

ТЕМА 3. СИНЕКОЛОГІЯ – ЕКОЛОГІЯ УГРУПОВАНЬ.

План:

1. Загальна характеристика біоценозу.
2. Структура біоценозу
3. Умови утворення біоценозу
4. Поняття про екологічну нішу.
5. Динаміка біоценозу. Типи сукцесій.
6. Індикативне значення організмів.

1. Загальна характеристика біоценозу.

Популяції різноманітних видів живих організмів, що заселяють спільні місця проживання вступають у певні взаємовідносини, тому що змушені користуватися спільним життєвим простором і поживними ресурсами. Оскільки стійкі взаємовідносини можливі лише між популяціями видів, а стабільний характер таких відносин являє собою результат адаптацій, то після тривалого спільного існування формуються багатовидові угруповання - біоценози.

Біоценоз – це сукупність рослин, тварин, грибів і мікроорганізмів, що спільно населяють ділянку земної поверхні й характеризуються визначеними відносинами між собою і з сукупністю абіотичних факторів.

Вперше термін *біоценоз* запропонував німецький вчений К.Мьобіус у 1877 році. На основі проведених досліджень (устриць в банках) К.Мьобіус дав йому таке визначення: *біоценоз – це об'єднання живих організмів, яке середовища, в якому організми взаємозалежні і зберігаються завдяки постійному розмноженню в певній місцевості.*

Якщо хоча б одна із умов відхилилась на певний час від середньої величини, то змінився б увесь біоценоз. Зміна умов середовища може бути зумовлена і господарською діяльністю людини. Внаслідок того, що вивчення всіх груп видів біоценозу неможливе, вивчають певні групи видів які є віддзеркаленням впливу умов місцевості на угруповання. В біоценозі види взаємопов'язані, що відрізняє його від скупчення і згуртування особин.

Р.Даждо відмітив, що хибність твердження К.Мьобіуса полягає в тому, що він вважає біоценоз як угруповання, що перебуває у стабільній рівновазі та стійке в часі. Крім того, уявлення про те, що біоценоз є місцем розмноження особин являється застарілим.

Сучасні уявлення про біоценоз характеризують його як стійку систему, яка складається із популяцій всіх екологічних груп організмів, що складалась історично в межах певної території. Хоча тривалість життя представників різних екологічних груп організмів є різною, при своїй взаємодії вони утворюють стійку систему, що має відносно сталі параметри у часі.

М.Ф.Реймерс (1994) зазначив: «...*Біоценоз* в класичному розумінні - системно-функціональна сукупність продуцентів, консументів і редуцентів, тобто екологічно багатокomпонентне утворення...».

2. Структура біоценозу.

В англomовній літературі як синонім терміну «біоценоз» часто використовують термін «угруповання». У сучасній екології біоценозом (угрупованням) називають групу організмів різних видів, що співіснують на одній і тій же ділянці території та взаємодіють між собою за допомогою трофічних або просторових зв'язків.

Серед структур біоценозу звичайно виділяють такі:

- а) *видову*, що розкриває видове різноманіття живих організмів;
- б) *трофічну*, що демонструє характер харчових взаємин між організмами біоценозу;
- в) *просторову*, що показує територіальне розміщення рослин, тварин та мікроорганізмів.

Видовий склад біоценозу може бути досить різноманітним. Але його формування відповідає одному загальному правилу у природному біоценозі обов'язково мають бути *продуценти, консументи та редуценти*. Без такого поєднання організмів із різним типом живлення будь-який біоценоз виявився б нестійким ефемерним утворенням. Біоценози є закономірними формуваннями та характеризуються цілком визначеним видовим складом організмів. Залежно від систематичної належності організмів біоценози поділяються на:

- а) *фітоценози*, утворені рослинами;
- б) *зооценози*, які є сукупністю всіх тварин екосистеми;
- в) *мікробоценози*, що сформовані мікроорганізмами, які населяють підземну частину екосистеми.

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

– добір видів у біоценоз будь-якої екосистеми здійснюється на основі спільності їхніх екологічних вимог щодо середовища. Природно, що на перезволожених ґрунтах будуть оселятися вологолюбні рослини та тварини, а на південних відкритих схилах основу біоценозів будуть складати ксерофітні рослини та теплолюбні тварини. Ресурси та умови існування в цьому випадку виступають як механізм добору видів до біоценозу;

– наявність коадаптацій рослин та тварин до спільного життя. Співіснування видів в одному ценозі є результатом того, що один вид потрібний іншому настільки, що без нього не може існувати. Приклади такої взаємної прив'язаності організмів один до одного численні. Фітофаги не можуть існувати без відповідних кормових рослин, рослини, запилювані комахами, не можуть розмножуватися в екосистемі, де немає потрібних для їх запилення комах. Обидва механізми біоценогенезу працюють одночасно та паралельно, це й призводить до того, що в кінцевому підсумку в кожному біоценозі набір видів рослин та тварин не випадковий, а закономірний.

Форми зв'язків між організмами в біоценозах досить різноманітні. В.М. Беклемішев (1951) вважав основними ценозоутворюючими зв'язками такі:

1. Топічні зв'язки - виникають за рахунок того, що один організм змінює середовище в бік, сприятливий для інших організмів. Наприклад, сфагнові мохи

підкислюють ґрунтовий розчин і створюють сприятливі умови для заселення цих боліт росичкою, журавлиною та іншими рослинами, які характерні для боліт Українського Полісся.

2. Трофічні зв'язки – полягають у тому, що особини одного виду використовують інший вид, продукти його життєдіяльності або мертві залишки як джерело їжі. Наприклад, тільки на основі трофічних зв'язків лелеки належать до складу водно-болотних ценозів, а лосі населяють в основному осикові ліси.

3. Фабричні зв'язки – зв'язки, при яких особини одного виду використовують особин іншого виду чи їхні частини тіла для побудови необхідних їм гнізд або схованок. Таким є, наприклад, характер зв'язку лісових птахів з лісовими ценозами, що надають їм дупла або гілки для спорудження гнізд.

4. Форичні зв'язки – зв'язки, що забезпечують перенесення особин одного виду особинами іншого виду. Розселення та проростання багатьох рослин із соковитими плодами залежить від присутності тварин, які забезпечують перенесення їхнього насіння.

Тривалість існування біоценозу відповідає тривалості життя екосистеми, частиною якої він є. У природі спостерігаються як тривалі біоценози, так і короткочасні. Біоценоз, наприклад, дубового лісу може існувати протягом багатьох століть, а біоценоз пшеничного поля - лише один вегетаційний період від висіву пшениці до її збирання та переорювання поля. На тварині, що загинула, біоценози різних груп трупоїдів та детритофагів будуть змінювати одне одного протягом кількох днів.

Просторова структура. У біоценозах виділяється досить багато різних внутрішньоценотичних угруповань. Елементарні угруповання виникають на основі окремих вищих рослин.

Як більш чітко виражені структурні підрозділи у фітоценозах виділяють *яруси*. *Ярус* - це елемент системи вертикального розчленування рослин залежно від їх висоти. Майже в кожному лісі можна виділити, наприклад, яруси дерев, кущів, трав та надґрунтових мохів. Спостерігається й підземна ярусність, що проявляється в розташуванні коренів рослин у різних ґрунтових горизонтах. У біоценозах із кожним ярусом пов'язане своє тваринне та мікробне населення. Яруси можуть бути стійкими у часі, як, наприклад, ярус дуба в дубовому лісі, або тимчасовими й існувати лише в певний сезон року або проявлятися лише в окремі роки.

Виділяють також так звані *синузії* як структурні частини фітоценозу. *Синузія* – це структурна частина фітоценозу, що охоплює ту чи іншу частину рослин угруповання й відрізняється за морфологічною організацією та функціонуванням. *Т. Гаме* (1918, 1939), автор поняття «синузія», визначав їх як сукупність видів або особин, що висувають однакові вимоги щодо умов існування. Сучасні спеціалісти (*П. Річардс*, 1961) розглядають синузії як групу рослин близьких життєвих форм, екологічно однорідних, які відіграють однакову роль в угрупованні. Кожний чітко окреслений ярус виступає як окрема синузія.

Існують структурні одиниці біоценозів, які виділяються з урахуванням усього живого населення. Однією з таких структурних одиниць є *консорція*. Кожна *консорція* включає в себе продуценти, консументи та редуценти й виділяється за спільністю просторового розміщення та трофічних зв'язків. Наприклад, окреме старе дерево в лісі може розглядатися як консорція, оскільки з ним пов'язані певні види трав, що ростуть під деревом, специфічне населення тварин, паразити та мікроорганізми. Для кожної консорції характерна наявність центрального ядра – це звичайно одна чи кілька особин автотрофної рослини та консортів, що концентрично розташовуються навколо цього ядра.

При біоценотичному підході як структурні одиниці біоценозу виділяють парцели, що відрізняються між собою рослинним та тваринним населенням. У межах кожної парцели утворюється своєрідний матеріально-енергетичний обмін.

У зооценозах спеціалісти нерідко виділяють *деми* як невеликі групи тварин одного виду, які відносно ізольовані від інших організмів даного виду і мають велику генетичну схожість. Ці взаємовпливи забезпечують цілісність усєї живої матерії, цілісність кожного біоценозу.

Трофічна структура. Завдяки харчовим взаємовідносинам у біоценозах здійснюється трансформація біогенних речовин і енергії та розподілення їх між популяціями. Шляхи, за якими здійснюється постійний потік речовин і енергії називаються *ланцюгами живлення*. Таким чином, харчовий ланцюг представлений рядом живих організмів, у якому одні організми поїдають попередників по ланцюгу і в свою чергу поїдаються тими, хто слідує за ними.

Термін «ланцюги живлення» був запропонований Ч. Елтоном. Кожний ланцюг живлення складається з декількох ланок. Але, звичайно, ланцюг включає три основні ланки.

Першу ланку утворюють продуценти. Це автотрофні зелені рослини, які в процесі фотосинтезу утворюють органічну речовину. Друга ланка представлена консументами – гетеротрофними організмами, що живляться рослинами чи іншими гетеротрофами. Розрізняють консументи першого порядку – фітофаги; другого порядку – тварини, які харчуються фітофагами (хижі звірі); третього порядку – хижаки, що живляться іншими тваринами і т.д. Третя ланка – це редуценти – руйнівники органічної речовини. До них відносяться мікроорганізми, гриби і організми, які живляться мертвою органічною речовиною і мінералізують її до простих органічних речовин.

Харчовий ланцюг складається в середньому з 4–6 ланок. Однак, такі ланцюги в чистому вигляді в природі звичайно не зустрічаються, оскільки одні й ті ж види організмів можуть одночасно бути в різних ланках.

Серед харчових ланок, що починаються з живих автотрофних рослин можна виділити ланцюги хижаків і ланцюги паразитів. Харчові ланцюги хижаків ідуть від продуцентів до травоядних, що поїдаються дрібними хижаками; останні в свою чергу поїдаються більш великими хижаками. У міру пересування по ланцюгу живлення, як правило, тварини все більше збільшуються в розмірах і зменшуються чисельно.

Наприклад: *сосна звичайна – попелиця – сонечко – павуки – комахоїдні птахи – хижі птахи.*

Харчові ланцюги паразитів на відміну від ланцюгів хижаків ведуть до організмів, які все більше зменшуються у розмірах і збільшуються чисельно: *трава – травоїдні ссавці – блохи – джгутикові.*

Ч. Елтон встановив, що *кількість особин, що утворюють послідовний ланцюг, невпинно зменшується.* Це твердження неодноразово перевірялося і підтвердилось. Сьогодні цей висновок відомий як «*піраміда Елтона*», оскільки співвідношення чисельності організмів, їх біомас або зв'язаної в біомасі енергії звичайно зображують у формі *екологічних пірамід.*

Отже, існує три типи пірамід: піраміда чисел, піраміда біомаси та піраміда енергії.

Трофічні ланцюги.

I. Продуценти (автотрофні організми) – у процесі фотосинтезу та хемосинтезу трансформують світлову енергію в потенціальну енергію хімічних зв'язків, що зосереджується в органічних сполуках (вуглеводах, білках, жирах). Вони дають початок трофічним ланцюгам, тобто підпорядкованим рядам організмів: у такому ряді одні організми є поживою для інших, а їх у свою чергу поїдають треті.

II. Наведені матеріали показують, що між живими організмами екосистем існують зв'язки, які немов цементують досить різні організми в єдину систему. Це харчові зв'язки або трофічні. В екосистемах зв'язок «їжа – споживач» охоплює всі живі організми, що призводить до виникнення трофічних ланцюгів, або ланцюгів живлення.

До кожного конкретного трофічного ланцюга звичайно входить 5–6 видів організмів, або груп організмів із різним або однаковим типом живлення. В окремих біомах трофічні ланцюги можуть бути вкорочені.

Продуктивність угруповання – це похідна продукції екосистеми, що може бути використана людиною при наявній системі її експлуатації.

У водних екосистемах ланцюги живлення, як правило, довші ніж на суші.

Приклади ланцюгів живлення:

У воді: фітопланктон - зоопланктон - дрібна риба - хижі риби - людина.

На суші: дерево - гусениці - синиці - яструб.

I трофічний рівень – автотрофні організми.

II трофічний рівень – травоїдні тварини (фітофаги), а також тварини - паразити (зоопланктон).

III трофічний рівень – плотоїдні тварини - зоофаги, що поїдають рослиноїдних тварин. Це хижаки першого порядку (птахи, паразити зоофагів).

IV трофічний рівень – більші плотоїдні тварини - хижаки другого порядку, а також тварини, які паразитують на хижаках першого порядку.

V трофічний рівень – споживачі мертвої органічної речовини і продуктів життєдіяльності (деструктори, редуценти).

Ланцюги живлення за типом поділяють на:

Пасовищні природні ланцюги.

Мають таку послідовність живих організмів:

автотрофні зелені рослини —> консументи - фітофаги —> консументи - хижаки.

Ланки консументів багатоскладові (I - го, II - го, III - го та інших порядків).

Детритні трофічні ланцюги.

Продукція автотрофних рослин або консументів прямо в їжу не використовується. Жива речовина спочатку відмирає та надходить до поверхні ґрунту чи на дно водойм. Утворюється мертвий органічний матеріал - *детрит*:

- рослинний опад;
- фекалії;
- трупи тварин;
- продукти життєдіяльності, що виділяються в навколишнє середовище.

Це стає їжею для різних груп організмів:

- рослиноїдні тварини;
- гриби;
- мікроорганізми.

Живі організми в детритних ланцюгах, на відміну від пасовищних, повністю залежать від кількості та якості детриту.

3. Умови утворення біоценозу.

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

– **має характерний видовий склад.** Існує дві характерні групи видів:

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

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

– **має необхідний набір видів.** Біоценоз є системою, в межах якої реалізується кругообіг матерії й енергії, який здійснюється між компонентами біоценозу й середовища. Тому біоценозом може називатися лише така система, яка містить усі елементи, необхідні для реалізації кругообігу матерії. Першочерговим джерелом такого кругообігу є автотрофи, або продуценти.

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

– **має свою територію та межі.** Простір, на якому функціонує окремий біоценоз, вирізняється однорідністю й особливістю умов біотопу. Малі біоценози можуть існувати на декількох метрах квадратних (джерело з його особливим тваринним і рослинним світом), тоді як діброви, наприклад, простяглися на сотні квадратних кілометрів зі сходу до заходу України.

Головним у визначенні межі біоценозу є повночленність та реалізація кругообігу матерії.

Розрізняють два **основні типи біоценозів**: насичений (природний) і ненасичений (антропогенний). Хоча за визначенням вони містять представників всіх екологічних груп організмів, які відрізняються між собою біорізноманіттям.

Біоценоз насичений - це біоценоз з повним, максимальним, за даних умов, набором видів рослин, тварин та мікроорганізмів, в якому немає місця для мігрантів, наприклад, екваторіальні ліси, широколисті ліси помірної зони, тощо. Біоценоз насичений характеризується високим ступенем стійкості.

Біоценоз ненасичений - це біоценоз із збідненим набором популяцій видів, в який, як правило, можуть безперешкодно проникати чужі організми. Ненасиченість характерна для агроценозів, які є вразливими для шкідників і бур'янів. Ненасичені біоценози є вразливими до зовнішніх впливів. Без участі людини, ненасичені біоценози не можуть довго існувати.

Слід зазначити, що біоценози пустель відносять до насичених біоценозів, незважаючи на відносно невелику чисельність окремих видів. За умов пустелі більшого біорізноманіття досягти неможливо.

4. Поняття про екологічну нішу.

Термін «екологічна ніша» запропонував Ж. Гріннел (1917) для оцінки екологічної амплітуди декількох факторів, за якими конкурували американські пересмішники, тобто просторової функціональної оцінки розміщення видів, їх стації, оселища. Ч. Ельтон (1927) на основі уточнення цього поняття сформулював проблему вивчення структури угруповань, встановив співвідношення між зміною чисельності організмів (піраміда чисел) на різних трофічних рівнях, характер коливання чисельності популяцій. Тобто поняття «еконіша» фактично визначається поведінкою виду та місцем у біотичному середовищі існування, включаючи взаємовідносини з іншими видами.

Сукупність усіх екологічних факторів і ресурсів середовища, в межах якого може існувати вид у природі, називають *екологічною нішею*. В той же час, екологічна ніша не обмежується життєвим простором. За Ю.Одумом, *екологічна ніша* – це не тільки фізичний простір, який займає певний вид організмів, але і його функціональна роль в спільноті, тобто його трофічне положення, і його місце відносно градієнтів зовнішніх факторів – температури, вологості тощо.

Для характеристики екологічної ніші використовують два основні параметри: ширину ніші та перекриття ніші з сусідніми. На розміри і динаміку екологічної ніші впливають спеціалізація виду за харчуванням, використанням простору, періоду активності тощо. *Співвідношення екологічних ніш А і В (за Е.Піанкою) може бути таким:*

I – екологічні ніші цілком накладаються (лисиця і вовк полюють на птахів і дрібних звірів);

II – частково збігаються (сови і яструби полюють на гризунів і малих пташок,

але сова вночі, а орел удень);

III – дотикаються (слони харчуються високою травою, антилопи - низькою, а буйволи - молодими пагонами);

IV – цілком розділені (рослини і хижаки).

В одному й тому ж місці існування може бути кілька екологічних ніш, наприклад, ліс, озеро. При вивченні та характеристиці екологічної ніші враховують ряд правил:

Правило обов'язковості заповнення екологічної ніші. Пуста екологічна ніша завжди буває природно заповненою.

Принцип винятку Г.Ф.Гаузе (теорема Гаузе) або правило конкурентного виключення. Два види не можуть існувати в одній і тій же місцевості, якщо їх екологічні потреби ідентичні, тобто вони «займають одну і ту ж екологічну нішу».

Ці правила мають велике значення для вивчення поведінки організмів і пояснення деяких закономірностей, зокрема міжвидової конкуренції, територіальності поведінки тощо.

Отже, місцезростання – це адреса мешкання виду, а екологічна ніша – це система занять в тій системі видів, до якої він належить. Іншими словами, знання екологічної ніші дає можливість відповісти на питання як, де і чим живиться вид, чиєю здобиччю є сам, яким чином і де він відпочиває і розмножується, які для нього необхідні умови середовища (температура, вологість і т.д.).

Сукупність дій усіх чинників в одній місцевості характеризує екотоп або місцезнаходження. Вид може займати різні екотопи, популяція – відносно однорідний.

Щоб краще зрозуміти поняття «екотоп», «біотоп», «екологічна ніша», Ю.Одум наводить таку аналогію:

- екотоп – це адреса популяції, умови її існування;
- біотоп – оточення, в якому вона живе;
- екологічна ніша – «професія» популяції.

5. Динаміка біоценозу. Типи сукцесій.

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

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

Якщо екосистема стійка й усі її параметри відповідають географічним і кліматичним умовам місцевості, то такий стан називається *клімаксом*. Але іноді бувають відхилення в структурі біоценозу. Якщо вони мають випадковий характер, то такі зміни називають *флуктуаціями*. Причиною можуть бути несприятливі метеорологічні явища, повені, землетруси, що призводять до змін чисельності видів. Пригадаймо, як у травні вже на квітучий сад випадав сніг, а

землю вкривав іній. Весняні заморозки не тільки ушкоджують квітучі рослини, що позначається на їхній плодоносності, а й нерідко є причиною масової загибелі перелітних птахів. А сильні вітри, повені та землетруси викликають такі порушення в біоценозах, що повернення їх до початкового стану відбувається протягом тривалого часу. Масштабні зміни географічної обстановки або типу ландшафту під впливом природних катастроф чи діяльності людини призводять до послідовних змін стану біогеоценозів місцевості – **сукцесій** (від англ. – послідовність). Наприкінці ХІХ ст. динаміку угруповань вперше описав Е. Вармінг. Найповніше розробили теорію сукцесії американські ботаніки Р. Коулес і Ф. Клементс. Основним принциповим положенням цієї теорії є те, що динаміка угруповання, її зміна в часі – це природна властивість екологічних систем.

Першопричиною зміни фітоценозів Ф. Клементс вважав зміну окремих кліматичних факторів або їхнього комплексу, внаслідок чого угруповання послідовно змінюють один одного, адаптуючись до нових умов середовища. Завершується цей процес формуванням угруповання, більш пристосованого до певних кліматичних умов, яке названо клімаксом. Зміну одного біоценозу іншим у ході сукцесії називають сукцесійними серіями, які Ф. Клементс вважав, прогресивними.

Сучасні вчені вважають, що сукцесія може бути **регресивною**, якщо вона призводить до збіднення та спрощення угруповань. Так, антропогенні фактори у біоценозі порушують оптимальність умов існування тих або інших видів, деякі з них вимирають, що порушує стійкість екосистеми. Таким чином, не лише клімат є причиною сукцесії.

Вони поділяються на первинні та вторинні. Первинні відбуваються на вільних від ґрунту землях – вулканічних, туфових і лавових відкладах, сипучих пісках, кам'янистих розсипах. Вторинні сукцесії відбуваються на місцеперебуванні зруйнованих угруповань, де збереглися ґрунти та деякі живі організми, й найчастіше мають відновлювальний характер.

Первинна сукцесія - це поступове заселення організмами суші, що з'явилася зі збідненої материнської породи.

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

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

Ф. Клементс визначив такі фази сукцесії:

- фаза оголення – поява незаселеного простору;
- фаза міграції- поява перших, піонерних форм життя;
- фаза ецезису – заселення живими організмами простору і пристосування їх до конкретних умов середовища проживання;
- фаза змагання - передбачає конкуренцію з витісненням деяких первинних організмів;
- фаза реакції – зворотний вплив угруповання на біотоп і умови його існування;
- фаза стабілізації – остання стадія сукцесії, у результаті якої формується клімаксий біоценоз.

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

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

Типовим прикладом вторинної сукцесії є відновлення лісового біоценозу після пожежі (або суцільного вирубування). Внаслідок пожежі або вирубування змінюється режим освітлення, температури, вологості й інших факторів, і на освітлених, відносно сухих місцях, що добре прогриваються, формується тимчасове одноярусне угруповання зі світлолюбних трав. Згодом починається поступове лісовідтворення: проростають світлолюбні листяні породи (осика, береза, верба й ін.), а також багато видів чагарників. Поява ягідних чагарників приваблює велику кількість видів птахів, а на місцях, що добре прогриваються, поселяються рептилії та гризуни. Ця стадія займає в середньому 2-3 роки. Поступово підростають дерева, які витісняють чагарники й світлолюбні види трав. Чагарниково-лугове угруповання замінюється листяним. Відповідно змінюється тваринний світ. Через 10-15 років від початку сукцесії біорізноманіття листяного лісу стає багатшим. Деревна швидко ростуть, ця місцевість затінюється й підвищується вологість. Починається інтенсивне проростання насіння ялини чи сосни. Поступово молоді хвойні породи остаточно глушать трав'янисту рослинність луків. З'являються мохи й лісове

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

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

Сукцесії бувають *ендодинамічні, екзодинамічні, антроподинамічні*.

Ендодинамічні сукцесії (внутрішні) пов'язані з розвитком біоценозу, в межах якого одні види вимирають, інші виникають. Життєдіяльність організмів приводить до зміни фітосередовища. Угруповання поступово втрачає стійкість, одні компоненти випадають, замінюються іншими, зникає один біоценоз, утворюється інший, отже, формується нове фітосередовище. Наприклад, у низовому болоті (осоки і злаки) наростає торф, меншає мінеральної поживи, починають рости мохи - спочатку зелені, потім сфагнові, на них оселяється сосна - утворюється сфагново-соснова асоціація.

Екзодинамічні сукцесії (зовнішні) бувають пірогенні, гідрогенні, галогенні, зоогенні.

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

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

Прикладом історичної зміни екосистем можуть бути зміни угруповань рослинного і тваринного світу після відступу льодовиків або значних зледенінь територій. Відомі такі великомасштабні сукцесії як утворення пустелі в північній частині Середньої Азії в процесі аридизації (зростання посушливості)

клімату із широколистяних лісів або ж формування екосистем Каракумів через відступ давнього Арало-Каспійського моря.

Такий же процес регресивної великомасштабної сукцесії відбувається і нині, тільки її причина має не природний, а антропогенний характер. Саме діяльність людини порушила сформований водний баланс Аральського моря, що призвело до пониження рівня води в ньому. До 1960 р. Аральське море суттєво впливало на формування клімату прилеглих територій: пом'якшуючи екстремальні температури, воно стабілізувало умови життя біоценозів Приаралля. У 1960-х роках рівень цього невеликого за площею моря став різко знижуватися. З кожним метром зниження рівня моря відкривалося до 2 тис. км² території, де переважають солончаково-піщані ґрунти, які поступово перетворюються на солончакові пустелі, позбавлені рослинності та тваринного поселення. Зниження рівня води в морі зумовило зниження горизонту ґрунтових вод – до 4 м у гирлі Амудар'ї і до 6-11 м – у Кизилкумах. Цей процес призвів до розширення зони сипучих пісків, а також зростання ступеня аридизації. У цілому йде інтенсивний наступ пустелі на окультурені території, зменшується чисельність популяцій і видовий склад угруповань. На жаль, такі зміни позначаються на стані екосистем, що прилягають до узбережжя Аралу в смузі до 300 км, охоплюючи території Кизилкумів, Приаралля.

6. Індикативне значення організмів.

У наш час, коли антропогенний вплив на природні процеси став одним з найбільш значимих екологічних факторів, що визначають нові умови існування біологічних систем, мабуть, немає необхідності спеціально обґрунтовувати й доводити фундаментальність досліджень, спрямованих на пошук критеріїв і методів оцінки критичної величини техногенного навантаження на людину, співіснування рослин і тварин.

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

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

Метод біоіндикації середовища широко використовують для визначення рівня забруднень атмосферного повітря за допомогою лишайників (ліхеноіндикація), мохів (бріоіндикація), грибів (мікоіндикація).

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

Функціонує також Міжнародна комісія з біоіндикаторів, спеціально створена для координації досліджень в біоіндикації і моніторингу поллютантів навколишнього середовища. Вона поєднує вчених різних спеціальностей з

багатьох країн світу.

Біоіндикація (грец. *bios* – життя лат. *indico* – вказую – оперативний моніторинг навколишнього середовища на основі спостережень за станом і поведінкою біологічних об'єктів (рослин, тварин та ін.).

Цей метод дедалі поширюється, оскільки має такі переваги:

- вимірювання сумарного ефекту зовнішнього впливу;
- вивчення впливу забруднення на рослини і тварин;
- визначення впливу у просторі й часі;
- можливість застосовувати профілактичні засоби.

Користуючись інструментальними методами дослідження, можна визначити характеристики повітря, води і ґрунту, але лише на момент відбору проб. Однак лишайники, наприклад, здатні накопичувати радіоактивні елементи, мікроелементи, вміст радіонуклідів у них може бути у 10 разів вищий, ніж у трав'янистих рослинах. Лишайники нагромаджують газоподібні й тверді речовини з атмосфери практично постійно і необмежено. Тому, відстежуючи процеси їх накопичення (відсутності), можна оцінити рівень забруднення середовища. Наприклад, біоіндикатором водного середовища може бути фітопланктон. Його надмірний розвиток спричиняє *евтрофікацію водоймищ* – підвищення рівня первинної продукції, зумовлене збільшенням концентрації біогенних елементів, азоту та фосфору, що призводить до загибелі риби внаслідок накопичення надмірної кількості азоту і фосфору, які різко прискорюють розвиток рослин.