягом всього зазначеного проміжку часу незалежно від року та сезону, в той час як відносна чисельність окремих видів, які входять до його складу, суттєво відрізняється у різні періоди. Угруповання формують 72 види колембол, із яких переважна більшість (66) є субдомінантними, нечисленними і рідкісними. Шість видів складають ядро угруповання та належать до домінантних (їх відносна чисельність становить понад 60 %).

Проаналізуйте як змінюється кількісне співвідношення домінантних видів колембол в угрупованні залежно від пори року. З'ясуйте, які види активні протягом цілого року та яку відносну чисельність вони мають. Встановіть сезонне приурочення окремих видів.

2. Користуючись формулою визначте індекс домінування організмів, що належать до різних екологічних груп. Індекс домінування (ІД) – відношення кількості особин виду/групи до загальної кількості особин всіх видів/груп, виражений у відсотках:

$$ИД = \frac{k}{K} 100\%$$

де k – кількість особин виду/групи в пробі/угрупованні, K – загальна кількість усіх особин у пробі/угрупованні.

Зверніть увагу, що наведені у завданні групи організмів належать до різних екологічних груп педобіонтів виділених на основі їх розмірів – мікрофауни (найпростіші, коловертки, тихходки, нематоди), мезофауни (кліщі, колемболи), макрофауни (личинки комах, енхітреїди, дощові черви, багатоніжки) та мегафауни (молюски, ссавці). Відповідно індекс домінування необхідно підраховувати окремо для різних організмів у межах кожної екологічної групи.

3. Розгляньте вертикальну структуру двох запропонованих угруповань рослин – мішаного лісу помірної смуги (рис. 5) та лучного степу (рис. 6). Спробуйте встановити кількість ярусів рослинності в кожному із угруповань. Визначте межі окремих ярусів та нанесіть їх пунктирною лінією на рисунок. Зазначте ознаки, на основі яких відбувається виділення ярусності, та випишіть екологічні групи рослин, які формують той чи інший ярус.

4. Екологічна структура біоценозу характеризується певним співвідношенням екологічних груп організмів. Хоча чимало біоценозів сформовані однаковими екологічними групами організмів, проте їх видовий склад може суттєво відрізнятися. Вікаруючі види – це види, які виконують однакові функції (займають відповідні екологічні ніші) в подібних біоценозах. Користуючись інформаційними відомостями поданими нижче та лекційним матеріалом випишіть у зошит приклади явища наземного і підземного вікаріату серед ссавців.

5. Проаналізуйте календарно-тематичне планування з біології для учнів 11 класу. Знайдіть урок, який присвячений вивченню біоценозів. Складіть три тестові завдання до цієї теми на основі матеріалу, що поданий у підручнику «Біологія. 11 клас» за яким навчаються школярі.

Питання тестового завдання повинно бути чітко сформульованим і не надто об'ємним. Запропоновані на вибір варіанти відповідей (зазвичай 4–5) повинні бути лаконічними. Серед них один або декілька мають містити

правильну відповідь на поставлене питання. Нумерацію варіантів відповідей зазвичай подають арабськими цифрами і розміщують у вигляді колонки (кожен варіант із нового рядка).

Теоретичні відомості

Поняття про біоценоз

Будь-який організм живе в оточенні багатьох інших, вступає з ними в найрізноманітніші зв'язки як з негативними, так і позитивними для себе наслідками. Ці зв'язки – необхідна умова живлення та розмноження, можливість захисту, пом'якшення несприятливих умов середовища, а з іншого боку – це небезпека і часто навіть безпосередня загроза існуванню індивідуума. Сукупність усіх впливів, які здійснюють один на одного живі організми, називають біотичними факторами середовища.

Безпосереднє живе оточення організму складає його біоценотичне середовище. Угрупування видів, які спільно мешкають і пов'язані між собою різноманітними зв'язками, називають біоценозами. Пристосованість окремих членів біоценозу до спільного життя проявляються в певній подібності їх вимог до найважливіших абіотичних умов середовища і закономірних взаємовідносинах один з одним.

Термін «біоценоз» був запропонований у 1877 році німецьким гідробіологом К. Мебіусом, який вивчав місця мешкання устриць у Північному морі. Він встановив, що устриці можуть жити лише в певних умовах (глибина, течія, характер ґрунту, температура води, солоність і т. п.), і що разом із ними постійно мешкає група інших видів – молюски, риби, ракоподібні, голкошкірі, черви, кишковопорожнинні, губки та ін. Всі вони пов'язані між собою певними зв'язками і зазнають впливу навколишніх умов.

За Мебіусом, можливість видів тривало співіснувати один з одним в одному біоценозі є результатом природного відбору і склалася історично. Подальше вивчення закономірностей формування і розвитку біоценозів призвело до виникнення особливого розділу загальної екології – біоценології.

Масштаби біоценотичних угруповань організмів дуже різні, від угруповань подушок лишайників на стовбурах дерев або пеньків, що розкладається, до населення цілих ландшафтів: лісів, степів, пустель і т. п.

Термін «біоценоз» в сучасній екологічній літературі частіше вживають щодо населення територіальних ділянок, які на суші виділяють на основі відносно однорідної рослинності (зазвичай по межах рослинних асоціацій), наприклад біоценоз ялиника-кисличника, біоценоз суходільних лук, біоценоз ковилового степу тощо. У водному середовищі розрізняють біоценози, що відповідають екологічним одиницям частин водойм, н-д біоценози прибережних галькових, піщаних або мулистих ґрунтів, абісальних глибин, пелагічні біоценози великих круговоротів водних мас і т. п.

Відносно менших угруповань (населення стовбурів або листя дерев, мохових купин на болотах, нір, мурашників, пеньків, що розкладаються, і т. д.) використовують різноманітні терміни: «мікроугруповання», «біоценотичні угруповання», «біоценотичні комплекси» та ін.

Принципової різниці між біоценотичними угрупованнями різного рівня немає. Менші угруповання є відносно «автономними» складовими частинами більших, а ті, в свою чергу, є частинами ще більших угруповань. Так, все живе населення мохових і лишайникових подушок на стовбурі дерева – це частина більшого угруповання організмів, яке пов'язане з цим деревом і включає його підкорових і стовбурових мешканців, населення крони, ризосфери і т. п. У свою чергу, це угруповання – лише одна із складових частин лісового біоценозу. Останній входить у більш складні комплекси, що утворюють у кінцевому результаті весь живий покрив Землі. Таким чином, організація життя на біоценотичному рівні ієрархічна.

Будучи, як і організми, структурними одиницями живої природи, біоценози однак складаються і підтримують свою стійкість на основі інших принципів. Вони є системами так званого каркасного типу, без основних керуючих і координуючих центрів (як, наприклад, нервова або гуморальна

системи організмів), але також формуються на численних і складних внутрішніх зв'язках, мають закономірну структуру і певні межі стійкості.

Найважливішими особливостями систем, що належать до надорганізового рівня організації життя, за класифікацією німецького еколога В. Тішлера, є наступні:

1. Угрупування завжди виникають, складаються з готових частин (представників різних видів або цілих комплексів видів), наявних у навколишньому середовищі. Цим спосіб їх виникнення відрізняється від формування окремого організму, особини, яке відбувається шляхом поступового диференціювання зачатків.

2. Частини угрупування замінні. Один вид (або комплекс видів) може зайняти місце іншого з подібними екологічними вимогами без шкоди для всієї системи. Частини ж (органи) будь-якого організму унікальні.

3. Якщо в цілісному організмі підтримується постійна координація, узгодженість діяльності його органів, клітин і тканин, то надорганізова система існує в основному за рахунок врівноваження протилежно спрямованих сил. Потреби багатьох видів у біоценозі прямо протилежні. Наприклад, хижаки – антагоністи своїх жертв, але тим не менше вони існують разом, у межах одного угрупування.

4. Угрупування базуються на кількісній регуляції чисельності одних видів іншими.

5. Граничні розміри організму обмежені його внутрішньою спадковою програмою. Розміри надорганізових систем визначаються зовнішніми чинниками. Так, біоценоз сфагнового сосняку може займати невелику ділянку серед боліт, а може охоплювати значні території з відносно однорідними абіотичними умовами.

Видова структура біоценозу

Структура будь-якої системи – це закономірності в співвідношенні і зв'язках її частин. Структура біоценозу багатопланова, і при вивченні її виділяють різні аспекти.

Розрізняють поняття «видове багатство» і «видове різноманіття» біоценозів. Видове багатство – це загальна кількість видів угруповання, яка виражається списками представників різних груп організмів. Видове різноманіття – це показник, що відображає не лише якісний склад біоценозу, а й кількісні взаємовідносини видів.

Розрізняють бідні і багаті на види біоценози. У полярних арктичних пустелях і північних тундрах при крайньому дефіциті тепла, в безводних жарких пустелях, у водоймах, сильно забруднених стічними водами, – всюди, де один або відразу кілька факторів середовища далеко відхиляються від середнього оптимального для життя рівня, угруповання бідні на види, оскільки лише деякі з них можуть пристосуватися до таких крайніх умов. Невеликий видовий спектр і в тих біоценозах, які часто зазнають будь-яких катастрофічних впливів, наприклад щорічному затопленню при розливах річок або регулярному знищенню рослинного покриву при оранці, застосуванні гербіцидів та інших антропогенних впливів. І навпаки, скрізь, де умови абіотичного середовища наближаються до оптимальних для життя, виникають надзвичайно багаті на види угруповання як, наприклад, тропічні ліси, коралові рифи, долини річок в аридних районах і т. д.

Видовий склад біоценозів, крім того, залежить від тривалості їх існування, історії кожного біоценозу. Молоді угруповання і ті, що формуються, зазвичай складаються із меншої кількості видів, ніж давно сформовані, зрілі. Біоценози, створені людиною, називаються агроценозами (поля, сади, городи). Вони також бідні на види, порівняно з природними системами (лісові, степові, лучні). Одноманітність і видову бідність агроценозів людина підтримує спеціальною складною системою агротехнічних заходів (н-д, боротьба з бур'янами і шкідниками рослин).

Однак навіть самі бідні біоценози включають, принаймні, сотні видів організмів, що належать до різних систематичних і екологічних груп. У агроценоз пшеничного поля, крім пшениці, входять, хоча б у мінімальній кількості, різноманітні бур'яни, комахи-шкідники пшениці і хижаки, які

живляться фітофагами, мишоподібні гризуни, безхребетні – мешканці ґрунту і поверхні ґрунту, мікроскопічні організми ризосфери, патогенні грибки і багато інших.

До складу майже всіх наземних і більшості водних біоценозів входять мікроорганізми, рослини, тварини. Проте за певних умов формуються біоценози, в яких немає рослин (печери або водойми нижче фотичної зони), а в окремих випадках – складаються тільки з мікроорганізмів (анаеробне середовище на дні водойм, в гниючих мулах, сірководневих джерелах і т. п.).

Загальну кількість видів у біоценозі підрахувати досить складно через методичні труднощі обліку мікроскопічних організмів і неопрацьованість систематики багатьох груп. Проте зрозуміло, що багаті на види природні угруповання включають тисячі і навіть десятки тисяч видів, що об'єднуються складною системою різноманітних взаємозв'язків.

Складність видового складу угруповань в значній мірі залежить від різноманітності середовища існування. У тих місцях мешкання, де можуть знайти для себе умови різні за екологічними вимогами види, формуються багаті у флористичному і фауністичному відношеннях угруповання. Вплив різноманітності умов на різноманітність видів проявляється, наприклад, в так званому прикордонному ефекті. Загальновідомо, що на узліссях зазвичай пишніша і багатша рослинність, гніздиться більше видів птахів, трапляється більше видів комах, павуків і т. п., ніж в глибині лісу. Тут різноманітніші умови освітлення, вологості, температури. Чим сильніші відмінності двох сусідніх біотопів, тим різноманітніші умови на їх окраїнах і тим чіткіше виражений прикордонний ефект. Видове багатство значно зростає в місцях контакту лісових і трав'янистих, водних і наземних угруповань та ін. Прояв прикордонного ефекту властивий флорі і фауні проміжних смуг між природними зонами, що чітко контрастують (лісотундра, лісостеп).

Різноманітність середовища створюють як абіотичні фактори, так і самі живі організми. Кожен вид створює умови для укріплення в біоценозі і інших видів, пов'язаних із ним трофічними і топічними зв'язками. Наприклад,

ховрахи, освоюють нові поселення, можуть приваблювати сюди хижаків, для яких вони є звичайною здобиччю, а також принести близько 50 видів своїх паразитів і сотні видів нірних співмешканців. Для тварин додаткову різноманітність середовища створює рослинність. Чим сильніше вона розвинена і чим більше розчленована, тим різноманітніші мікрокліматичні умови в біоценозі і тим більше видів тварин у ньому може бути.

Крім кількості видів, що входять до складу біоценозу, для характеристики його видової структури важливе їх кількісне співвідношення. Якщо порівняти, наприклад, два гіпотетичні угруповання, кожне з яких складається із 100 особин п'яти видів, з біоценотичної точки зору, то вони можуть виявитися нерівноцінними. Угруповання, в якому 96 особин зі 100 належать до одного виду і по одній особині – до чотирьох інших, виглядає одноманітним, ніж те, в якому всі 5 видів представлені по 20 особин.

Чисельність тієї чи іншої групи організмів у біоценозах сильно залежить від їх розмірів. Чим менші особини видів, тим вища їх чисельність у біотопах. Так, наприклад, в ґрунтах велика кількість найпростіших обчислюється десятками мільярдів на м², нематод – декількома мільйонами, кліщів і колембол – десятками або сотнями тисяч, дощових черв'яків – десятками або сотнями особин. Чисельність ріючих хребетних – мишоподібних гризунів, кротів, землерийок розраховують вже не на квадратні метри, а на гектари площі.

Розмірність видів, що входять до складу природних біоценозів, різниться в величезних масштабах. Наприклад, кити більші за бактерій у 5 млн разів по довжині і в $3 \cdot 10^{20}$ – по об'єму. Навіть у межах окремих систематичних груп такі відмінності дуже великі: якщо порівняти, наприклад, гігантські дерева і дрібні трави в лісі, малих землерийок і великих ссавців – лося, бурого ведмеда і т. п. Різні за розміром групи організмів живуть у біоценозі в різних масштабах простору і часу. Наприклад, життєві цикли одноклітинних можуть протікати в межах години, а життєві цикли вищих рослин і тварин розтягнуті на десятки років. Життєвий простір такої

комахи, як галиця, може обмежуватися замкнутим галлом на одному листку рослини, тоді як більш великі комахи – бджоли збирають нектар в радіусі кілометра і більше.

Природно, що у всіх біоценозах чисельно переважають найдрібніші форми – бактерії та інші мікроорганізми. Тому при порівнянні видів із різних розмірних груп показник домінування за чисельністю не може відобразити особливості угруповання. Його розраховують не для біоценозу в цілому, а для його складових угруповань, у межах яких різницею в розмірах окремих форм можна знехтувати. Такі угруповання можуть бути виділені за різними ознаками: систематичними (птахи, комахи, злаки, складноцвіті), еколого-морфологічними (дерева, трави) або безпосередньо за розмірами (мікрофауна, мезофауна і макрофауна ґрунтів і т. п.).

Види однієї розмірної групи, що входять до складу одного біоценозу, суттєво відрізняються за чисельністю. Одні з них трапляються рідко, інші настільки часто, що визначають зовнішній вигляд біоценозу, наприклад ковила в ковиловому степу або кислиця в ялиннику-кисличнику. Види, що переважають за чисельністю, є домінантами. Наприклад, в ялинових лісах Європи серед дерев домінує ялина, в трав'яному покриві – кислиця і інші види, серед птахів – корольок, зорянка, вівчарик-ковалик, серед мишоподібних гризунів – руда і червоно-сіра полівки і т. д.

Домінанти панують в угрупованнях і складають «видове ядро» будь-якого біоценозу. Домінантні, або масові, види визначають його вигляд, підтримують головні зв'язки, в найбільшій мірі впливають на середовище існування. Зазвичай типові наземні біоценози називають за домінуючими видами рослин, наприклад, сосняк-чорничник. У кожному з них домінують і певні види тварин, грибів і мікроорганізмів.

Однак не всі домінантні види однаково впливають на біоценоз. Серед них виділяються ті, які своєю життєдіяльністю найбільшою мірою створюють середовище для всього угруповання і тому без яких існування більшості інших видів неможливе. Такі види називають едифікаторами.

Видалення виду-едифікатора з біоценозу зазвичай викликає зміну фізичного середовища, в першу чергу його мікроклімату. Основними едифікаторами наземних біоценозів є певні види рослин: в ялинових лісах – ялина, в соснових – сосна, в степах – деренові злаки (ковила, типчак та ін.). Однак у деяких випадках едифікаторами можуть бути і тварини. Н-д, на територіях, зайнятих колоніями бабаків, саме їх риуча діяльність визначає в основному і характер ландшафту, і мікроклімат, і умови зростання рослин. У морях типовими едифікаторами серед тварин є рифоутворюючі коралові поліпи.

Крім відносно невеликої кількості видів-домінантів, до складу біоценозу входить зазвичай багато нечисленних і навіть рідкісних форм, які є дуже важливими для його існування. Вони створюють видове багатство, збільшують різноманітність біоценотичних зв'язків і служать резервом для поповнення і заміщення доміантів, тобто надають біоценозу стійкості і забезпечують надійність його функціонування в різних умовах. Чим більше таких видів в угрупованні, тим вища ймовірність, що серед них знайдуться такі, що зможуть замінити доміантів при будь-яких змінах середовища.

Між чисельністю видів-домінантів і загальним видовим багатством угруповання існує певний зв'язок. Зі зменшенням кількості видів зазвичай різко підвищується чисельність окремих форм. У таких бідних угрупованнях слабшають біоценотичні зв'язки і деякі найбільш конкурентоспроможні види отримують можливість розмножуватися без перешкод.

Чим специфічніші умови середовища, тим бідніший видовий склад угруповання і тим вищою може бути чисельність окремих видів. Ця закономірність отримала назву правила А. Тінемана. У бідних на види біоценозах чисельність окремих видів може бути надзвичайно високою, наприклад спалахи масового розмноження лемінгів у тундрі або комах-шкідників в агроценозах. Подібну закономірність можна простежити в різних за величиною угрупованнях. У буртах свіжого кінського гною майже анаеробні умови, багато аміаку та інших токсичних газів, висока температура за рахунок діяльності мікроорганізмів, тобто виникають специфічні умови,

що суттєво відхиляються від оптимальних для життя різних тварин. У таких буртах видовий склад безхребетних спочатку вкрай бідний. Розвиваються личинки мух-дрозофіл, і розмножуються деякі види нематод-сапрофагів і хижих гамазових кліщів. Однак всі ці види надзвичайно численні, рідкісних форм майже немає. Такі угруповання нестійкі і відрізняються різкими коливаннями великої кількості окремих видів. У міру розкладання гною і пом'якшення умов середовища, видове різноманіття безхребетних зростає, однак помітно знижується відносна і абсолютна чисельність масових форм.

У багатих біоценозах практично всі види нечисленні. У тропічних лісах рідко можна знайти поряд кілька дерев одного виду. У таких угрупованнях не відбувається спалахів масового розмноження окремих видів, біоценози відрізняються високою стійкістю.

Кількісні характеристики виду в біоценозі. Для оцінки ролі окремого виду в видовій структурі біоценозу використовують різні показники, засновані на кількісному обліку. Чисельність виду – це кількість особин даного виду на одиницю площі або об'єму займаного простору, наприклад кількість дрібних ракоподібних в 1 дм³ води у водоймі або кількість птахів, що гніздяться на 1 км² степової ділянки, і т. д. Іноді для підрахунку чисельності виду замість кількості особин використовують значення їх загальної маси. Для рослин враховують також проектну чисельність, або покриття площі. Частота трапляння характеризує рівномірність або нерівномірність розподілу виду в біоценозі. Вона підраховується як процентне відношення кількості проб або облікових майданчиків, де трапляється вид, до загальної кількості таких проб або майданчиків. Чисельність і трапляння виду не є прямо залежними. Вид може бути численним, але траплятися рідко, або нечисленним, але траплятися досить часто. Ступінь домінування – показник, що відображає відношення кількості особин виду до загальної кількості особин всіх видів угруповання. Так, наприклад, якщо з 200 птахів, зареєстрованих на певній території, 80

становлять зяблики, ступінь домінування цього виду серед пташиного населення складає 40 %.

Просторова структура біоценозу

Та ділянка абіотичного середовища, яку займає біоценоз, називають біотопом, тобто біотоп – це місце проживання біоценозу. Просторова структура наземного біоценозу визначається перш за все складом його рослинності – фітоценозу, розподілом наземної і підземної маси рослин.

При спільному зростанні різних за висотою рослин фітоценоз часто має чітко вираженої ярусності: асиміляційні наземні органи рослин і підземні їх частини розташовуються в кілька шарів, по-різному використовуючи і змінюючи середовище. Ярусність особливо добре помітна в лісах помірного поясу. Наприклад, в ялинових лісах чітко виділяються деревний, трав'янисто-чагарниковий і моховий яруси. П'ять чи шість ярусів можна виділити і в широколистяних лісах: перший, або верхній, ярус утворений найвищими деревами (дуб звичайний, липа серцелиста, клен платановий, в'яз гладкий та ін.); другий – низькі дерева (горобина звичайна, дикі яблуня і груша, черемха, верба козяча та ін.); третій ярус складає підлісок, утворений чагарниками (ліщина звичайна, крушина ламка, жимолость лісова, бересклет європейський та ін.); четвертий ярус представлений високими травами (борці, бор розлогий, чистець лісовий та ін.); п'ятий ярус складається з невисоких трав (снить звичайна, осока волосиста, пролісник багаторічний та ін.); у шостий ярус формують низькорослі трави, такі, як копитняк європейський. Підріст дерев і чагарників може бути різного віку і висоти та не утворює ярусів. Найбільше ярусів виражено у дощових тропічних лісах, а найменше – у штучних лісових насадженнях.

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

Ярусність дозволяє рослинам краще використовувати світловий потік: під покривом високих рослин можуть існувати тіневитривалі рослини, аж до тінелюбних, які вловлюють навіть слабке сонячне світло.

Ярусність виражена і в трав'янистих угрупованнях (луках, степах, саванах), але не завжди досить чітко. Крім того, в них зазвичай виділяють менше ярусів, ніж у лісах. Проте, навіть в деяких лісах іноді є лише два чітко виражених яруси, наприклад в сфагновому сосняку (деревний – утворений сосною, і пригрунтовий – з лишайників).

Яруси виділяють за основною масою асиміляційних органів рослин, що впливають на середовище. Яруси рослинності можуть бути різної протяжності: деревний ярус, наприклад, потужністю в кілька метрів, а моховий покрив – всього кілька сантиметрів. Кожен ярус по-своєму бере участь у створенні фітоклімату і пристосований до певного комплексу умов. Наприклад, у ялиновому лісі рослини травянисто-чагарникового ярусу (кислиця звичайна, майник дволистий, чорниця звичайна та ін.) знаходяться в умовах ослабленого освітлення, вирівняних температур (більш низьких вдень і більш високих вночі), слабкого вітру, підвищеної вологості і вмісту CO₂.

Підземна ярусність фітоценозів пов'язана з різною глибиною вкорінення рослин, що входять до їх складу, з розміщенням активної частини кореневих систем. У лісах часто виділяють кілька (до 6) підземних ярусів.

Тварини також переважно приурочені до того чи іншого ярусу рослинності. Деякі з них взагалі не покидають певного ярусу. Серед птахів є види, що гніздяться тільки на землі (курині, тетерукові, вівсянки та ін.), інші – в чагарниковому ярусі (співочі дрозди, снігурі, славки) або в кронах дерев (зяблики, корольки, щиглики, великі хижакі та ін.).

Розчленованість у горизонтальному напрямку – мозаїчність – властива практично всім фітоценозам, тому в їх межах виділяють структурні одиниці, які отримали різні назви: мікроугруповання, мікроценози, мікрофітоценози, парцели і т. д. Ці мікроугруповання відрізняються за видовим складом, кількісним співвідношенням видів, зімкнутістю, продуктивністю тощо.

Мозаїчність зумовлена низкою причин: неоднорідністю мікрорельєфу, ґрунтів, середовищеутворюючим впливом рослин і їх біологічними особливостями. Вона може виникнути в результаті діяльності тварин

(утворення викидів ґрунту і їх подальше заростання, утворення мурашників, витоптування і виїдання травостою копитними тощо) або людини (вибіркова вирубка, підпали), внаслідок повалення деревостою під час ураганів і т. д.

Фітогенне поле – це та ділянка простору, на яку впливає окрема рослина, затінюючи її, вилучаючи мінеральні солі, змінюючи температуру і розподіл вологи, поставляючи опад і продукти обміну і т. п. Зміни середовища під впливом життєдіяльності окремих видів рослин створюють так звану фітогенну мозаїчність. Вона добре виражена, наприклад, у мішаних хвойно-широколистяних лісах. Ялина сильніше, ніж листяні породи, затінює поверхню ґрунту, затримує кронами більше дощової вологи і снігу, хвоя ялини розкладається повільніше, сприяє опідзоленню ґрунту. В результаті цього в ялиново-широколистяних лісах під широколистяними породами добре ростуть неморальні трави, а під ялиною – типові бореальні види.

Мозаїчність, як і ярусність, динамічна: відбувається зміна одних мікроугруповань іншими, збільшення або зменшення їх розмірів.

Екологічна структура біоценозу

Різні типи біоценозів характеризуються певним співвідношенням екологічних груп організмів, яке відображає екологічну структуру угруповання. Біоценози з подібною екологічною структурою можуть мати різний видовий склад.

Види, які виконують одні і ті ж функції в подібних біоценозах, називають вікаруючими (заміщуючими). Явище екологічного вікаріату широко поширене в природі. Наприклад, подібну роль відіграють куниця в європейській і соболь в азійській тайзі; бізони в преріях Північної Америки, антилопи в саванах Африки, дикі коні і кулани в степах Азії. Екологічна структура біоценозів, які формуються в певних кліматичних і ландшафтних умовах, строго закономірна. Так, наприклад, у біоценозах різних природних зон закономірно змінюється співвідношення фітофагів і сапрофагів. У степових, напівпустельних і пустельних районах тварини-фітофаги переважають над сапрофагами, у лісових угрупованнях помірного поясу,

навпаки, сильніше розвинені сапрофаги. Основний тип живлення тварин у глибинах океану – хижацтво, тоді як в освітленій, поверхневій зоні пелагіалі багато фільтраторів, які споживають фітопланктон, або видів зі змішаним типом живлення. Трофічна структура таких угруповань різна.

Екологічну структуру угруповань відображає також співвідношення таких груп організмів, як гігрофіти, мезофіти і ксерофіти серед рослин або гігрофіли, мезофіли і ксерофіли серед тварин, а також спектри життєвих форм. Відомо, що в сухих посушливих умовах рослинність характеризується переважанням склерофітів і сукулентів, а в сильно зволжених біотопах багатшими у видовому відношенні є гігро- і навіть гідрофіти.

Такий підхід до оцінки біоценозів, при якому використовуються загальні характеристики його екологічної, видовий і просторової структури, екологи називають макроскопічними.

Мікроскопічний підхід – це розшифровка зв'язків кожного окремого виду в угрупованні, докладне вивчення найдрібніших деталей його екології.

Ценотичні стратегії видів

У фітоценології розроблені класифікації рослин за їх здатністю до спільного зростання і ценотичної значимості. Загальні положення цих класифікацій можна застосовувати і до тварин, так як вони характеризують свого роду стратегії видів, що визначають їх місце в біоценозах. Найчастіше використовується система Л. Г. Раменського і Д. Грайма.

Групи рослин, які займають подібне положення в фітоценозах, називають фітоценотипами. Л. Г. Раменський запропонував розрізняти серед рослин, які зростають спільно, три типи – віоленти, патієнти і експлеренти. Він охарактеризував їх відповідно як силовиків, пристосуванців і наповнювачів, прирівнюючи їх до левів, верблюдів і шакалів. Віоленти мають високу конкурентну здатність у даних умовах: «активно розвиваючись, вони захоплюють територію і утримують її за собою, пригнічуючи суперників енергією життєдіяльності і повнотою використовуючи ресурси середовища». Патієнти «в боротьбі за існування

беруть не енергією життєдіяльності і росту, а своєю витривалістю до вкрай суворих постійних або тимчасових умов». Вони задовольняються тими ресурсами, які залишаються від віолентів. Експлеренти «мають дуже низьку конкурентну здатність, проте вони здатні дуже швидко захоплювати звільнені території, заповнюючи проміжки між сильними рослинами, але так само легко вони витісняються останніми».

Більш докладні класифікації виділяють і інші, проміжні типи. Зокрема, можна виділити ще групу піонерних видів, які швидко займають нові території, на яких ще не було ніякої рослинності. Піонерні види частково мають властивості експлерентів – низьку конкурентну здатність, але, як і пацієнти, мають високу витривалістю до фізичних умов середовища.

У 70-ті роки минулого століття, через 40 років після Л. Г. Раменського, виділення тих же трьох фітоценотипів повторив незнайомий із його класифікацією ботанік Д. Грайм, позначивши їх іншими термінами: конкуренти, толеранти і рудерали.

Класифікацію ценотичних стратегій Раменського-Грайма вважають загальноекологічною.

Питання для самоконтролю:

1. Поняття про біоценоз.
2. Основні риси систем надорганізмового рівня організації життя за В. Тішлером.
3. Видове багатство і видове різноманіття біоценозів.
4. Чисельність та розмірність видів у біоценозах.
5. Кількісні характеристики виду в біоценозі.
6. Ярусність біоценозів.
7. Мозаїчність біоценозів.
8. Екологічна структура біоценозів.
9. Ценотичні стратегії видів в біоценозах.

Рекомендована література

1. Білявський Г. О. Основи екології : Підручник / Г. О. Білявський, Р. С. Фурдуй, І. Ю. Костіков. – 3-тє вид. – К. : Либідь, 2006. – 408 с.
2. Добровольський В. В. Основи теорії екологічних систем : Навчальний посібник / В. В. Добровольський. – К. : ВД «Професіонал», 2006. – 272 с.
3. Екологія : Підручник для студентів ВНЗ / Ю. П. Бобильов [та ін.]; за ред. О. Є. Пахомова. – Х. : Фоліо, 2014. – 665 с.
4. Запольський А. К. Основи екології : Підручник/ А. К. Запольський, А. І. Салюк; За ред. К. М. Ситника. – К. : Вища школа, 2001. – 358 с.
5. Злобін Ю. А. Загальна екологія : Навчальний посібник / Ю. А. Злобін, Н. В. Кочубей. – Суми : Університетська книга, 2003. – 416 с.
6. Кучерявий. В. П. Екологія : Підручник / В. П. Кучерявий. – 2-ге вид. – Львів : Світ, 2001. – 480 с.
7. Сухарев С. М. Основи екології та охорони довкілля : Навчальний посібник / С. М. Сухарев, С. Ю. Чундак, О. Ю. Сухарева. – К. : Центр навчальної літератури, 2006. – 394 с.
8. Чернова Н. И. Общая экология /Н. И. Чернова, А. М. Былова. – М. : Дрофа, 2004. – 416 с.