

Сумський державний педагогічний університет
імені А. С. Макаренка
Природничо-географічний факультет
Кафедра біології та методики навчання біології

ЕКОЛОГІЯ РОСЛИН І ТВАРИН

Навчальний посібник

Суми – 2024

УДК 574.24

М82

*Друкується згідно з рішенням вченої ради Сумського державного педагогічного університету імені А.С. Макаренка
(протокол № 6 від 29 січня 2024 р.)*

Укладач:

М. П. Москаленко, кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології та методики навчання біології Сумського державного педагогічного університету імені А.С. Макаренка

Рецензенти:

О.М. Ковальчук, доктор біологічних наук, старший дослідник, провідний науковий співробітник відділу палеонтології Національного науково-природничого музею Національної академії наук України

В.Г. Скляр, доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри ботаніки та екології Сумського національного аграрного університету

Москаленко М. П.

М82 Екологія рослин і тварин. Навчальний посібник розрахований для студентів закладів вищої освіти спеціальності 014 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини) і 091 Біологія та біохімія / укладач М. П. Москаленко. – Суми: ФОП Цьома С.П., 2024. – 112 с.

Навчальний посібник складено у відповідності з програмою курсу «Екологія рослин і тварин» за спеціальністю 014 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини) і 091 Біологія та біохімія.

© Москаленко М.П., 2024

© ФОП Цьома С.П., 2024

© СумДПУ імені А.С. Макаренка, 2024

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	4
РОЗДІЛ 1 ПРЕДМЕТ ТА СТРУКТУРА ЕКОЛОГІЇ. ПОНЯТТЯ АДАПТАЦІЇ	5
РОЗДІЛ 2 РОСЛИННІ ТА ТВАРИННІ УГРУПУВАННЯ	17
РОЗДІЛ 3 СВІТЛО ЯК ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР	21
3.1 Адаптації рослин до різного режиму освітлення	22
3.2 Адаптації тварин до різного освітлення середовища	33
РОЗДІЛ 4 ТЕМПЕРАТУРА ЯК ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР	44
4.1 Температурні адаптації тварин	45
4.2 Температурні адаптації рослин	58
4.3 Температура, розповсюдження і чисельність організмів.....	61
РОЗДІЛ 5 ВІДНОСНА ВОЛОГІСТЬ НАЗЕМНОГО СЕРЕДОВИЩА ЯК ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР	66
5.1 Адаптації рослин до різної відносної вологості середовища	67
5.2 Адаптації тварин до різної відносної вологості середовища	73
РОЗДІЛ 6 АДАПТАЦІЇ ОРГАНІЗМІВ ДО ІСНУВАННЯ У ВОДНОМУ СЕРЕДОВИЩІ.....	76
6.1 Адаптації рослин до існування у водному середовищі	77
6.2 Адаптації тварин до водного середовища	79
РОЗДІЛ 7 РОЗСЕЛЕННЯ І МІГРАЦІЇ.....	85
РОЗДІЛ 8 ПРОСТІР І РЕСУРСИ.....	94
РОЗДІЛ 9 ЕДАФІЧНИЙ ФАКТОР В ЖИТТІ РОСЛИН І ТВАРИН	107
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	110

ПЕРЕДМОВА

Навчальний посібник «Екологія рослин і тварин» пропонується студентам спеціальності 014 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини) і 091 Біологія та біохімія.

Мета даного посібника: формування у здобувачів вищої освіти знань про механізми адаптації рослин і тварин до різних екологічних умов та, відповідно, різноманіття еколого-біологічних груп рослин і тварин задля їхньої орієнтації в складній системі екологічних досліджень та реалізації ними своїх знань в майбутній практичній діяльності.

Викладений в посібнику матеріал містить необхідні розділи теоретичного курсу «Екологія рослин і тварин», що відповідають програмі з даної навчальної дисципліни та має свою внутрішню логіку. Розглянуто місце екології рослин і тварин в системі напрямків екологічних досліджень. Структура та зміст посібника спрямовані на формування знань про основні компоненти середовища існування рослин і тварин та принципи класифікації характеристик екологічних факторів; особливості впливу на рослини і тварини окремих екологічних факторів; специфіку формування у рослин і тварин відповідних анатомо-морфологічних, фізіологічних та поведінкових адаптацій.

Опанувавши програму курсу, здобувачі вищої освіти повинні вміти за анатомо-морфологічними, фізіологічними та етологічними показниками визначати екологічний оптимум існування рослин і тварин; розпізнавати екологічні групи рослин і тварин в природних умовах; робити еколого-біологічні описи рослин і тварин; визначати за рослинами і тваринами рівень антропогенного навантаження середовища загалом та окремих екосистем зокрема, рослинних і тваринних угруповань; використовувати отримані знання під час проведення лабораторних робіт і польової практики в умовах польових досліджень.

РОЗДІЛ 1

ПРЕДМЕТ ТА СТРУКТУРА ЕКОЛОГІЇ. ПОНЯТТЯ АДАПТАЦІЇ

Екологія - це фундаментальна синтетична біологічна наука про взаємозв'язок між живими організмами та середовищем їх існування.

У будь-якому визначенні екології в центрі уваги стоять взаємовідносини організмів різних рівнів організації із середовищем існування. Тому логічним буде дати визначення поняттю «середовище існування» - це та частина природи, яка оточує організми і з якою вони безпосередньо контактують в даний момент.

Сутність екології, як науки, полягає у вивченні взаємодії організмів між собою та між організмами і факторами середовища. Супутнім моментом такої взаємодії є перетворення речовин і енергії.

Різні автори дають визначення об'єктів досліджень в екології з різним рівнем узагальнень, від матеріальних організмів, тіл і речовин включених в процеси, що підкоряються законам фізики, хімії, біології та інших природничих наук до природних об'єктів, які відносяться до організменного, популяційно-видового, екосистемного та біосферного рівнів організації живого. Найпростішим об'єктом в екології є окремий цілісний організм, від одноклітинної бактерії до великих ссавців.

Структура екології. Існує багато варіантів представлення структури екології різними авторами через те, що сучасна екологія є інтегральною наукою через використання в екологічних дослідженнях чисельних методів інших наук, не тільки природничого циклу. Один із поглядів на структуру екології має вигляд таблиці, запропонованої одеським вченим 20-го сторіччя М.Ф. Реймерсом (1931-1993) (рис. 1.1). Його діяльність і наукові праці присвячені ролі птахів, дрібних ссавців і комах в існуванні екосистеми. Від аутоекологічних досліджень та вивчення популяційної екології Микола Федорович Реймерс перейшов до проблематики загальної теоретичної екології, охорони природи, заповідної справи та раціонального природокористування.

Наведений приклад доводить, що на визначення структури сучасної екології впливає складність та різноманітність об'єктів дослідження, їх взаємодії між собою та характеристик середовища існування. Ми наводимо традиційний підхід до структури екології як науки.

Аутекологія. Головною в аутекологічних дослідженнях є особина, представник певного виду. Здійснюється вивчення взаємовідносин між організмом або популяцією одного виду та середовищем його існування.

Особина і фактори середовища. Це розділ екології, який вивчає вплив різних факторів навколишнього середовища на живі істоти. Іноді її називають іще факторальною екологією. У зв'язку з цим доцільно визначити поняття «екологічні фактори». Цим словосполученням називають окремі умови, властивості або елементи середовища. Далі йдуть характеристики або класифікації цих факторів з точки зору їх природи, напрямку дії, важливості з точки зору існування виду, незамінності тощо.

Екологічним фактором називають складову середовища, яка здійснює певний вплив на живі системи. Вплив факторів може бути прямим і опосередкованим (через вплив на інші складові середовища існування).

Закони оптимуму і толерантності. Кожен організм має свої межі існування, які коливаються між мінімумом та максимумом прояву фактору, тобто оптимум, котрий забезпечує існування організму.

На рисунку 1.2 представлено графічне вираження закону толерантності. Зону на осі координат, що відповідає найкращим умовам життєдіяльності організмів, називають зоною оптимуму.

Крайні ділянки кривої, що відповідають стану пригнічення при надлишку, або нестачі прояву фактору, називають зонами пригнічення. Далі розташовані ділянки летального впливу фактору на організм. Межі витривалості організму, на яку він здатен між критичними точками, називають екологічною валентністю. Види з низькими значеннями екологічної валентності можуть витримати тільки обмежені інтервали дії екологічного фактору. Це так звані стенотопні організми, (гр. стенос – вузький). Види, які здатні заселяти місця, що мають широку амплітуду величин екологічного фактору, називають евритопними (гр. еурос – широкий).

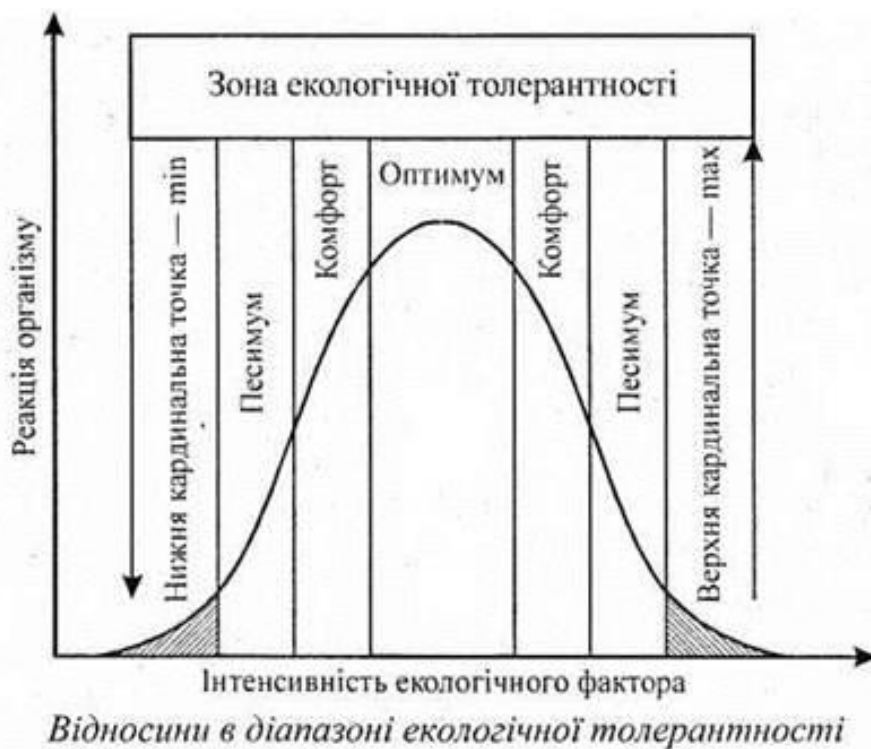


Рис. 1.2 Крива толерантності (графічне зображення закону оптимальності)

Ступінь витривалості до одного екологічного фактору не буде співпадати із екологічною валентністю по відношенню до інших факторів, тому існує велика різноманітність адаптивних реакцій в природі. Суму окремих валентностей представників даного виду відносно різних факторів середовища складає екологічний спектр виду. Природно, що екологічні спектри різних видів не співпадають.

Представлена на рисунку 1.2 крива толерантності є ідеальною, тому що відтворює реакцію виду лише на один фактор і не враховує такого явища, як взаємодія видів в залежності від одночасної дії інших факторів. Оптимальні межі витривалості організму відносно певного іншого фактору можуть зміщуватися як по горизонталі, так і по вертикалі в заданій системі координат. Разом з тим, взаємна компенсація факторів середовища має певні межі, але замінити один екологічний чинник іншим не може.

Фактори середовища, найбільш віддалені від оптимальності, роблять неможливим існування виду в даних умовах. Їх називають обмежувачами (лімітуючими). Якщо хоча б один з екологічних чинників наближується або виходить за межі своїх критичних величин, організму загрожує загибель. Такі фактори середовища є головними з поміж багатьох інших для життєдіяльності виду. «Закон мінімуму» був сформульований німецьким агрохіміком Лібіхом у 1840 році.

Демекологія (популяційна екологія). Даний розділ екології займається вивченням різних структур виду (біологічної, статевої, вікової, екологічної) та описує коливання чисельності популяції даного виду і встановлює причини. В центрі уваги знаходиться популяція одного виду і все, що в ній відбувається на популяційному рівні (динаміка популяції, структура популяції, типи взаємовідносин між популяціями, коливання та регуляція чисельності популяції, зростання чисельності популяції, криві зростання та виживання). Якщо відбувається дослідження впливу факторів середовища на особину представника рослинного світу, наприклад, березу бородавчасту, ми маємо справу з аутекологічним дослідженням (рис. 1.3). Якщо дослідження спрямовані на з'ясування змін стану популяції берези (березовий гай) під час впливу різних факторів середовища, наприклад едафічного фактору, або зміни відносної вологості повітря, то їх можна віднести до демекологічних досліджень.



Рис. 1.3 Береза та березовий гай

Синекологія (екосистемологія). Цей розділ екології присвячений вивченню стосунків між особинами різних видів та оточуючим середовищем. В центрі уваги синекології стоїть поняття екосистеми. Екосистема – така мікробіологічна система, яка забезпечує кругообіг речовин у природі, трансформацію енергії та має здатність до самовідновлення і саморегуляції. Вивчення окремого екземпляру виду, наприклад, дуба черешчатого, буде аутекологічним дослідженням, а вивчення сукупності видів всіх рослин і тварин та представників всіх інших груп живих організмів (наприклад мікроорганізмів) дубового лісу (діброви) з усіма біотичними та

абіотичними компонентами в даній екосистемі – синекологічним. Треба поточнити межі та зміст застосування понять «екосистема» та «біогеоценоз». Останнє обмежене кордонами певного рослинного угруповання на певній території, наприклад, біогеоценоз степу, лісу, болот.

Екосистема – це поняття, яке не має меж. Якщо в системі відбувається перенесення речовин та енергії, це основна ознака екосистеми. Тобто в межах рослинного угруповання обґрунтоване і можливе використання поняття біогеоценоз або екосистема, які співпадають. Але для великих територій, де розташовані різні біогеоценози, доцільно використовувати поняття екосистема. Так, наприклад, може бути можливим такий вислів: екосистема півострова Крим. В той же час вислів «біогеоценоз півострова Крим» є некоректним, адже на даній території присутні декілька біогеоценозів: степовий, гірських лісів та субтропічної рослинності. Окрім цього, поняття екосистеми може бути використане для позначення природних об'єктів в яких відсутній рослинний компонент, наприклад мурашник, старий сухий пенюк, калюжа, гніздо птахів тощо. Поняття біогеоценоз в цьому випадку не використовують. Також поняття екосистеми може бути застосовано для позначення штучно створених природних об'єктів, таких як, водосховище, шпаківня, акваріум тощо. Вживати термін біогеоценоз, в цьому випадку, також буде некоректним.

При існуванні в певному середовищі зі своїми специфічними характеристиками організм повинен відповідати даному середовищу за своїми ознаками. Це є головною умовою його успішного існування та досягнення біологічного прогресу. Підтримка стійкого обміну речовин в організмі будь-якого розміру та складності під час коливання умов зовнішнього середовища неможлива без спеціальних адаптацій.

Адаптація – це пристосування організму до певних умов середовища за рахунок комплексу морфологічних, фізіологічних, поведінкових ознак. Ці особливості будови та функціонування всіх систем організмів, які генетично закріплені на рівні популяції або виду в ході їхньої еволюції. Формування організмів з найбільш пристосованими (адаптованими) генотипами – тривалий процес, що здійснюється під тиском природного добору.

Морфологічні адаптації – сукупність особливостей зовнішньої будови тіла: форми, розміру, забарвлення, що лежать в основі пристосування організму у відповідь на зміни навколишніх умов. Прикладів таких адаптацій безліч: кінцівки тварин, мушлі моллюсків, видозміни листків рослин тощо (рис.1.4).



Рис. 1.4 Кінцівки різних груп тварин (кріт та беркут)

Фізіологічні адаптації (функціональна відповідь) – сукупність фізіологічних реакцій, що лежить в основі пристосування організму до зміни навколишніх умов і спрямовані на збереження сталості характеристик організму. Прикладів таких адаптацій дуже багато: секреція отрути, виділення залозами розчинів солей, утворення твердої сухої сечі організмами посушливих місць, накопичення жиру пустельними тваринами тощо (рис. 1.5).



Рис. 1.5 Сльози крокодила та отрута скорпіона

Поведінкові (етологічні) адаптації, пристосувальні форми поведінки – сукупність стереотипних поведінкових реакцій у відповідь на характерні зміни середовища. Цей тип адаптацій властивий лише тваринам і відсутній у рослин. Приклади поведінкових адаптацій: полювання, внутрішньо та міжвидова

агресія, риття нір, обирання сонячних або прохолодних місць в різні години доби, турбота про нащадків, сезонні зміни поведінки тощо (рис. 1.6).



Рис. 1.6 Сезонні міграції птахів, самка коали з дитинчам

Всю різноманітність пристосувань до існування в несприятливих умовах середовища можна розділити на три групи.

Пасивні адаптації – (за принципом толерантності або витривалості) – забезпечують підпорядкування обміну речовин негативним змінам зовнішніх умов за рахунок уповільнення процесів життєдіяльності. Незважаючи на це, зберігається здатність відновити нормальне існування після повернення сприятливих умов середовища. Пасивна адаптація властива деяким рослинам і нижчим тваринам.

Активні адаптації – (за принципом резистентності або стійкості) – забезпечують постійність характеристик організму при зміні зовнішніх умов. Адаптації такого плану дозволяють здійснити всі життєві функції організмів, незважаючи на відхилення екологічних факторів від оптимальних для даного виду показників. Активний шлях адаптацій властивий ссавцям та птахам – це гомойотермні (ендотермні) організми.

Уникнення несприятливих умов середовища – третій шлях пристосування до несприятливих екологічних факторів. За рахунок використання цього шляху організми завершують свої найбільш чутливі стадії розвитку у сприятливі за екологічними факторами пори року. До такого шляху долучені в тій чи іншій мірі всі організми, головним для яких є пасивний чи активний шлях адаптацій.

Приклади адаптацій:

- 1) різні адаптації для розв'язання одного екологічного завдання: термоізоляція у ведмедів - густе хутро, у тюленів - підшкірний жир (рис. 1.7).



Рис. 1.7 Ведмідь і тюлень (термоізоляція організмів різними засобами)

- 2) пасивний захист: висока плодючість; маскувальне або відлякуюче забарвлення, мімікрія (схожість беззахисного і їстівного виду з представниками неїстівного, отруйного виду); тверді захисні панцирі.

- 3) складні адаптації:

- комахоїдні рослини: росичка, венерина мухоловка;
- розвиток органу зору: у одноклітинних – світлочутлива пляма з пігментом; у планарії - чашевидні поглиблення з родопсином; у членистоногих - фасеточні очі; у кальмарів – очний міхур з рідиною і рухомим кришталіком – лінзою (рис. 1.8).

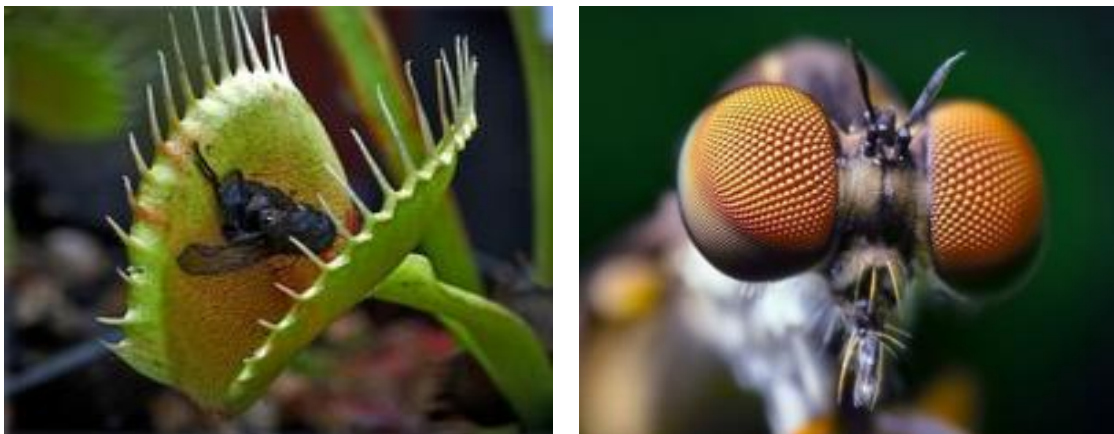


Рис. 1.8 Венерина мухоловка та очі мухи

Походження адаптацій. Преадаптація. Нерідко, в якості пристосувань до нових умов середовища, використовуються особливості організму, які він набув раніше, в інших умовах. Орган, або система

органів приймає на себе виконання нових функцій, до яких вони не залучались раніше або ж весь організм починає освоєння нового середовища. Отже преадаптація розвивається на основі попередніх постадаптивних властивостей організму та є результатом мутацій і комбінативної мінливості в результаті схрещення. Як і будь-яка характеристика організму, преадаптації виникають під тиском природного добору. Прикладом преадаптації є наявність швів в черепі ссавців, які полегшують пологи. Черепашка молюсків, сформовані у водному середовищі, стали в нагоді після виходу на суходіл. Пір'я спочатку виконувало функцію термоізоляції. Деревні види динозаврів – тероподи почали використовувати пір'я для польоту (рис. 1.9). Комбінативний шлях - взаємодія нових мутацій одна з одною і з генотипом в цілому. При цьому може бути посилення (компліментация) або придушення (епістаз) прояву генотипу у фенотипі. Комплементарність – такий тип взаємодії неалельних генів, коли один домінуючий ген доповнює дію іншого неалельного домінуючого гена і вони разом визначають принципово нову ознаку. Новий прояв фенотипічної ознаки потрапляє під дію природного добору і, за умови набуття конкурентної переваги, залишається у наступних поколіннях в якості нової адаптивної риси організму.

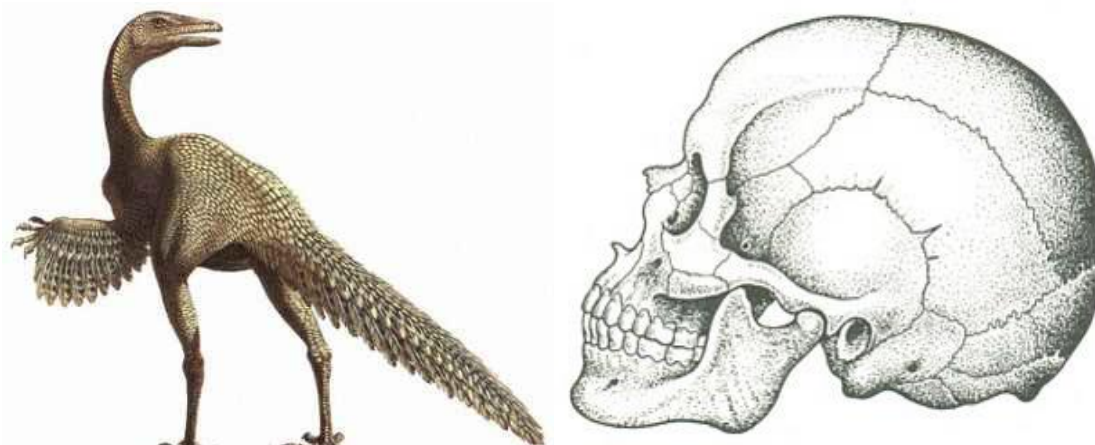


Рис. 1.9 Динозавр – теропод і череп людини

Приклад комплементарної взаємодії генів – синтез інтерферону. Епістаз – це взаємодія неалельних генів, за якої один ген пригнічує дію іншого неалельного гена. Таким типом взаємодії визначаються забарвлення плодів гарбузів, масть коней та багато інших ознак.

Постадаптивний шлях - нові адаптації виникають через зміну функцій вже сформованих органів. Апендикс, що виконував

допоміжну функцію під час травлення, став органом імунної системи. Зяброві дуги у предків хребетних були опорою для водних органів дихання, але під час еволюції почали виконувати хватальну функцію і перетворилися на щелепи, кінцівки плазунів з часом перетворились у крила птахів (рис. 1.10).

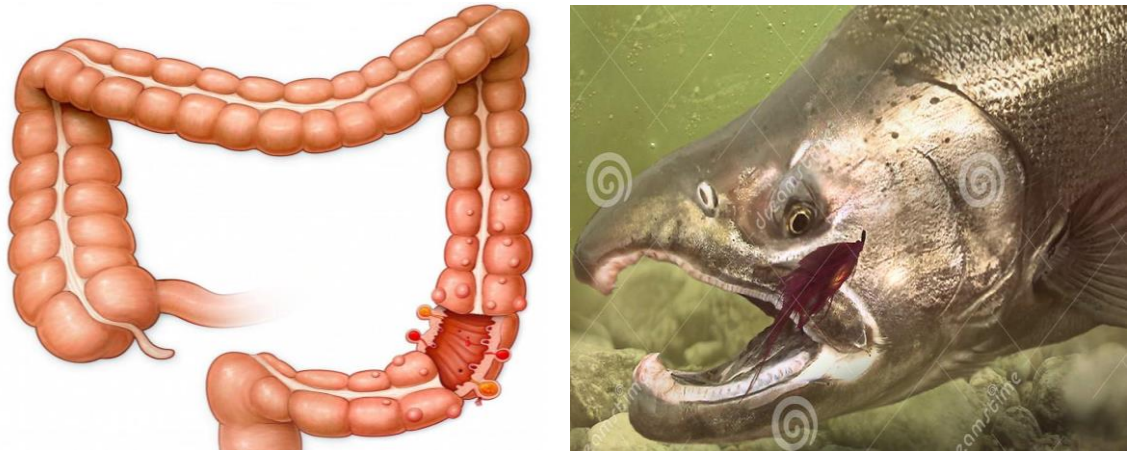


Рис. 1.10 Апендикс людини та щелепи лосося

Адаптивні риси не завжди виникають еволюційним шляхом після багатьох років дії природного добору в умовах змін умов середовища.

Індивідуальна мінливість властива всім організмам і обумовлена унікальною для кожного організму комбінацією генів. При зміні умов певні риси просто проявляються фенотипічно, це не значить що їх до того не було. Стійкість бактерій до дії антибіотиків не з'являється в результаті еволюції. Серед звичайних мікроорганізмів від початку присутні організми, генетично стійкі до антибіотиків. Серед людей є такі, що більш стійкі до дії радіації. Серед тих, хто приїхав жити на північ є люди, які за своїми морфофізіологічними характеристиками здатні краще переносити несприятливі умови. Було встановлено, що у них є подібні з корінним населенням гени.

Адаптивна зона – частина біосфери з певним комплексом фізико- географічних та біологічних характеристик середовища, які визначають тип пристосування групи організмів із подібними екологічними вимогами та біологічними особливостями; вироблення спеціальних адаптацій та формування екологічних ніш.

Весь органічний світ слід розглядати як систему широких або вузьких адаптивних зон, які можна поділити на підзони з іще специфічнішими умовами існування.

У тварин адаптивну зону визначають переважно за типом живлення і способом пересування. Типовими прикладами адаптивної зони є зона рослиноїдних ссавців, яку можна поділити на зону насіннеїдних та зону трав'їдних.

У рослин критеріями адаптивної зони слугують абіотичні фактори середовища та будова тіла, наприклад, зона хвойних, широколистяних, паразитичних рослин. Одну й ту саму адаптивну зону здебільшого займають близькі за будовою та походженням організми.

До широких зон зазвичай входять далекі щодо систематичного відношення види: наприклад, сумчасті кроти потрапляють до зони риючих ссавців, до якої також входять кроти (комахоїдні), сліпаки, сліпачки та різні полівки (гризуни).

РОЗДІЛ 2

РОСЛИННІ ТА ТВАРИННІ УГРУПУВАННЯ

Виходячи зі змісту предмету екології доцільним є дати загальну характеристику рослинним і тваринним угрупованням.

Рослинне угруповання (або фітоценоз) - це сукупність рослин на відносно однорідній ділянці. Така сукупність характеризується певними взаємовідносинами між рослинами та середовищем.

Прикладом рослинних угруповань можуть бути: степи, болота, дубові ліси (рис 2.1).



Рис. 2.1 Степ, болото

Кожний фітоценоз має певні специфічні характеристики своїх складових, як органічних (видовий склад рослин їх зовнішня та внутрішня будова), так і неорганічних (мінеральний склад ґрунту, рельєф місцевості тощо). Утворене рослинне угруповання характеризується певним неповторним складом флори.

Флора – це сукупності видів рослин, що склалася історично, які ростуть на певній території.

Сукупність всіх рослинних угруповань (фітоценозів) називають рослинністю певної території. Однією із структурних ознак рослинного угруповання є ярусність: розміщення рослин на різних рівнях у просторі (рис. 2.2).

В кожному ярусі є домінуючі види. Кожен ярус заповнюють рослини, що є близькими за своїми біологічними та екологічними властивостями.

Скупчення та угруповання тварин. Тварини, як організми, що здатні до переміщення, можуть збиратися разом, утворюючи скупчення або угруповання.

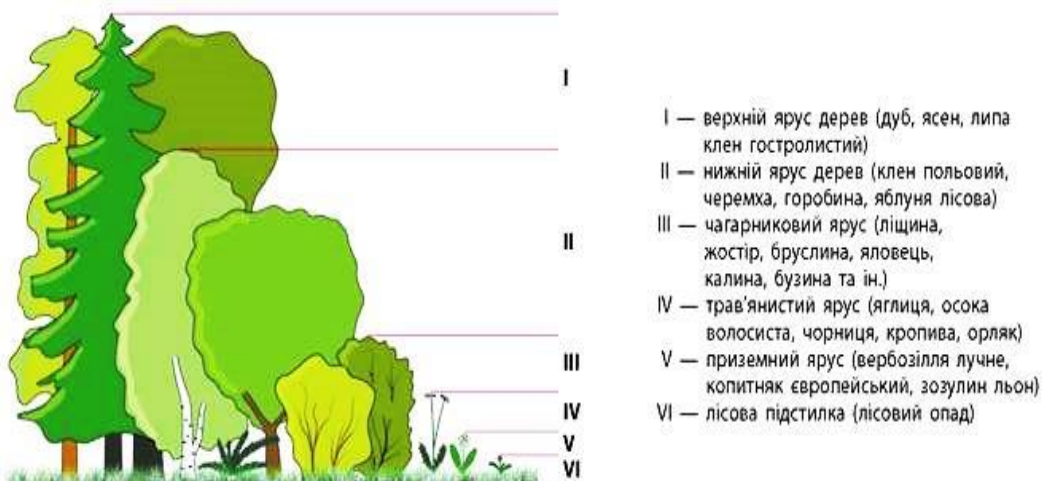


Рис. 2.2 Яруси мішаного лісу

Скупчення тварин є простою сукупністю тварин, які зібралися в одному місці через задоволення спільних потреб, наприклад, в їжі. Пуголови можуть збиратися в одному місці ставка через те, що там багато їжі. Вони не утворюють навіть примітивної спільноти й не розрізняють «своїх» та «чужих».

Угрупування тварин чітко відрізняється від їх скупчень тим, що тварини ідентифікують кожного представника угруповання та вибудовують певну лінію поведінки з ним. Угрупування відрізняються від скупчень тим, що тварини в них можуть розрізняти «своїх» і «чужих». Ставлення до тварин, які належать до «рідної» групи і до чужинців може відрізнитися

Відомий етолог, лауреат Нобелівської премії Конрад Лоренц встановив, що всі угруповання тварин можна розділити на дві великі групи – анонімні та індивідуалізовані.

Анонімні угруповання тварин. Такі утворення не мають чітко визначеної етологічної структури. Головна характеристика полягає в тому, що тварини таких анонімних угруповань чітко відрізняють членів своєї групи від чужинців. Але тварини в таких угрупованнях не розрізняють членів групи між собою. Тим не менше, на небезпеку вони реагують всі разом, орієнтуючись на сигнали, які подають одна одній (рис. 2.3). Часто для впізнання використовується запах: ця особина пахне, як член своєї групи.

У різних тварин прихід чужого до групи може викликати різну реакцію. Якщо до групи жирафів чи кенгуру приєднається нова особина, то інші відреагують на це досить спокійно. За якийсь час до новачка звикнуть, і він стане «своїм». Такі анонімні угруповання називають відкритими.



Рис. 2.3 Зграї кенгуру та щурів – типові представники анонімного відкритого та закритого угруповань

Але існують і закриті анонімні угруповання. У них члени групи зустрічають чужих дуже агресивно. Скажімо, пацюки можуть просто вбити чужинця.

В анонімних угрупованнях відсутні особини-лідери. За певних обставин кожен організм може повести за собою групу. Зазвичай тварина, яка помітила небезпеку, подає сигнал певної природи (звук, запах, виділення специфічних речовин тощо).

Індивідуалізовані угруповання тварин. Такі угруповання мають певну етологічну структуру, в яких кожна тварина виконує ту чи іншу роль.

Індивідуалізовані угруповання складаються з особин, які індивідуально розрізняють членів своєї групи. Це дозволяє їм здійснювати складні скоординовані дії. У цих угрупованнях тварини розпізнають кожного члена групи і не плутають його з іншими (рис. 2.4).



Рис. 2.4 Левиний прайд та група бабуїнів - типові представники індивідуалізованого угруповання

Індивідуалізовані угруповання побудовані на особистих контактах тварин. У них кожна тварина відіграє певну роль, тому там можна побачити тварин - ватажків, та тих хто їм підкоряється. Ватажки відіграють головні ролі - домінують над іншими членами групи. Але водночас таким групам притаманні родинні, дружні відносини. Це може бути зграя вовків, група бабуїнів або павіанів, лев'ячий прайд. Уміння розпізнавати особин своєї групи дозволяє тваринам здійснювати дуже складні дії. Так, вовки гуртом полюють на здобич, влаштовуючи справжні облави.

РОЗДІЛ 3

СВІТЛО ЯК ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР

Світло – це електромагнітне випромінювання хвильової природи широкого частотного діапазону, що досягає Землі. Основні характеристики світла:

- інтенсивність;
- якість (спектральний склад);
- тривалість освітлення (фотоперіод).

Інтенсивність світла – це кількість світлової енергії (квантів світла), що потрапляють на одиницю площі поверхні за одиницю часу. На інтенсивність світла впливає кут падіння сонячних променів на земну поверхню, вона змінюється в залежності від широти, періоду року, часу дня і експозиції схилу. Зміни тривалості освітлення (фотоперіоду) протягом доби або року викликають різноманітні фізіологічні та поведінкові реакції рослин і тварин.

За спектральним складом сонячне випромінювання являє собою сукупність частот електромагнітного випромінювання з довжиною хвиль від 0,1 до 30 000 нм. До видимого діапазону належать електромагнітні хвилі з довжиною хвилі від 390 до 750 нанометрів. Цей інтервал довжин хвиль практично повністю співпадає з фотосинтетично активною радіацією (ФАР) – це довжини хвиль, які використовують рослини під час процесу фотосинтезу. Їх умовно ділять на зону ультрафіолету (менше 400 нм), синьо-фіолетову (40-500 нм), жовто-зелену (500-600 нм), оранжевочервону (600-700 нм) і дальню червону (більше 700 нм).

Лише 47% сонячної енергії досягає земної поверхні. Решта поглинається в атмосфері, або відбивається в зворотному напрямку.

Роль світла як екологічного фактора визначається його загальними властивостями та властивостями окремих інтервалів різних довжин хвиль:

- світло – це енергія, якої в тій чи іншій мірі потребують всі живі організми, а значить їх нормальне існування напряму залежить від наявності світла;
- рослини здійснюють процес фотосинтезу із створення органічної речовини тільки за наявності сонячної енергії;

- світло для тварин - необхідна умова орієнтації у просторі, що забезпечує їх нормальну життєдіяльність;
- ультрафіолетові промені в великих дозах шкідливі для організмів, а в невеликих – корисні для багатьох видів;
- ультрафіолетові промені діапазону 250-300 нм здійснюють бактерицидний вплив і викликають утворення у тварин вітаміну Д;
- інфрачервоні промені більше 750 нм здійснюють на живі організми теплову дію.

Чисельні локальні впливи світла будуть представлені під час розгляду адаптацій рослин і тварин до різної інтенсивності освітлення.

3.1 Адаптації рослин до різного режиму освітлення

Різні частини спектру сонячного світла по різному впливають на процеси росту та розвитку рослин:

- червоні та інфрачервоні промені прискорюють розтягування клітин, але інгібують мітотичний поділ та диференціацію клітин;
- сині і фіолетові промені стимулюють процеси поділу клітин, але затримують проходження фази її розтягування.

Незважаючи на різноманітність спектрів поглинання головних пігментів хлорофілів, завжди чітко вирізняються два максимуми поглинання – в зоні коротких та в зоні довгих хвиль (хлорофіл *a* - 420 та 662 нм, хлорофіл *b* - 455 та 644 нм).

За вимогами до умов освітлення рослини поділяють на три екологічні групи:

- світлолюбні (геліофіти) - стенофоти;
- тіньолубні (сциофіти) - стенофоти;
- тіньовитривалі (факультативні геліофіти) - еврифоти.

Всі вони мають певні різноманітні адаптації, зумовлені особливостями обміну речовин в умовах різної освітленості.

Світлолюбні рослини (геліофіти). Загалом світло гальмує ріст, тому рослини-геліофіти, які ростуть в умовах високої інтенсивності освітлення мають наступні особливості будови на рівні рослини:

- вкорочені міжвузля;

- сильно галуженні стебла;
- часто розеткові форми;
- сильно розвинена коренева система;
- є види з фотометричними листками (здатні повертатися ребром до полуденних променів) (рис. 3.1.1).



Рис. 3.1.1 Фотометричні листки софори та розеткова форма кульбаби

Листки геліофітів за морфологією:

- дрібні або з розсіченою листковою пластинкою;
- товстою зовнішньою стінкою клітин епідермісу;
- товстою кутикулою;
- часто з густим опушенням;
- з великою кількістю продихів на одиницю площі;
- добре розвиненою механічною тканиною і паренхімою для запасання води;
- густа мережа провідних пучків (жилок).

Листки геліофітів мають багат шарову (2 і більше шарів) палісадну паренхіму (стовпчастий мезофіл), часто розвинену і під нижнім епідермісом, клітини дрібні (рис. 3.1.2).

В світлових листках геліофітів більший вміст хлорофілу на одиницю площі і меншу – на одиницю маси листків. Листки геліофітів світло-зелені через високий відносний вміст хлорофілу а. Співвідношення хлорофілу а до хлорофілу б 5:1. Порівняно з тіньолюбними рослинами у геліофітів значно вищий вміст хлоропластів в клітинах листків: від 50 до 300 штук на клітину; сумарна поверхня хлоропластів листків у десятки разів перевищує його площу.

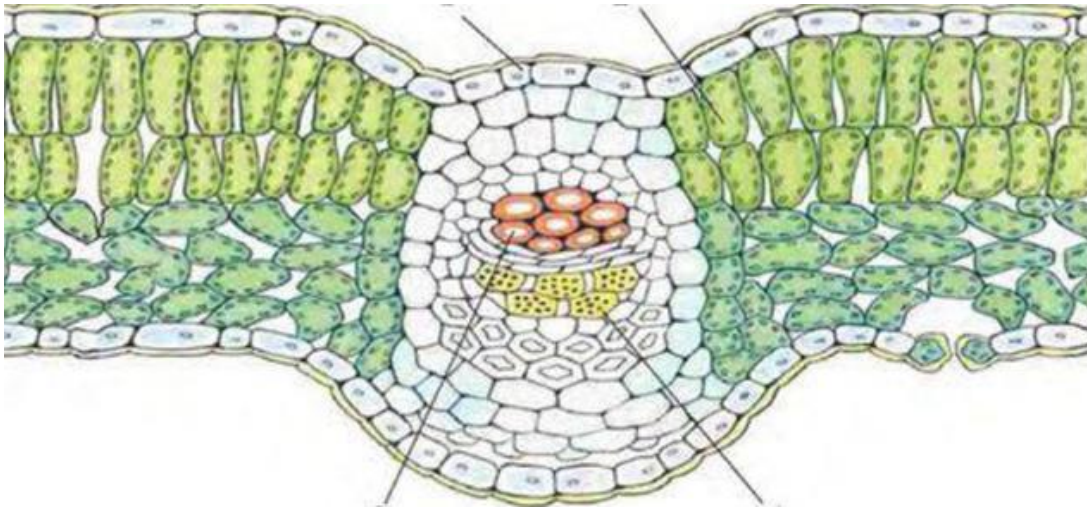


Рис. 3.1.2 Поперечний розріз листка світлолюбної рослини (геліофіту)

Компенсаційна точка світлової кривої (вихід на плато) лежить в зоні більш високої освітленості в порівнянні з сциофітами. ІФ максимальна при повному сонячному освітленні (рис. 3.1.3).

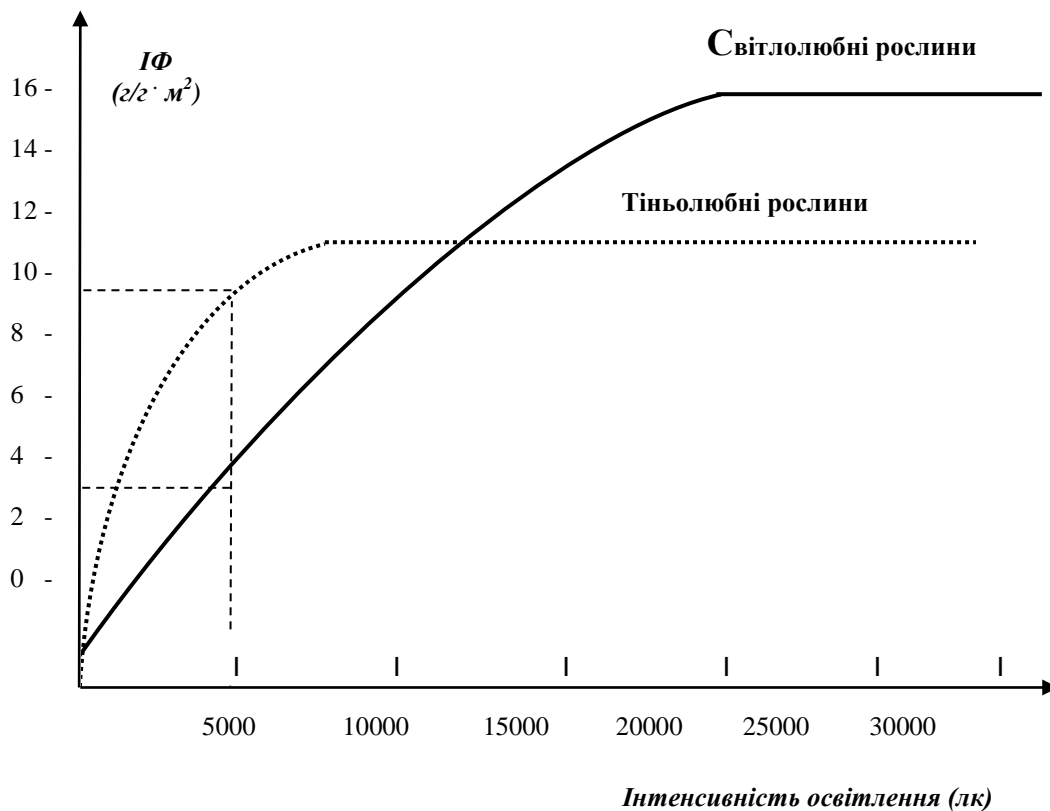


Рис. 3.1.3 Світлові криві залежності інтенсивності фотосинтезу від інтенсивності освітлення за нормальної концентрації CO_2 0,03%.

Група світлолюбних рослин, що живуть в умовах сухих субтропіків – C_4 рослини, у яких світлове насичення (вихід на плато) не відбувається навіть при самому сильному освітленні

через біохімічну адаптацію – цикл Хетча-Слека. Особливо багато C₄-рослин серед родин осокових, портулакових, амарантових, молочайних, лободових.

Іще одна група геліофітів, які існують в пустелях і напівпустелях та можуть здійснювати фотосинтез за високих температур і при закритих продихах за рахунок фізіологічної адаптації - САМ-фотосинтезу. Це представники родини товстянкових.

З лісових рослин до світлолюбних (геліофітів) можна віднести – дерева першого ярусу (акація, модрина європейська, сосна звичайна, береза повисла та ін.) (рис. 3.1.4).



Рис. 3.1.4 Модрина європейська та сосна звичайна,

Рослини відкритих ділянок: лучні трави – райграс високий, тимофіївка лучна тощо. Практично всі рослини степу – це геліофіти: ковила, багато злаків, перекотиполе; рослини пустель – верблюжа колючка, саксаул, кактуси ефемери напівпустель і пустель. Всі водні рослини, листя яких розташоване над поверхнею води – геліофіти (лотос, латаття біле).

Серед сільськогосподарських рослин переважають світлолюбні: плодові дерева (апельсин, яблуна, кавове дерево) і чагарники (виноград) а також бавовник, кукурудза, пшениця, рис, томат, цукровий очерет і ін.

В цю групу входять ефемери та ефемероїди широколистяних лісів – підсніжник звичайний, крупка весняна, проліска дволиста) тощо. Їх розвиток припадає на ранню весну, ще до появи листя на деревах.

Ефемери (від грец. ephemeros – одноденний, короткочасний) – однорічні трав'янисті рослини з дуже короткою вегетацією (анемона, ряст).

Ефемероїди – багаторічні трав'янисті рослини, які квітнуть ранньої весни, надалі вони відмирають, зимують підземні пагони з бруньками.

Тіньолюбні рослини (сциофіти) розвиваються за умови недостатнього освітлення і не виживають при яскравому освітленні.

Компенсаторними змінами адаптивного характеру до зменшення інтенсивності освітлення є збільшення вмісту хлорофілу в окремій пластиді.

Листя тіньолюбних рослин мають ряд анатомо-морфологічних особливостей адаптивного характеру (рис. 3.1.5):

- листки у сциофітів розташовані в основному горизонтально, добре виражена листкова мозаїка. Пагони витягнуті, листя темно-зелене;
- листки великі за площею, тонкі, клітини і хлоропласти в них великі;
- слабо диференційована палісадна і губчаста паренхіма;
- палісадна паренхіма одношарова, характерні збільшені міжклітинні простори;
- добре розвинута губчаста паренхіма;
- порівняно з геліофітами значно нижчий вміст хлоропластів в клітинах листа клітини містять невелике число (10-40) хлоропластів на клітину;
- сумарна поверхня хлоропластів листків ненабагато перевищує його площа (в 2-6 разів; тоді як у геліофітів перевищення становить в десятки разів);
- епідерміс досить тонкий, одношаровий, клітини епідермісу можуть містити хлоропласти (чого ніколи не зустрічається у геліофітів);
- кутикула звичайно тонка;
- продихи зазвичай розміщені на обох сторонах листка з незначним переважанням на зворотному боці (у світлолюбних рослин, як правило, на лицьовій стороні продихи відсутні або розташовані переважно на зворотному боці);
- площа жилок менша, ніж у геліофіті;

- концентрація клітинного соку нижча ніж у геліофітів, відповідно сисна сила менша (порівняно з геліофітами);
- відношення хлорофілу «а» до хлорофілу «b» приблизно 3:2.
- у сциофітів з меншою інтенсивністю відбуваються транспірація та дихання.

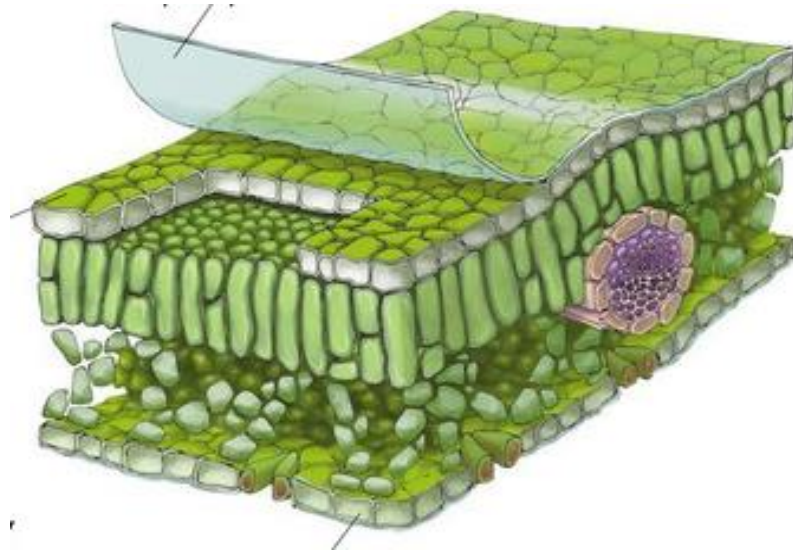


Рис. 3.1.5 Поперечний розріз листка тіньолюбної рослини (сциофіту)

Інтенсивність фотосинтезу у тіньолюбних рослин швидко досягає максимуму і при дуже сильному освітленні починає падати. У складі клітин сциофітів, на відміну від геліофітів, мала кількість каротину, який захищає хлорофіл від надвисокої інтенсивності світла

До тіньолюбних відносять рослини нижнього ярусу фітоценозів, а також рослини печер, скель, водних глибин тощо. У північних широколистяних лісах полог зімкнутого лісу пропускає лише 1-2% ФАР. При цьому змінюється його спектральний склад. Верхні яруси поглинають із спектра більше фіолетових та червоних променів, а пропускають відносно більше зелених. Сциофіти постійно знаходяться в умовах сильного затінення (рис. 3.1.6).

Плауни взагалі задовольняються 0,25-0,5 % денного світла, а решта груп рослин нормально себе почувають при освітленні не менше 0,5-1% (бегонії, недоторка, трави з родин імбирних, маренових, комелінових).

До тіньолюбних дерев та кущів належать липа, ялина, чорниця, черемха (рис. 3.1.7). Особливо багато сциофітів зустрічається у нижньому ярусі хвойних і широколистяних лісів. Це веснівка дволиста, вороняче око, плющ. Приклад тіньолюбних рослин:

квасениця, копитняк, плющ, щучник звивистий, зелені мохи, плавуни тощо.



Рис. 3.1.6 Мох та нитинка (плаунок)



Рис. 3.1.7 Липа і черемха

Тіньовитривалі (факультативні геліофіти). У тіньовитривалих рослин, в залежності від умов зростання, проявляються риси як геліофітів, так і сціофітів (навіть в різних частинах однієї рослини).

Тіньовитривалі рослини (деревні, багато трав'янисті під пологом листяних порід, тепличні та ін), виносять деяке затінення, але добре розвиваються і на прямому сонячному світлі. Фізіологічно тіньовитривалі рослини характеризуються відносно невисокою інтенсивністю фотосинтезу.

Факультативні геліофіти, або тіньовитривалі рослини, в залежності від ступені тіньовитривалості, мають адаптаційні особливості, які зближують їх з геліофітами, або з сціофітами.

Тіньовитривалі рослини здатні дуже швидко і ефективно використовувати невеликі кількості сонячного світла. Створюють за його допомогою максимальну кількість органічної речовини.

Тіньовитривалі рослини, як правило, рослини помірних кліматичних зон – трави, що ростуть в затінених ділянках лісу, на узліссях, вирубках: тонконіг лучний, костриця червона, суниця лісові, грястиця збірна, а серед дерев – бук, горобина, смерека, дуб, бузок тощо (рис. 3.1.8).



Рис. 3.1.8 Буковий ліс, бузковий куц

Якщо в одному і тому ж місцеперебуванні рослин закономірно періодично змінюється освітлення, рослини в різні сезони можуть набувати ознак як світлолюбних, то як тіньовитривалих.

Таку двоїстість по відношенню до світла виявляє осока волосиста, яглиця, світлолюбні навесні та тіньовитривалі влітку.

Рослини здатні по різному використовувати сонячну енергію протягом свого онтогенезу. Проростки і молоді рослини можуть бути більш тіньовитривалі, ніж дорослі особини.

Якщо рослини опиняються у новій кліматичній зоні з новими умовами освітлення, вони пластично змінюють свої фізіологічні характеристики від тіньовитривалих до геліофітів.

У тіньовитривалих дерев'янистих порід і кущів периферійні листки можуть мати риси подібні до листків геліофітів (називаються світловими листками), а в середині крони – до листків сциофітів (бузок, дуб черешчатий).

Фотосинтетичний апарат даної групи рослин пластичний і змінюється при зміні освітлення. В посівах кукурудзи листки нижнього ярусу кожної окремої рослини стають тіньовими.

Більшість деревних порід на ювенільній стадії розвитку є тіньолюбними: клен гостролистий, липа, бук, смерека, ялиця.

Зовнішній вигляд тіньовитривалих рослин також відрізняється від світлолюбних. Характерне горизонтальне розташування листя

(у геліофітів листя нерідко розташовані під кутом до світла) і листова мозаїка (рис. 3.1.9).

Тіньовитривалі рослини зазвичай володіють ширшим, більш тонкими і м'якими листям, щоб вловлювати більше розсіяного сонячного світла. За формою вони зазвичай плоскі і гладкі (тоді як у геліофітів часто зустрічається складчасте листя). Лісові трави зазвичай витягнуті, високі, мають подовжений стебло.

Для деяких тіньовитривалих рослин характерне утворення антоціану в клітинах при зростанні на яскравому сонці, що надає червонуватого або буруватого забарвлення листкам, нехарактерного в природних умовах місцезростання. У інших при зростанні на прямому сонячному освітленні відзначається більш бліде забарвлення листків



Рис. 3.1.9 Листкова мозаїка (плющ)

Фотоперіодичні реакції у рослин. Фотоперіодизм - це біологічна реакція на зміну тривалості освітлення. За характером фотоперіодичної реакції та її термінами у рослинному світі виділяють рослини короткоденні, довгоденні та нейтральні до тривалості фотоперіоду (рис. 3.1.10).



Рис. 3.1.10 Проліска, хризантема

Короткоденні види квітнуть рано навесні або пізно восени, після сприйняття довжини дня меншої, ніж критична для них (проліска, ряст, хризантеми).

Довгоденні рослини розквітають у середині літа через те, що настає фотоперіод більший, ніж більший за критичний для цих видів фотоперіод (картопля, жито, латук, блекота) (рис. 3.1.11).



Рис. 3.1.11 Картопля, блекота

Види, нейтральні з точки зору реакції на фотоперіод, розквітають протягом року, незалежно від тривалості світлової частини доби (огірок, соняшник, тютюн, рис, кукурудза, горох) (рис. 3.1.12).



Рис. 3.1.12 Соняшник, кукурудза

Дослідники Хамнер і Боннер, довели наявність в рослині фітохрому – специфічного пігменту рослин, який існує у двох різних формах, що взаємно перетворюються:

- Pr – біологічно неактивна форма, що здатна перетворюватися в активну форму Pgr за кілька мілісекунд. Так само швидко відбувається і зворотне перетворення. Такі реакції називають

фотоконверсіями:

День

Pr ↔ Pgr

Ніч

Біологічна активність Pgr форми фітохрому полягає у тому, що ця форма пігменту затримує цвітіння у короткоденних рослин, але прискорює цвітіння у довгоденних видів.

Отже, в рослинах активна Pgr буде накопичуватись на світлі і видалятися у наступний темний період доби шляхом руйнування (темнової реверсії). Якщо дні будуть короткими, а ночі достатньо довгими, критична кількість Pgr буде видалена протягом ночі – цвітіння далі гальмуватися не буде і рослина зацвіте (короткоденні види). З іншого боку, рослинам довгого дня необхідні довгі дні та короткі ночі, протягом яких не відбувається повного руйнування активної форми Pgr. За короткої ночі, ранком в рослині залишиться достатньо Pgr, щоб стимулювати цвітіння у довгоденних видів.

В більшості випадків рослини короткого дня виростають в тропічних і субтропічних областях; рослини довгого дня – головним чином в помірних і північних широтах.

Ця адаптивна фотореакція проявляється у всіляких процесах життєдіяльності. У кожного виду активність припадає на певні години доби. У певні години доби відкриваються квітки багатьох рослин, а у деяких спостерігаються добові рухи листя (наприклад, у деяких бобових). Майже всі внутрішні фізіологічні процеси у рослин і тварин мають добовий ритм з максимумом і мінімумом у певні години. Від тривалості дня і висоти Сонця над горизонтом залежить приплив сонячного випромінювання на земну поверхню, тісно пов'язані і температурні умови. У рослин добові ритми пов'язані не тільки із зміною інтенсивності фотосинтезу, а й зі станом тургору, ростовими процесами і т.і. Всі вони відносяться до адаптивних біологічних ритмів.

Прикладом фотоперіодичної адаптивної реакції на зміну освітлення протягом року може бути перехід рослин у стан спокою на стадії цілої рослини або окремого органу (насіння, кореневище, цибулина тощо). Всі вони базуються на морфологічних та фізіологічних змінах в організмі, пов'язаних зі зміною інтенсивності обміну речовин. Наприклад, явище листопаду пов'язане з накопиченням протягом вегетаційного періоду в листках продуктів

обмінну речовин в концентраціях, які можуть бути токсичними для організму. Також з віком замикаючі клітини продохів втрачають свою еластичність і втрати вологи стають неконтрольованими. Листопад вирішує всі ці проблеми.

Фотоактивне орієнтування рослин у просторі. Адаптивна відповідь на зміну умов освітлення здійснюється також через зміни напрямку росту цілої рослини або окремих її органів.

Тропізми – це ростові рухи рослин, викликані одnobічною дією якогось фактору зовнішнього середовища. Ростовий рух у напрямку освітлення – позитивний фототропізм, від джерела освітлення – негативний. Ріст під прямим кутом до фактора – діатропізм, а під іншим кутом – плагіотропізм.

Настії, як і тропізми – це зміни положень органів прикріплених рослин на дію подразників, що не мають певного напрямку, а впливають дифузно й рівномірно з різних сторін. Фотонастії спостерігаються у листків. Наприклад, кислиця піднімає листки рано вранці і опускає їх ввечері. Настичні рухи є результатом нерівномірного росту клітин розтягом.

Таксиси – рух всього організму у просторі під впливом одnobічно діючих факторів (характерний для одноклітинних, статевих клітин нищих рослин).

3.2 Адаптації тварин до різного освітлення середовища

Адаптації тварин до різного рівня освітлення середовища, в порівнянні з рослинами, мають зовсім інший характер. Тварини, як гетеротрофні організми, ведуть рухливий спосіб існування, що обумовлює використання світла як фактору, який забезпечує оптимальну орієнтацію в просторі. Середовище навколо тварин, які активно рухаються, змінюється постійно і часто з великою швидкістю, світло ж дозволяє тваринам мати максимальну інформацію про стан середовища, що є питанням існування тварин. Розрізняють світлолюбних тварин – фотофілів та тіньюлюбних тварин – фотофобів. Ті, що переносять широкий діапазон освітлення – еврифотні тварини і ті, що переносять вузько обмежені умови освітлення – стенофотні. Морфологічними та фізіологічними

адаптаціями, які забезпечують сприйняття світлових подразників, можна вважати повноцінні світлосприймаючі органи – органи зору. Різноманітність таких світлосприймаючих рецепторів у тваринному світі дуже велика: від складних очей хребетних, головоногих молюсків, комах до світлочутливих ділянок цитоплазми у одноклітинних тварин.

Такі морфологічні та фізіологічні адаптації та процеси, які відбуваються в них, є основою поведінкових адаптацій – змін у поведінці у відповідності до отриманої зорової інформації з використанням сонячного світла.

Процес сприйняття світла починається зі складних процесів в зорових рецепторах – фотохімічних змін молекул зорових пігментів, після чого виникає електричний імпульс в зоровому нерві, який спрямовується у відповідні ділянки тіла для подальшого аналізу та формування адаптивної відповіді.

Найбільш відома речовина з групи зорових пігментів, що використовується у фотохімічних реакціях – це родопсин, «зоровий пурпур» червоного кольору. В темноті ця хімічна сполука зворотно відновлюється, що забезпечує стан рівноваги. До супутніх морфо-фізіологічних адаптацій апарату складних зорових рецепторів можна віднести світлові діафрагми зіниці ока і системи лінз, зорові речовини (сенсibilізатори), здатні поглинати хвилі певної довжини тощо.

Із всього різноманіття органів зору, які існують в тваринному світі, можна виділити наступні основні групи спеціальних фоторецепторів:

1. Червоні п'ятна «стигми» одноклітинних тварин. У деяких видів перед ними можуть розташовуватись зерна крохмалю, які виконують роль лінз (рис. 3.2.1)

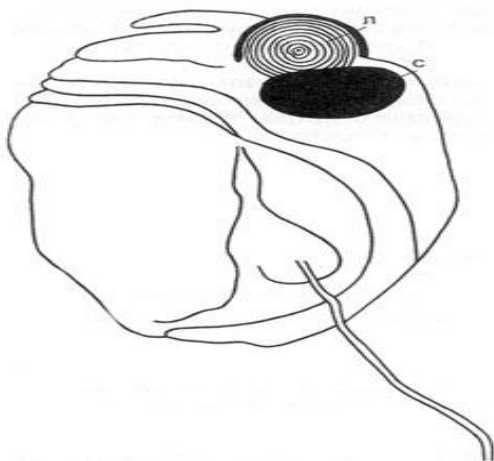


Рис. 3.2.1 Зорове п'ятно джгутиконосця.
Л – лінза, С – стигма.

2. Плоскі світлочутливі ділянки, в яких зорові клітини тісно розташовані в одній площині та іноді прикриті однобічною пігментною ізоляцією (кишковопорожнинні, деякі черви) (рис. 3.2.2).

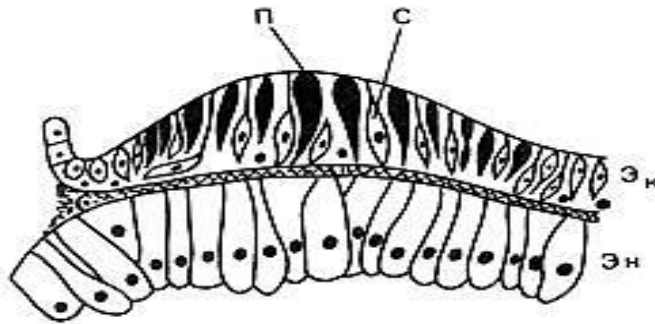


Рис. 3.2.2 Плоскі зорові ділянки медузи. П – пігментні клітини, С – світлочутлива клітина, Эк – ектодерма, Эн – ентодерма.

3. Пігментні бокали, зорові клітини яких оточені однією або декількома пігментними клітинами у формі бокала (війчасті черви і ланцетники) (рис 3.2.3).

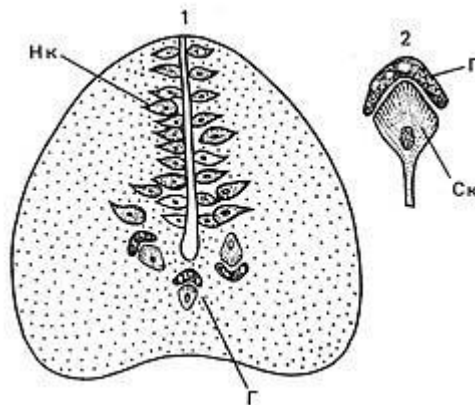


Рис. 3.2.3 Очі у вигляді бокалу у ланцетника.

- 1- поперечний розріз спинного мозку, 2 – окремий глазок у вигляді пігментного бокала, Ск – світлочутлива клітина; Нк – нервова клітина; П - пігментна клітина Г – пігментний бокал, глазок.

4. Ямковидні очі – зовнішній шар шкіри (шкіряний епітелій) разом з розташованими у ньому зоровими і пігментними клітинами чашоподібно увігнутий (червоногі молюски) (рис. 3.2.4).

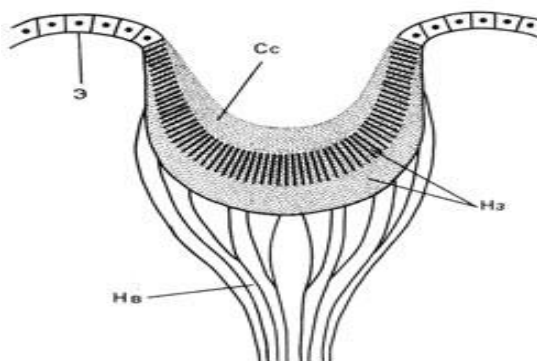


Рис 3.2.4 Ямковидне око молюсків.
Е – епідерма, Сс – секреторний шар,
Нз – зорові і проміжні клітини,
Нв – нервові волокна.

5. Пухирчасті та лінзовидні очі. Сітківка обох типів очей містить зорові клітини: палочки і колбочки, що обумовлюють гостроту зору, здатність сприймати кольори і бачити у сутінках (багатощетинкові черви, молюски, членистоногі та інші тварини до хребетних (рис. 3.2.5).

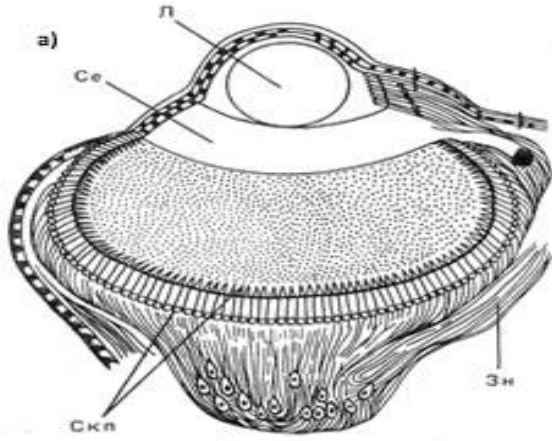


Рис. 3.2.5 Лінзові очі: а) лінзове око багатощетинкового черва. Л – лінза, Се – секрет, Зн – зоровий нерв, Скп – світлочутливі клітини з палочками,

6. Складні очі членистоногих. Складаються з чисельних окремих глазків (фасетки) (рис. 3.2.6).

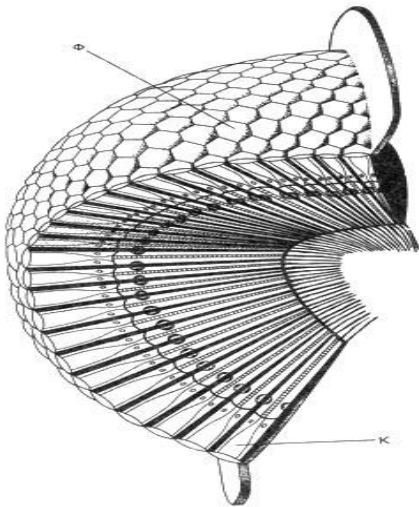


Рис. 3.2.6. Фасеточне око метелика. Ф – фасетки, К – кристалевий конус.

Остання група очей дозволяє сприймати форму і розміри предметів, їх колір і точно визначати відстань до предмета. Об'ємний зір можливий за перекривання полів зору обох очей. Такий зір характерний для приматів, ряду хижих птахів, у яких очі розташовані спереду, а не з боків голови. Монокулярний, площинний зір присутній у тварин з бічним розташуванням очей.

Існує також явище «шкіряного зору». У одноклітинних джгутикових, молюсків, червей, ракоподібних, комах і навіть земноводних після видалення органів зору відбувається реакція на світло. Це, так зване шкіряне сприйняття світла, пояснюють чутливістю до світла цитоплазми клітин, особливо до його

короткохвильової складової, яка є високоенергетичною.

Спосіб добування їжі та пов'язані з ним адаптації зору тварин. Наприклад, жаби сприймають лише ті предмети навколо себе, які рухаються і є потенційною їжею.

Псові не розрізняють кольори. Але для них також важливе значення має той факт, рухається предмет чи ні. Вони можуть втрачати нерухому здобич з поля зору. Через такі особливості зору хижі тварини часто спеціально рухають голову з боку в бік і при цьому створюють відносний рух предметів навколо себе.

У непарнокопитних зіниці горизонтальні. Це пристосування виникло через тривале існування даної групи тварин на відкритих просторах суші. Воно допомагає орієнтуватися в таких умовах. У котів, лисиць зіниці вертикальні – це дозволяє краще фіксувати здобич у траві.

Світлозахисна пігментація. Світло - це потік енергії, який може здійснювати і негативний вплив на організми. Тому тварини, які весь час знаходяться під впливом сонячного випромінювання, мають світлозахисну пігментацію шкіри, яка захищає їх від надлишкового опромінювання. Пігменти шкіри вловлюють шкідливу високоенергетичну ультрафіолетову частину спектру сонячного світла. Також надлишок інфрачервоного випромінювання може спричинити опіки, захворювання шкіри, очей тощо. Це явище викликало потребу у захисній пігментації організму коли шкіра, або її похідні синтезують пігменти, здатні поглинати певні частини сонячного спектру.

Тварини сприймають зміни освітлення органами зору або шкіряними органами чуття, світлова енергія перетворюється у нервові збудження, яке прямим або опосередкованим шляхом впливає на зовнішнє забарвлення.

Фізіологічні зміни забарвлення тварин. При фізіологічній зміні забарвлення під дією світла пігменти заново не синтезуються. Відбувається лише відкладання наново вже існуючих частинок пігменту в межах клітин шкіри тварини, або іншого покриву. В деяких випадках вони можуть також виділятися або групуватися і утворювати новий малюнок, який в кінці кінців може привести до зовсім іншого загального забарвлення тварини. Часто фізіологічні зміни забарвлення пов'язані з добовими змінами освітлення. Так палочники, личинки аксолотля і риба скат дуже швидко змінюють забарвлення в відповідності до зміни дня і ночі.

Набагато повільніше відбувається адаптаційна зміна забарвлення у відповідності до змін умов середовища, яка не залежить від добової періодичності. Приклад – зміна забарвлення тіла придонних риб (камбала, скат) під колір дна водойми (рис. 3.2.8). Фізіологічним змістом такої зміни забарвлення є набуття захисного пристосування проти шкідливого випромінювання ультрафіолетових променів, які вловлюються пігментами.



Рис. 3.2.8 Камбала і скат на дні моря

При цьому одночасно відбувається і терморегуляція. З іншого боку, це також і маскування тварин під час власного полювання або від хижаків. Особливий випадок – різка зміна забарвлення головоногих молюсків (каракатиці), що слугує для відлякування переслідувачів.

Морфологічні зміни забарвлення тварин. До морфологічних змін забарвлення під дією світла, перш за все, потрібно віднести сезонні зміни забарвлення. На відміну від фізіологічної зміни забарвлення, при морфологічній пігментні речовини не перевидадаються, а синтезуються наново. Тривалість цього процесу, який також залежить від освітлення, дуже велика.

Прикладом морфологічної зміни забарвлення можуть бути такі зміни забарвлення при зміні фотоперіоду у тундрової куріпки, зайця-біляка, горностає, ласки та інших тварин (рис. 3.2.9).

Прикладом також може бути вплив тривалості фотоперіоду на забарвлення і малюнок крил метеликів в залежності від того, відбувається їх розвиток на короткому чи довгому дні. У деяких видів метеликів перша генерація, що вилітає із лялечки навесні, має червоні крила з чорними плямами, а літнє покоління метеликів має темно-червоне забарвлення з білими плямами. Раніше обидві форми вважались окремими видами.



Рис. 3.2.9 Ласка влітку та взимку

Захисне та застережне забарвлення. Мімікрія. Захисним називають забарвлення тоді, коли тварини стають непомітними на фоні навколишнього середовища. Таке забарвлення дозволяє «злитися» з фоном, стати непомітним, сховатися.

Чергування п'ятен у ссавців. Таке забарвлення робить організми непомітними, їх неможливо розрізнити на відкритій місцевості через перетин смужок на тілі з чергуванням тіні і світла в навколишньому середовищі (зебра, леопард). Застережне забарвлення характерне для отруйних форм і форм, які жалять, вони попереджають заздалегідь про такі свої властивості (мухомор, деревна жаба). Класична мімікрія (мімікрія Бейтса) – це наслідування незахищеним організмом захищеного (королівська змія – безпечна, тигрова – одна з найбільш отруйних змій). Таке наслідування, приклад, у комах – оса та муха-дзюрчалка. Мімікрія Мюллера – ряд захищених неїстівних видів має подібне забарвлення («одна реклама на всіх»); приклад: забарвлення ряду видів перетинчастокрилих – оса, бджола.

Адаптації тварин до відсутності або низької інтенсивності освітлення. Серед тварин розрізняють види світлолюбні (фотофіли) і тіньюлюбні (фотофоби); еврифотні, що витримують широкий діапазон освітлення, і стенофотні, що витримують вузько обмежені умови освітлення. Тварини з денною активністю звичайно є еврифотними; до стенофотних належать глибоководні, печерні, нічні і ґрунтові тварини.

Так як для тварин світло є необхідною умовою зорової орієнтації в просторі, то більшість тварин активні саме вдень при повному освітленні середовища. Вони мають відповідні морфологічні та фізіологічні адаптації, які ми розглянули вище. В то й же

час низка тварин веде нічній спосіб життя. Це та поведінка, яка характеризується високою активністю в нічний час та сном вдень.

Причини переходу тварин на нічний спосіб існування:

1. Конкуренція за ресурси їжі. Тварини видів, які споживають один і той же тип їжі, завжди відчувають конкуренцію з боку представників інших видів. Після переходу на нічну активність вони займають різні екологічні ніші і гострота конкуренції знижується. Наприклад, чисельні представники роду Яструб з родини Яструбових - хижі птахи з денною активністю (яструб малий, яструб великий, яструб чубатий, яструб чорноголовий, яструб білоший та ін), полюють вдень. Представники родини Совових (пугач, сова біла, сич-горобець, сич волохатий сова яструбина та ін.) активні вночі (рис. 3.2.10). Сиви можуть бути прикладом організмів, у яких життя при сутінковому освітленні призвело гіпертрофії очей. Величезні очі властиві довгоп'ятам, нічним лемурам, лорі та ін.



Рис. 3. 2.10 Яструб малий та пугач

2. Непомітність. Хижакам у нічний час набагато легше дістатись жертви просто через темряву. Окрім цього у нічних хижих організмів є чисельні морфологічні та фізіологічні зорові адаптації, які надають їм перевагу перед жертвою, що в більшості випадків активна вдень і не має таких пристосувань. Наприклад, така зорова адаптація, як тапетум - шар тканини в очах багатьох нічних хижих хребетних, розташований одразу за сітківкою і здатний відбивати світло, яке вже пройшло через око. Відбувається таке собі «подвійне поглинання» світла, кількість якого вночі мізерна (нічний зір). Це обумовлено тим, що жертви цих тварин – різноманітні денні антилопи, вночі бачать дуже погано.

Є і зворотний приклад: дрібні гризуни активні вночі, адже хижі птахи, їхні вороги, переважно активні в денний час.

3. Збереження водного балансу в організмі. Мешканці пустель та напівпустель активні вночі через те, що відсутність впливу сонячних променів, особливо інфрачервоних променів, скорочує випаровування води з їх організму.

Приклади нічних тварин, окрім вказаних вище: їжаки, нічні метелики, вовки, койоти, скорпіони, сарана, летючі миші тощо.

У чисельних тварин, які живуть в умовах ґрунтових вод, печерах, ґрунті, а також внутрішніх паразитів тварин шкіряний пігмент клітин шкіри втрачено, а очі повністю або частково редуковані.

Тварини підземних водойм (стигобійнти), як правило зовсім сліпі і відрізняються білим прозорим тілом, відсутність пігментів у них є спадковою. Вони також чітко бояться освітлення. Такі риси з'являються у тварин, які від наземного освітленого середовища вторинно перейшли до існування у підземному. Дегенерація очей у них може зайти так далеко, що зберігається лише зоровий нерв.

Колодязні рачки – бокоплави мешканці ґрунтових вод – тварини без очей. Замість очей у них лише точкові скупчення клітинних ядер, зв'язаних з нервовим вузлом (ганглієм). Також вони мають білий колір, пігментація повністю відсутня. Цей дрібний організм без очей має негативну поведінкову реакцію на мінімальне освітлення. У їхнього родича, представника цього ж роду струмкового бокоплава є пігмент у покривах і присутні повноцінні органи зору, властиві даній групі тварин.

В той час, як у справжніх ґрунтововодних рачків стигобійнтів відсутність пігментів є спадковою. у стигофільних видів тварин, які просто люблять темряву, втрата пігментації є лише короткочасовою адаптивною реакцією, що є оберненою. Наприклад, в'їчастий черв *Grenobia* – звичайний вид струмків Балканського півострова має забарвлення від зеленого до чорного. Але при потраплянні в карстові печери він втрачає світлозахисне забарвлення і стає просто білим.

Зворотній процес можна спостерігати у безбарвного хвостатого земноводного – європейського протей, коли його тривалий час освітлювали жовто-біла шкіра набувала темно-сірого кольору (рис. 3.2.11).



Рис. 3.2.11 Європейський протей на світлі та в печері

Адаптивні фотоперіодичні реакції тварин. Денна та нічна активність тварин, яку ми розглянули раніше, є проявом адаптивної добової реакції тварин на зміну інтенсивності освітлення протягом доби. Фотоперіодизм у тварин (реакція на освітлення) також виражається у специфічній активності або пасивності їх дій під час освітлення і в темноті. Явище фотоперіодизму чітко виражене у видів, які мешкають в умовах різких сезонних змін (наприклад контрастні умови літа і зими в середній полосі та в тропічних лісах). Фотоперіодизм – основний чинник, який генерує коливання власної активності з частотами, які наближені до частот основних зовнішніх геофізичних циклів (добові, сезонні).

Особливістю періодичних змін освітлення є те, що вони найбільш сталий чинник зовнішнього середовища, який впродовж мільйонів років невинно впливає на живу природу. Натомість, інші фактори (температура, вологість, тиск тощо) можуть змінюватись протягом доби та року в дуже широких межах.

Фотоперіодизм, як правило, виявляється лише за певного поєднання з іншими супутніми екологічними факторами. Так, наприклад, вихід комах із зимуючих лялечок залежить не лише від довжини світлового періоду доби, а й від температури довкілля.

Фактично фотоперіодичні реакції тварин (і рослин) можна розділити на дві групи:

1. Добовий фотоперіодизм (добові циркадні ритми) – здатність організмів реагувати на зміни тривалості світлового періоду протягом доби. У тварин добовий ритм проявляється насамперед у зміні активності і відпочинку. Протягом доби змінюється також інтенсивність багатьох фізіологічних процесів в організмі. Це зберігає енергію під час відпочинку і мобілізує її в період діяльності.

Добовий ритм найбільш повно віддзеркалює процес адаптації організму до зміни умов довкілля.

В цілодобовому ритмі коливаються практично всі показники різноманітних систем організму.

На зміну тривалості освітлення в добовому циклі здатні реагувати велика кількість тварин (комахи, кліщі, риби, птахи, ссавці та ін). Наявність таких реакцій і обумовлюють існування денних і нічних тварин.

2. Сезонний фотоперіодизм (сезонні ритми) – здатність організмів реагувати на зміни тривалості світлового періоду протягом року. Приклади сезонних фотоперіодичних реакцій тварин:

➤ міграції (рис. 3.2.12);



Рис. 3.2.12 Сезонна міграція північного оленя та антилопи гну

- плодючість;
- осінні і весняні линьки;
- перехід до зимівлі;
- чергування у нащадків обох статей і партеногенетичних поколінь,
- настання і припинення шлюбного періоду;
- розвиток (активний або з діапаузою) та ін. сезонні адаптивні явища.

Ці ритми дають можливість заздалегідь пристосуватись до сезонних змін умов довкілля. Адже саме сезонні зміни освітлення – це найточніший сигнал про зміну пори року, інші фактори середовища можуть коливатися у дуже широких межах протягом року.

РОЗДІЛ 4

ТЕМПЕРАТУРА ЯК ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР

Живі організми відносять до напівавтономних, частково ізольованих по відношенню до зовнішнього середовища систем. Це значить, що від температури середовища в тій чи іншій мірі залежить температура організмів і, отже, швидкість хімічних реакцій обміну речовин.

Температура визначає швидкість руху атомів і молекул у будь-якій системі, якщо цей рух можливий. В свою чергу, швидкість атомів і молекул є показником потенційної енергії, від абсолютних значень якої стає можливою чи неможливою їх взаємодія та результативність хімічних реакцій. На ефективність здійснення хімічних взаємодій в клітинах живих істот також впливає ферментативне забезпечення їх протікання. Більшість реакцій в живих системах каталізують білки-ферменти, що знижують рівень енергії активації молекул на декілька порядків. Тому температури, при яких зберігається нормальна структура білків (в середньому до +50°C), визначають межі існування живих систем. Таким чином, без забезпечення організму оптимальною (в певному інтервалі) температурою, існування живих систем є неможливим.

Існує два джерела утворення тепла в самій клітині. Це хімічна термопродукція – тепло метаболічних екзотермічних реакцій:

- окислення органічних сполук;
- окислення АТФ до АДФ.

В обох випадках частина енергії розсіюється у вигляді тепла. Ці джерела і забезпечують внутрішній розігрів організмів.

В більшості видів живих організмів вказані вище джерела внутрішнього тепла працюють з низькою інтенсивністю і не створюють достатньої його кількості для того, щоб не залежати від зовнішніх джерел тепла. Окрім цього, вони не мають ефективних пристосувань до термоізоляції та утримання того тепла, яке вони самі створюють, тобто їх регуляторні властивості дуже обмежені.

Це так звані пойкилотермні (ектотермні) організми, які покладаються на зовнішні джерела тепла. Температура тіла ектотермів суттєво змінюється слідом за змінами температури середовища.

Пойкілотермія властива більшості живих організмів на нашій планеті: рослинам, всім мікроорганізмам, безхребетним тваринам і значній частині хребетних.

У групи тварин внутрішня теплопродукція здійснюється на рівні, достатньому для того, щоб підтримувати постійну оптимальну температуру тіла, незалежно від температури зовнішнього середовища. Таких тварин називають гомойотермними, або ендотермними. Гомойотермія характерна тільки для птахів і ссавців.

Частковий випадок гомойотермії (ендотермії) – гетеротермія – властива тваринам, що впадають у несприятливий період року в сплячку або оціпеніння (уповільнення обміну речовин). Такими є ведмеді, байбаки, їжаки, летючі миші, соні та ін.

4.1 Температурні адаптації тварин

Більшість тварин, як і рослини, є пойкілотермними (ектодермними) організмами. Температура тіла даної групи тварин змінюється слідом за температурою навколишнього середовища. Можливостей протистояння несприятливому тепловому режиму середовища за рахунок створення і збереження власного тепла у них недостатньо.

Така залежність від температури середовища відбувається через те, що тварини можуть переміститися в більш тепле або прохолодне місце тоді, коли таке місце знайдеться, а нагрітися на сонці – лише тоді, коли воно світить. На засоби регулювання теплового балансу також необхідно витратити енергію. Окрім цього, будь які переміщення в просторі видають організм для конкурентів або хижаків. Якщо витрати на регуляцію температури тіла будуть більшими, ніж вигоди від такої регуляції, то природній добір буде працювати проти регуляції. Таким чином, ефективність терморегуляції – це компроміс між витратами і вигодами.

Адаптації тварин до існування в несприятливих температурних умовах виникають з різною швидкістю і залежить від циклу розвитку, швидкості зміни поколінь, обертання генетичної інформації у часі. Швидко адаптації виникають у членистоногих, які за 10-20 поколінь можуть пристосуватися до дії нового фактору. Процес вироблення адаптацій у багаторічних рослин чи птахів – дуже повільний, вимагає сотень і тисяч років.

Пасивний тип адаптацій характерний для ектотермних (пойкілотермних) організмів (всі таксони органічного світу, крім птахів і ссавців). У цих живих істот температура тіла регулюється зовнішніми джерелами тепла, через те, що вони мають обмежені можливості активно протидіяти зниженню або підвищенню власної температури (пасивно змінюються за середовищем). Тому їх активність при зниженні температури середовища падає: комахи, ящірки і багато інших тварин при прохолодній погоді стають малорухомими.

Активний тип адаптацій характерний для ендотермних (гомойотермних) тварин. Дана група може в значній мірі підтримувати власну постійну температуру, активно переборюючи несприятливі температурні умови.

Температурні адаптації тварин об'єднують у три види:

1. Фізіологічні адаптації.

Хімічна теплопродукція – активне збільшення теплопродукції у відповідь на зниження температури. Адаптивні можливості за рахунок збільшення термопродукції у екто- і ендотермів різні. Через знижений рівень обміну речовин у ектотермів виробляється власного тепла мало і, отже, можливості хімічної терморегуляції мінімальні.

Показником хімічної теплопродукції є споживання кисню для окиснення органічних речовин з метою отримання внутрішнього тепла (теплопродукція). Наприклад, при однаковій температурі середовища, +37°C, пустельна ігуана (ектодерм) споживає кисню в 7 разів менше, ніж кролі такої ж маси (ендодерми) при цій же температурі (рис. 4.1.1).

Основна речовина, яка містить значну кількість хімічної енергії – це нейтральні жири. Саме вони забезпечують найкращу теплопродукцію. Ссавці мають спеціалізовану буру жирову тканину, в якій вся вивільнена хімічна енергія під час окислення, розсіюється виключно у вигляді тепла і не переходить у зв'язки в АТФ. Вивільнення енергії з цього типу жирової тканини відбувається повільно. Це важливо для тварин, які впадають в сплячку.

Активно виділяють тепло печінка і скелетні м'язи за рахунок тканинного дихання. Клітини м'язової та інших тканин і без здійснення робочих функцій виділяють тепло. Регулюється теплопродукція температурою навколишнього середовища та гормонами (тироксин підвищує швидкість метаболічних реакцій).



Рис. 4.1.1 Ігуана (ектотерм) та кріль (ендотерм)

Підтримка температури в такий спосіб за рахунок теплопродукції потребує великих витрат корму, як субстрату окисних реакцій. Таким чином, хімічна терморегуляція обмежена кормовою базою. Наприклад бурозубка з'їдає в день корму у 4 разів більше власної ваги. Птахи, які зимують без міграції, також потребують багато корму. Для них небезпечні не стільки морози, скільки відсутність корму.

Хімічна термопродукція не вигідна за відсутності корму взимку і тому практично відсутня за полярними кругом в цю пору року (тюлені, моржі, білі медвежі). Також хімічна термопродукція присутня на мінімальному рівні у мешканців тропіків, оскільки у них просто не виникає необхідності продукувати додаткове тепло.

Боротьба з перегрівом шляхом збільшення інтенсивності випаровування (продихи у рослин, дихальця у комах, виділення поту, часте дихання тощо).

Випаровування води з поверхні тіла ефективний засіб охолодження, так як перехід води із рідкого в пароподібний стан супроводжується поглинанням енергії і охолодженням поверхні випаровування. Але цей механізм потребує великих втрат води і тому можливий не у всіх умовах існування тварин.

Випаровування води здійснюється у ендотермних тварин зі шкіри та слизових оболонок рота, верхніх дихальних шляхів. Більша частина тепла втрачається під час випаровування вологи із поверхні організму. При високій температурі навколишнього середовища тварини зволожують свою шкіру з допомогою секреції поту або занурюючись в рідкий бруд і калюжі. Тварини з вовняним покривом облизують тіло, наприклад щури.

Виділення поту збільшується при підвищенні температури навколишнього середовища та підвищенні температури тіла.

У більшості тваринних організмів відсутні потові залози, або вони функціонують інертно. В таких випадках вирішальну роль при високих температурах навколишнього середовища відіграє тепловіддача через систему дихання (жуйні тварини).

Існують ссавці, що мають потові залози, які продукують в'язкий піт. Його продукція недостатня, щоб забезпечити необхідну тепловіддачу. При високих температурах у жуйних копитних виникає задишка.

Задишка – це збільшення частоти дихання за високих температур середовища. Слизова порожнини рота починає активно забезпечуватися кров'ю, зростає секреція слини. Повітря в шляхах системи дихання насичується водяними парами, створюються умови для випаровування водяної пари. Збільшення частоти дихання забезпечує високий рівень випаровування та охолодження.

Підвищення температури ядра тіла до 40,5-41,5°C приводе до збільшення частоти дихання і тепловіддача виражено збільшується. Собаки у спеку роблять 300-400 подихів за хвилину при нормі 20-40 подихів за хвилину.

Але максимальна тепловіддача дихальної системи не настільки значна, щоб повністю охолодити організм через високу частоту дихання. Аналог теплової задишки ссавців у птахів – характерне горлове тремтіння – коливальні рухи нижньої сторони шиї (вентиляція дихальних шляхів) (рис. 4.1.2).



Рис. 4.1.2 Вівчарка та соловей у спеку

Існують пристосування до зниження рівня зневоднення шляхом ізоляції поверхні випаровування (закриття продихів у рослин, або дихалець у комах, закриття ротової порожнини), але це також небезпечно, тому що випаровування – важливий засіб

зниження температури. Тому у тварин цієї групи - завжди вибір між зниженням температури та зневодненням.

Боротьба з переохолодженням у ектотермних тварин – часткове зневоднення тіла на період низьких температур та накопичення в клітинах речовин антифризної дії, які запобігають утворенню кристалів льоду при замерзанні води (етиленгліколь, цукри, гліцерин, глікоген). Кристалізація в клітинах за присутності антифризних речовин починається лише при -60°C .

Ендотерми за низьких температур не накопичують антифризних речовин, а інтенсифікують свій обмін для збільшення теплопродукції (активна стратегія адаптації). В цей період вони потребують достатньої кількості корму для окислення органічних речовин і отримання додаткової енергії на існування. Корм може виступати обмежуючим фактором.

Іще одна група специфічних температурних адаптацій тварин - це морфологічні адаптації або так звана фізична терморегуляція. Основний напрямок адаптацій такого типу полягає не у збільшенні рівня власної теплопродукції, а у максимальному збереженні вже створеного твариною тепла, зменшення тепловіддачі в середовище.

2. Морфологічні адаптації (фізична терморегуляція, теплоізоляція) – зміна рівня тепловіддачі у середовище, відбувається завдяки:

- особливостям покривів тіла,
- розподілу жирових запасів,
- деталям будови кров'яної системи,
- можливості випаровування тощо.
- економному використанню води у пустельних тварин і т.д.

Цей вид терморегуляції у ектотермів також розвинений слабо. Покриви їх тіла не здатні ізолювати організм від середовища і зберегти внутрішнє тепло (хітин у членистоногих, зроговілі луски у плазунів тощо), вони захищають лише від надлишкового випаровування вологи. Жирові запаси у ектотермів присутні у мінімальній кількості і не відіграють термоізоляційної ролі. Будова кровеносної системи не забезпечує розділення крові на венозну та артеріальну, кров змішана і не доставляє до тканин достатньої кількості кисню та нізькомолекулярних органічних речовин, які при окисненні дають додаткове тепло.

У деяких ектотермів є ефективні механізми використання мінімальної кількості води в умовах пустелі, але в умовах жаркого клімату потреба у термоізоляції таких тварин відсутня. Проблема для них в іншому – віддати в середовище надлишок накопиченої протягом сонячного дня додаткової внутрішньої енергії. Можливий захист від перегрівання шляхом підсилення тепловіддачі у зовнішнє середовище. Важливе значення для підтримки температурного балансу має співвідношення поверхні тіла до його об'єму, тому що продукування тепла залежить від маси тварини, а його втрата відбувається через покриви. Правило К. Бергмана: якщо два близьких види теплокровних тварин відрізняються розмірами, то більш великий мешкає у більш холодному, а дрібний – у більш теплому кліматі (зв'язок розмірів і пропорцій тіла). Це правило діє в тому випадку, коли види не розрізняються іншими пристосуваннями до терморегуляції (рис. 4.1.3).



Рис. 4.1.3 Білий ведмідь – 400 кг (Арктика), бурий ведмідь – 250 кг (Євразія), гімалайський ведмідь – 130 кг (Південно-Східна Азія)

Д. Аллен у 1877 році підмітив, що у багатьох птахів і ссавців північної півкулі відносні розміри кінцівок і різноманітних частин тіла, що виступають (хвости, вуха, дзьоби), збільшуються до півдня. Ці частини мають більшу відносну поверхню, що вигідно в умовах жаркого клімату. Правило Аллена формулюється так: виступаючі частини тіла теплокровних тварин в холодному кліматі менші, ніж у теплому (рис. 4.1.4).

Ендотерми, навпаки, мають чисельні розвинені механізми фізичної терморегуляції, які забезпечують утримання створеного всередині тіла тепла. Тому вони можуть вести активне життя при

низьких позитивних та від'ємних температурах. Фізична теплорегуляція найбільш вигідна, оскільки адаптація до низьких позитивних та від'ємних температур здійснюється не за рахунок додаткової продукції тепла, а за рахунок механізмів максимального збереження його в тілі організму.



Рис. 4.1.4 Зменшення довжини вух у представників родини вовчих за правилом Алена, зліва направо – фенек (Північна Африка), лисиця (середня Євразія), песець (північ Євразії)

Особливості покривів тіла. Наявність підшкірного жиру, шерсті та пір'євого покриву у ендотермів. Густа шерсть ссавців, пір'я і пух птахів забезпечують збереження навколо тулуба прошарок повітря з температурою тіла (регуляція нахилом волосся та пір'я, сезонна зміна шерсті і пір'я).

Розподіл жирових запасів ендотермів. Так як ліпіди (жири) гарні ізолятори, то жир рівномірно розподіляється під шкірою по всій поверхні тіла у тварин північних зон. У тварин південних зон такий шар може привести до перегріву, тому жир зосереджений в окремих, локальних місцях (верблюди, курдючні вівці та інші).

Деталі будови кров'яної системи ендотермів та інші механізми, які забезпечують збереження тепла в організмі:

- 4-х камерне серце, яке забезпечує розділення крові на венозну і артеріальну та притік до органів і тканин артеріальної, насиченої киснем та низькомолекулярними цукристими сполуками крові. Це дозволяє ефективно окислювати органічні сполуки з виділенням великої кількості енергії;
- рефлекторне звуження і розширення кровоносних судин шкіри (судинні реакції), розташованих на різній глибині від поверхні тіла, що змінюють її теплопровідність та втрати тепла в середовище. Судинні реакції - розширення дрібних судин, розташованих близько до поверхні (теповіддача в зовнішнє середовище підвищується), стискання поверх-

невих і розширення глибоких судин (консервація тепла в організмі);

- протипотічний теплообмін при забезпеченні кров'ю окремих органів. Системи протипотічного теплообміну, в основному, зосереджені в кінцівках ссавців і птахів і забезпечують збереження тепла всередині тіла під час зниження температури середовища.

Терморегуляційний тонус – мікросокорочення м'язових фібрил під дією нервових імпульсів («холодове тремтіння») підвищує швидкість метаболізму і, відповідно, температуру тіла. Така адаптація присутня і у ектотермів. Під час польоту при низькій температурі середовища тепловіддача в повітря (конвекція) сильно збільшується і приводить до критичних втрат тепла, тому комахи переривають свій політ. За рахунок повторюваного скорочення внутрішньої мускулатури (дзижчання) вони піднімають температуру свого тіла і продовжують політ.

Лише ендотерми, завдяки переліченим механізмам, можуть вести активне життя при температурі нижче нуля, а деякі навіть розмножуватися (королівські пінгвіни, шишкар ялиновий) (рис. 4.1.5).



Рис. 4.1.5 Королівські пінгвіни та шишкар ялиновий

3. Поведінкові адаптації. Змінюючи свою поведінку, тварини можуть активно уникати критичних температур. У рослин цей вид адаптації відсутній. Це основний засіб регуляції температури у ектотермів.

Спеціалізовані форми поведінки, які забезпечують уникнення критичних температур характерні як для ектотермів, так і для ендотермів. Це риття нір, побудова гнізда, тощо (рис. 4.1.6). Пошук житла взимку - тварини шукають житло, де перепад температур не

такий значний, як на відкритій поверхні. Деякі будують гнізда з добре регульованою температурою (бджоли, мурахи, терміти).

Переміна пози на сонці більше властива ектотермам. Різні види коників (прямокрилі) протягом світлового дня розташовують тіло поперек напрямку сонячних променів, що дозволяє їм краще поглинати енергію сонця.



Рис. 4.1.6 Земляна оса біля нори та горила в гнізді

Короткі міграції – активний пошук сприятливих мікрокліматичних умов. Відстані для таких міграцій можуть бути дуже короткими. Так ящірка шукає зранку поблизу нагрітий камінь, щоб підняти свою температуру, потім для охолодження ховаються у нору. Краб вибігає з прохолодної глибини на тепле мілководдя для того, щоб нагрітися і повертається назад, якщо на березі стає занадто спекотно (рис. 4.1.7).



Рис. 4.1.7 Ящірка і краб у пошуку тепла

Зміна міст існування з оптимальними умовами температури, вологості та інсоляції. В цю категорію в основному потрапляють короткі міграції з одного середовища в інше перед зимовим періодом та навпаки навесні. Приклад – земноводні занурюються

в мул на зиму.

Сезонні далекі міграції. Для підтримки температури тіла ссавцям і птахам необхідна їжа, яка взимку стає труднодоступною. Тому чисельні види птахів і ссавців вирішують цю проблему шляхом міграції - переміщенням на зиму в тепліші краї.

Це ж стосується і деяких лускокрилих. Наприклад данаида монарх - вид метеликів з сімейства нимфалід. Метелики-монархи здійснюють самі далекі міграції в світі комах в пошуках корму, тепла, води і т.і. Літо монархи проводять на відкритих рівнинах Північної Америки. Восени вони мігрують на південь - у Каліфорнію, Флориду і Мексику, через те, що взимку стає холодно. В місцях зимівлі нерідко збираються мільйони метеликів монархів. З настанням весни цей вид лускокрилих повертається на північ. Деякі метелики монархи пролітають за рік біля 4200 км (рис. 4.1.8). Для дрібних ссавців такі подорожі неможливі, їх альтернатива - сплячка.



Рис. 4.1.8 Міграції метеликів та птахів

4. Екстремальний комплексний адаптивний механізм – перехід в стан анабіозу або сплячки.

В помірних кліматичних зонах зі зниженням температури середовища ектотерми віддають залишки власного тепла через відсутність термоізолюючих покривів та механізмів, які запобігають втратам тепла, тому всі процеси їх життєдіяльності уповільнюються і тварини впадають у заціпеніння (анабіоз). Анабіоз – стан організму, за якого обмінні процеси тимчасово припиняються або сповільнені настільки, що відсутні всі видимі прояви життя.

Це комплексний адаптивний механізм різних живих істот, так як він спостерігається при значному погіршенні декількох факторів існування (від'ємна температура, відсутність вологи, корму та ін.). В

такому стані вони мають високу холодостійкість, яка в основному забезпечується біохімічними механізмами на мінімальному рівні (пасивна стратегія). Щоб знову стати активними, ектотермні тварини повинні отримати певну кількість тепла ззовні. При поверненні оптимальних умов відбувається відновлення нормального рівня життєвих процесів.

Анабіоз властивий ектотермним організмам. Безхребетні: гідри, черв'яки, раки, водні і наземні молюски, деякі комахи, а з хребетних – земноводні і плазуючі, під час анабіозу втрачають майже половину рідини в тканинах. Весною вони відтають і починають рухатися за рахунок енергії окисленої глюкози в тканинах. Деякі представники земноводних (тритони, жаби) здатні замерзати при низьких температурах (рис. 4.1.9).



Рис. 4.1.9 Жаба зелена та сибірський кутозуб (тритон) здатні до тривалого анабіозу

З таким анабіозом багато спільного має зимова сплячка ендотермів ссавців (гібернація), а при зневодненні й літня сплячка (естивація) пустельних тварин. Сплячка – різке зниження інтенсивності процесів життєдіяльності (живлення, рухової активності). Це стадії спокою у безхребетних, заціпеніння ящірок і змій, зимова сплячка ведмедів, борсуків та ін.

За ступенем глибини сплячки розрізняють:

- 1) Факультативна сплячка або сезонний сон. За зміни кліматичних умов, або при порушенні спокою, сон може бути перерваний;
- 2) Справжня безперервна сезонна сплячка. Вона характеризується втратою здатності до терморегуляції, різким скороченням числа дихальних рухів, скорочень серця, падінням швидкості обміну речовин. Повного припинення обмінних процесів не фіксується. В першу чергу утилізуються жир і глікоген печінки, які витра-

чаються дуже економно. Сплячка відбувається у спеціально збудованих сховищах: печерах, норах, дуплах, завалених листям і хмизом ямах тощо.

Температура і розвиток ектотермів. Найважливіший вплив температури на ектотерми з точки зору екології – це її вплив на швидкості їх росту і розвитку. Критично низькі для даного виду температури, за яких ріст не відбувається, називають холододовим пригніченням. Після холододового пригнічення нормальна швидкість обмінних процесів відновлюється за певної температури, яка називається температурним порогом розвитку і є різною у різних видів.

Чим більша реальна температура у порівнянні з «порогом розвитку», тим менше часу необхідно для закінчення розвитку окремих стадій та життєвого циклу загалом.

Таким чином, про ектотермів можна сказати, що для розвитку їм потрібна комбінація часу і температури, яку часто називають фізіологічним часом (концепція градусо-днів, температури-часу). Іншими словами, час залежить від температури, якщо температура буде нижче порогу розвитку, то він може просто «зупинитися». Уявити таку ситуацію для ендотермних організмів неможливо (вагітність ссавців).

Концепція градусо-днів (температури-часу) пояснює, чому в різні роки масове народження, наприклад, коників або метеликів відбувається в різні дати. Адже в різні роки реальна температура середовища може бути різною. І в різні роки з моменту початку розвитку одна і та ж кількість градусів, більших за порогову накопичується за різну кількість днів.

Якщо в системі координат по горизонтальній вісі відкладені температури тіла, а по вертикальній – значення швидкостей розвитку, то можна побачити широкий інтервал температур, де швидкість розвитку залежить від температури лінійно. При низьких температурах відхилення залежності від лінійної невелике. За високих температур середовища – плато. Як правило, життя організмів відбувається при температурах, що не досягають цих значень.

З цих причин часто приймається допущення: за температур, що перевищують «поріг розвитку», швидкість розвитку організму лінійно підвищується з підвищенням температури. У вітчизняній екології аналогом концепції градусо-днів є термін «сума ефективних температур» (X).

Суму ефективних температур розраховують за формулою:

$$X = (T - C) t$$

де:

X – сума ефективних температур,

T – реальна температура середовища,

C – температура порогу розвитку

t – кількість годин, або днів з температурою вище порогу розвитку.

На рисунку 4.1.10 температурний поріг розвитку (*C*) – 10°C. Припустимо, що певний ектотермний організм потребує для нормального розвитку свого ембріону – 35 днів (*t*) з температурою вище порогу розвитку і має температуру порогу розвитку + 10°C. Реальна температура середовища становить біля 20°C (*T*).

$$X = (20 - 10) \cdot 35.$$

$$X = 10 \cdot 35 = 350 \text{ градуси/дні.}$$

$$X = 350 \text{ градуси/дні.}$$

Якщо наступного року буде холодніше і реальна температура середовища становить приблизно 15°C. Скільки днів буде тривати розвиток ембріону даного організму за таких умов?

$$350 = (15 - 10) \cdot t$$

$$350 = 5 \cdot t$$

$$t = 350 / 5 = 70$$

$$t = 70 \text{ днів}$$

Для даного виду організму ембріональний розвиток за температури середовища 20°C буде тривати 35 днів, а за температури середовища 15°C – 70 днів.

Швидкість розвитку

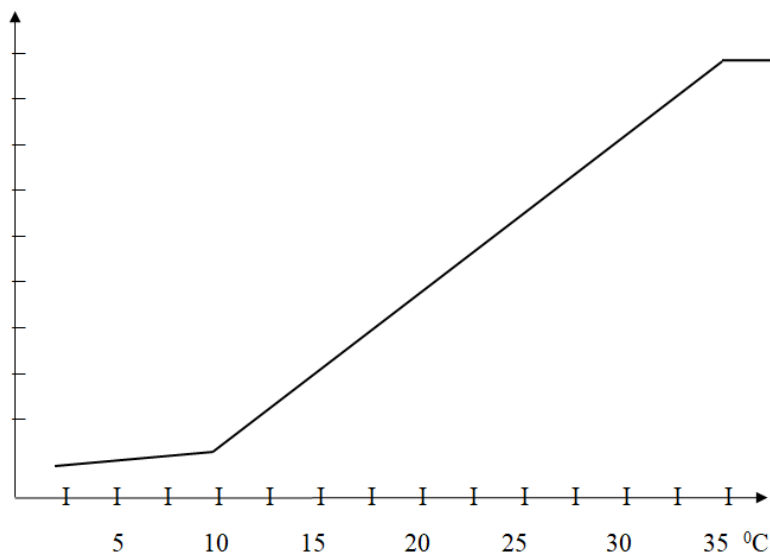


Рис. 4.1.10
Залежність швидкості розвитку ектотермів від температури

Таким чином бачимо залежність часу розвитку ектотермного організму від температури середовища (концепція градусо/дні).

Для ендотермних організмів такої залежності бути не може через постійну власну температуру організму.

4.2 Температурні адаптації рослин

Рослини ведуть прикріплений спосіб життя, тому не можуть самостійно опинитися в більш теплом або прохолодному місці.

Високі інтенсивності освітлення приводять до значного нагрівання поверхні рослин та живого вмісту цитоплазми. За температури $+35^{\circ}\text{C}$ і вище в рослинній клітині відбуваються наступні негативні процеси:

- критично підвищується концентрація клітинного соку;
- збільшується в'язкість цитоплазми;
- тонопласт втрачає свою вибірккову проникність і стає більш проникним для сечовини, гліцерилу та інших молекул, які виходять із вакуолі;
- осмотичний тиск через певний час знову зростає через гідроліз крохмалю і збільшення вмісту моноцукрів;
- перегрів значно активує розпад білків, вони розкладаються з утворенням аміаку, який є токсичним для клітини;
- відбувається руйнування хлорофілу;
- починаються незворотні розлади дихання та інших фізіологічних процесів;
- відбувається теплова денатурація білків;
- починається коагуляція цитоплазми і, як наслідок, загибель клітини;
- перегрів ґрунту призводить до пошкодження, опіків і відмирання розташованих близько до поверхні ґрунту коренів.

Адаптації рослин до високих температур. Комплексна дія екологічних чинників на рослину знаходить повний відбиток в комплексному характері адаптації. Анатомо-морфологічні адаптаційні риси, що запобігають перегріву, в основному ті ж самі, що слугують рослині для ослаблення приходу сонячної радіації до тканин надземних частин.

1. Анатоμο-морфологічні адаптації:

- відбиття і розсіювання променів, що падають на рослину завдяки глянцевої кутикулі або густому опушенню;
- зменшення тим, чи іншим способом площі, що нагрівається (кут розташування листків, складання складних листків) або пряма редукція листової поверхні;
- вертикальне і меридіональне положення листя і т. д.

Ці ж особливості будови одночасно сприяють і зменшенню втрати рослиною води, в цьому проявляється комплексний характер адаптацій.

Окрім комплексних адаптаційних засобів є і спеціальні риси будови, які виконують роль «теплового захисту», наприклад, розвиток коркової або повітряноносної тканини поблизу кореневої шийки у деяких пустельних рослин.

2. Фізіологічні адаптації:

- підвищення термостійкості протопласту в результаті закалювання;
- охолодження тіла шляхом транспірації, (можливості такого захисту досить обмежені, бо перегрівання часто супроводжується дефіцитом вологи);
- збільшення вмісту органічних кислот, які зв'язують надлишковий аміак, який утворюється при розпаді білків;
- перехід в стан анабіозу, що особливо часто зустрічається серед нижчих рослин;
- жаростійких рослин що ростуть в умовах пустелі – сукулентів визначається високою в'язкістю цитоплазми і великою кількістю зв'язаної води.

За ступенем адаптації до високих температур можна виділити наступні групи рослин:

1. Нежаростійкі види – всі види, які пошкоджуються вже при 30-40° С, в крайньому випадку при 45°С – це еукаріотичні водорості і підводні листостеблові квіткові рослини і, нарешті, більшість наземних мезофітів (м'яколистяні наземні рослини). Всі ці види можуть заселяти лише такі місця проживання, в яких вони не піддаються занадто великому перегріву, а більш сильну спеку переживають тому, що вони здатні ефективно знижувати власну температуру за рахунок транспірації.

2. Жаростійкі еукаріоти – рослини сухих місць існування з сильною інсоляцією (степ, пустеля, савани, сухі субтропіки). Вони витримують півгодинне нагрівання до +60 градусів. Температура вище +60°C є, очевидно, критичною межею для високодиференційованих рослинних клітин (з ядром та іншими органелами).

3. Жаростійкі прокаріоти – термофільні бактерії і деякі види синьо-зелених водоростей можуть існувати в гарячих джерелах за температури +85,+90 градусів.

Низька температура та її вплив на цитоплазму рослин. Рослини, пошкоджені морозом, втрачають тургор, із тканин після відтаювання вода витікає легко, як із губки.

Лід утворюється спочатку не всередині клітин, а в міжклітинному просторі, де концентрація речовин низька.

Причина загибелі від морозу – коагуляція протоплазми. Кристали льоду в міжклітинному просторі відтягують воду із клітин, клітинний сік стає більш концентрованим, протоплазма втрачає воду. Підвищення концентрації клітинного соку при замерзанні змінює його звичайну кислотність, що також сприяє коагуляції білків. У результаті - після відтавання протоплазма вже є мертвою і втрачає вибірково проникність.

Внаслідок зниження температури в рослинній клітині:

- порушується обмін речовин і змінюються колоїдно-хімічні властивості протоплазми;
- підсилюються гідролітичні процеси;
- порушується зв'язок ліпідів і білків у мембранах хлоропластів;
- хлоропласти дегенерують і розпадаються, в'язкість цитоплазми збільшується.

При позаклітинному льодоутворенні та супутньому стисканні протоплазми плазмалема тісно контактує із зовнішньою мембранною хлоропластів. У місцях такого контакту плазмалема пізніше розривається при збільшенні об'єму протопласту, викликаного надходженням води під час відтаювання позаклітинного льоду.

Адаптації рослин до низьких температур. Будь-яке зниження в'язкості протоплазми обумовлює підвищення стійкості рослини до низьких позитивних температур, так як при цьому порушення обміну речовин відбувається пізніше:

- збільшення розмірів і кількості органел;

- безпосередній контакт зовнішніх мембран хлоропластів та мітохондрій і навіть злиття їх зовнішніх мембран. При цьому можливий обмін газами (O_2 та CO_2), НАДФН та АТФ не опосередковано через дифузію в цитоплазмі, а безпосередньо між органоїдами;
- формування додаткової плівки, яка розташована під плазмалемою;
- багаточисельні інвагінації і зморшки плазмалеми (поновлюють мембрану після відтаювання навесні).
- збагаченням мембран ліпідами, загартування рослин супроводжується змінами співвідношення різних форм ліпідів у мембранах;
- накопичення водорозчинних вуглеводів: сахарози, глюкози, фруктози, рафінози та ін.
- накопичення амінокислот, що зв'язують воду;
- можливе загартування рослин низькими позитивними температурами (при загартуванні завжди збільшується кількість цукрів у тканинах);
- білки цитоплазми частково гідролізуються і переходять у більш прості конформаційні форми, які не так сильно денатурують при замерзанні.

Загалом, єдино можлива умова адаптації рослини до стрес-фактора – це нормалізація співвідношення продуктів реакцій синтетичної та гідролітичної спрямованості на користь ферментів синтетичної дії.

4.3 Температура, розповсюдження і чисельність організмів

Роль температури в характері розселення організмів можна сформулювати в декількох положеннях. Ці основні принципи доцільно і доречно використати по відношенню до будь-якого екологічного фактору, потрібно лише замінити термін «температура» на термін «вологість» або «засоленість». Отже:

1. В деяких випадках розповсюдження організмів обмежується летальними зовнішніми умовами. Такі летальні умови не обов'язково існують постійно – вони можуть виникати час від

часу. Цього достатньо для обмеження подальшого розповсюдження організмів.

2. Набагато частіше розповсюдження організмів обмежується через систематичне існування і дію субоптимальних, а не летальних умов, які викликають гальмування росту, розмноження або інших важливих процесів.
3. Вплив субоптимальних умов часто полягає у зміні біологічної взаємодії між особинами виду, що співіснують у популяції та іншими видами.
4. Субоптимальні умови часто взаємодіють з іншими факторами так, що виділити одну умову у якості самостійного фактору буває неможливо.
5. Несприятливі наслідки впливу субоптимальних умов часто пом'якшуються фізіологічними і поведінковими реакціями організмів, а також в результаті набуття ними нових ознак в ході еволюції.
6. Особини виду, що існують біля межі ареалу, населяють ділянки («п'ятна»), умови в яких найбільш близькі до тих, які існують в центрі ареалу.

Температура, як і будь-який інший фактор проявляє свою лімітуючу дію не однозначно:

1. На різних етапах онтогенезу організми потребують різних температур. Так арктичне ракоподібне морський жолудь гине за температури $+25^{\circ}\text{C}$ і вище. Оптимальна температура для його дихання і живлення лежить в межах $2-18^{\circ}\text{C}$. Разом з тим дозрівання гонад і запліднення відбувається взимку лише за температури нижче 10°C , яка триває не менше 20 діб. Таким чином головне обмеження – температури до 10°C взимку – на південь від такої ізотерми поверхневих вод це ракоподібне потрапити не може. Тому важливу роль насправді відіграють два температурних бар'єри. На південь від межі розповсюдження арктичного морського жолудя літні температури занадто високі для дорослих особин (вище 25°C), а зимові – занадто високі для дозрівання статевих продуктів.
2. Сезонні коливання температур. Один із важливих факторів, що обмежують розповсюдження рослин – це очевидно вимерзання. Відомо, що в Канаді навколо озера Онтаріо ростуть персикові дерева. Ростуть вони там не тому, що там так тепло, а тому, що

вірогідність пізніх заморозків навколо озера дуже низька. На південь, де клімат тепліше і здавалося б персикові дерева повинні рости краще, вони не розповсюджуються через те, що пом'якшувальна дія озера Онтаріо послаблюється, пізні заморозки стають регулярними і дерева катастрофічно обмерзають. Аналогічна ситуація існувала навколо Аральського моря, яке перешкоджало пізнім заморозкам. Тепер, після його значного висихання, весняні заморозки в Середній Азії стали звичним явищем.

3. Наявність або відсутність конкурентів за середовище. Сади і дендрарії населені рослинами, які в природних умовах ростуть в інших, більш теплих місцях. В дендропарках і садах вони ростуть лише за тієї умови, що їх клумби, грядки або приствольні кола регулярно прополюються і видаляються їх природні конкуренти. Інакше кажучи в природі межі розповсюдження деяких із цих рослин визначаються не тими температурами, які для них летальні, а тими, при яких вони виступають неконкурентоспроможними.

4. Взаємодія температури та іншого фактору середовища.

Температура і кормова база. Невеликий метелик ситникова міль – *Coleophora* зустрічається в Уельсі повсюдно, але не вище 600 м над рівнем моря. Справа в тому, що личинки сотникової молі живляться насінням рослини лускатний ситник (рис. 4.3.1). Вище 600 м над рівнем моря лускатий ситник росте і дає насіння, але температури на цих висотах загалом занадто низькі для утворення повноцінного насіння і тому личинки сотникової молі гинуть від голоду. Тобто температура діє не прямо, а через деяку біологічну взаємодію з іншими організмами, навіть із інших царств.

Температура і розчинність кисню у воді. Розчинність кисню у воді з підвищенням температури знижується. Якщо річка тече з півночі на південь то ситуація складається наступна. У верхній течії на півночі річки мілкі і швидкі, насичені киснем. В таких водах добре існує форель (рис. 4.3.1). Далі вниз по течії на південь їх розселення обмежується тим, що температура води на південь росте, швидкість течії уповільнюється, глибина збільшується, концентрація кисню в воді зменшується і не задовольняє потреби форелі в цьому газі. В таких випадках дію температури і концентрації кисню розділити неможливо.



Рис. 4.3.1 Ситникова міль і річкова форель

Температура і умови конкретного мікробіотопу. Багато рослин на північній межі свого ареалу розповсюдження мають популяції на крутих, обернених на південь схилах, які гарно прогриваються. У більш південних ареалах це обмеження вже не діє і рослини можуть зустрічатися в інших біотопах, тобто не лише на південних схилах, а і повсюдно.

Переваги і недоліки екто і ендотермії.

- (-) – Ектотерми обмежені в розселенні низькими температурами.
- (+) – Ектореми при зниженні температури середовища знижують рівень обміну, економлять можливі енергетичні витрати.
- (+) – Ектотерми через відсутність випаровування економлять багато води.
- (+) – Ендотерми активні при великих коливаннях зовнішніх температур. Для ендотермів у холодних зонах лімітуючий фактор не температура, а можливість добування їжі.

Таким чином:

1. Ендотермні організми регулюють температуру тіла за рахунок власної теплопродукції (птахи і ссавці).
2. Ендотерми в змозі ефективно регулювати температуру тіла, але витрачають на це дуже багато енергії.
3. Температура тіла ендотермів підтримується на постійному рівні – між 35 і 40°C, тому вони, як правило, віддають тепло в середовище. Ці втрати зменшуються і уповільнюються завдяки теплоізоляції у вигляді шерсті, пір'я або підшкіряного жиру, регуляції кровотоку під поверхнею шкіри. За необхідності збільшити швидкість тепловіддачі, цього можна досягти шляхом регуляції підшкіряного кровообігу, або за допомогою цілого ряду інших фізіологічних механізмів, які є і у ектотермів, наприклад з

допомогою пришвидшення дихання або пошуку необхідного місця перебування. Всі ці механізми забезпечують ендотермів сильно розвиненою, але все ж не абсолютною досконалою здатністю до регулювання температури тіла. Вона дає їм дві переваги: постійний рівень активності протягом року і можливістю більшої, ніж у ектотермів «пікової» (імпульсної, максимальної активності). Але за ці можливості вони розплачуються більшим використанням енергії і, відповідно, підвищеною потребою у джерелах енергії – їжі.

В основі ендотермності лежить залежність, коли в певному діапазоні температур (термонеутральній зоні) ендотермний організм споживає енергію з деякою стабільною постійною швидкістю. Але з відхиленням температури середовища в той чи інший бік від цього діапазону ендотермній тварині для підтримки постійної температури потрібно все більше енергії. Більш того, навіть в межах термонеутральної зони ендотерм зазвичай споживає енергію в багато разів швидше ектотерма близького розміру та маси.

Дві стратегії: ектотерми і ендотерми. Одна дає більші вигоди, але пов'язана з із значними витратами. Інша передбачає низькі витрати, але й дає незначні вигоди. Для обох груп організмів характерна наявність температурного оптимуму (такої температури, за якої енерговитрати мінімальні), а також верхніх і нижніх значень летальних температур, за межами яких здатність організму до регулювання температури є явно недостатньою. При цьому відхилення в обидва боки від температурного оптимуму ендотерми змушені витратити все більше енергії для збереження переваг.

РОЗДІЛ 5

ВІДНОСНА ВОЛОГІСТЬ НАЗЕМНОГО СЕРЕДОВИЩА ЯК ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР

Роль води, як екологічного фактора, визначається її фізичними властивостями:

- при замерзанні збільшує об'єм майже на 10%;
- має велику питому теплоємність.

Екологічні функції води:

- найважливіша мінеральна сировина, головний природний ресурс споживання;
- основний механізм забезпечення взаємозв'язків усіх процесів у екосистемах;
- головний агент – переносник глобальних біоенергетичних екологічних циклів;
- основна складова всіх живих систем;
- потужний фільтр сонячної радіації;
- нейтралізатор екстремальних температур, регулятор клімату.

Відносна вологість середовища - відношення кількості води, що знаходиться в середовищі за даних умов до максимально можливої кількості води за тих же умов.

Відносна вологість і температура. Абсолютні значення відносної вологості повітря визначають швидкість втрати води при випаровуванні з поверхні живих організмів. Вплив відносної вологості повітря важко відділити від впливу температури, тому що підвищення температури приводить до підвищення швидкості випаровування.

Відносна вологість, яку можуть витримати організми за низької та за більш високої температури може виступати лімітуючим фактором і викликати водний стрес (взаємодія факторів).

Температура, рух повітря і відносна вологість повітря. Температура і відносна вологість взаємодіють з таким фактором, як рух повітря: швидке переміщення повітря над поверхнею, з якої випаровується волога, підтримує градієнт вологості та пришвидшує випаровування.

Загалом глобальний розподіл основних біомів (тундра, ліси помірного поясу, пустелі і т.і.) можна пояснити сумісною дією температури та відносної вологості повітря.

Окрім глобальних відмінностей по відносній вологості на Землі, існують і мікрокліматичні відмінності по відносній вологості, і вони можуть бути більш різкими, ніж відмінності по температурі. Так над самою поверхнею ґрунту в гущі трав'яного покриву (0-10 см) відносна вологість досягає майже 100%, тоді як над травою (40-50 см) відносна вологість повітря становить лише 50%.

У аспекті відношення організмів до води еволюція проходила у двох напрямках. Перший з них пойкилогідризм. Ці виникнення організмів, здатних витримувати значні коливання вологості середовища. Періоди посухи такі організми зазвичай переживають у стані спокою за значного зневоднення власних тканин. Другий напрямок – гомойогідризм. Гомойогідричні організми адаптовані до збереження постійного вмісту води у клітинах. В більшості випадків дані організми зберігають свій водний баланс за допомогою поведінкових адаптацій, більше властивих тваринам.

5.1 Адаптації рослин до різної відносної вологості середовища

Значення води для рослин визначається будовою молекули води, її електричною дипольністю, водневими зв'язками між молекулам. З точки зору відношення до відносної вологості середовища наземні рослини відрізняються від наземних тварин у двох суттєвих моментах:

- наземні частини рослини відчують такі ж втрати води, як і тварини, але підземні частини знаходяться в середовищі, з якого можуть швидко отримати вологу;
- вода для рослин не лише умова, а й ресурс, оскільки в основі живлення рослин лежить реакція між водою та CO_2 в процесі фотосинтезу.

Вода як ресурс для рослин. Кількість води, що використовується в реакціях фотосинтезу, мізерна у порівнянні з тією кількістю, яка проходить через організм рослини під час фотосинтезу.

1. Молекула CO_2 більше молекули H_2O . Жоден організм не має мембрани, яка б пропускала б CO_2 і не пропускала водяного пару - H_2O . Тому кожен наземний організм, який отримує двооксид вуглецю із атмосфери, або повертає в атмосферу, обов'язково буде втрачати воду.
2. Фізіологічний компроміс у рослин: окрім того, що при поглинанні CO_2 вони втрачають воду, рослини прикріплена у певному місці і не можуть, на відміну від тварин, рухатися у пошуку води.
3. Рослини обмежують втрати води під час поглинання CO_2 наступним чином:
 - загальна водонепроникність покривів рослини порушується завдяки добовим ритмам відкриття і закриття продихів. Рослина контролює цей ритм. Кількість продихів на одиницю площі листка зазвичай найбільша у рослин посушливих зон, у цих же рослин і товста кутикула. Це приводе до полегшення водо- і газообміну під час фотосинтезу, а в інший час підвищує водонепроникність рослин. Також така морфофізіологічна адаптація властива світловим листкам тіньолюбних рослин.
 - зменшення перепаду концентрації на шляху дифузії водяного пару із листка назовні (волоски, занурені продихи, продихи на нижньому боці листка).
 - САМ – метаболізм – розділення у часі поглинання CO_2 та самого процесу фотосинтезу.
 - створення більш різкого градієнту CO_2 із атмосфери в листок, ніж градієнт H_2O із листка в повітря. У C_4 рослин діяльність ФЕП-карбоксилази приводе до переведення CO_2 у склад органічних кислот, що знижує концентрацію CO_2 у листку і робить її у два рази нижче, ніж у C_3 рослин. Тому CO_2 швидше рухається у рослину. Швидкість виходу води при цьому незмінна. Незважаючи на такі біохімічні адаптації, C_4 рослини не зайняли домінуюче положення в рослинному світі через наступні моменти:
 - висока компенсаційна точка світлової кривої, яка робить такий фотосинтез при низьких освітленнях неефективним.
 - високий температурний оптимум для росту у порівнянні з C_3 рослинами.

Пойкілогідричні та гомойгідричні рослини. Всі наземні рослини, що знаходяться у повітряному середовищі та постійно випаровують воду, розділяють за пристосуванням до короткочасних змін умов випаровування:

Пойкілогідричні рослини – це рослини з непостійним вмістом води у тканинах, що не мають центральної вакуолі. При зменшенні відносної вологості в середовищі вони врівноважують внутрішній вміст води з вологістю навколишнього середовища за рахунок переходу протопласту із рідкого стану - золю - в щільний стан - гель; зустрічається у бактерій, синьо – зелених водоростей, деяких нижчих водоростей, грибів та лишайників, мохів сухих місць, небагатьох спорових судинних рослин і дуже небагатьох покритонасінних (рис. 5.1.1).

Гомойгідричні рослини – це організми, що мають велику центральну вакуоль. Завдяки такому внутрішньому водному резервуару цитоплазма стає менш залежною від змін кількості води ззовні. Клітина з крупною вакуолею втрачає здатність до висихання-набухання, тому перші наземні гомойгідричні рослини зустрічались тільки на межі води та суші. Подальше заселення суходолу такими рослинами було б неможливе. Виникли адаптації, які забезпечували захист від нестачі вологості далеко від водойм. Це майже водонепроникна кутикула, продихи, диференційована судинна система, корінь та інші пристосування, які виникли пізніше.



Рис. 5.1.1 Синьо-зелені водорості та лишайники

Водний баланс на рівні організму (рослини). Надходження води до рослини відбувається за рахунок поглинання ґрунтового розчину. Втрати води рослиною відбуваються через всю надземну поверхню тіла рослини за рахунок транспірації.

Транспірація - фізіологічне випаровування води рослинами, що забезпечує неперервний потік води від підземних органів до листків та супутнє їх охолодження.

Чим менше значення відносної вологості повітря, тим більший водний градієнт рослина/повітря, тим швидше рослина втрачає воду. Рослини ведуть прикріплений спосіб життя і суттєво обмежені в адаптаційних механізмах щодо протидії втратам вологи, тому в них існують переважно фізіологічні, анатомічні та морфологічні адаптації до добування води, економного її споживання та переживання посушливих періодів.

1. Морфологічні та анатомічні адаптації:

- у ксерофітів (рослини сухих середовищ, здатні переносити тривалу посуху) ярко виражена ксероморфність: дрібноклітинність, сильний розвиток палісадної тканини, густа мережа жилок, товста кутикула;
- дрібнолиственність або редукція листя, глибокий стрижневий корінь (сосна звичайна, верблюжа колючка), що допомагає добувати ґрунтові води, опушення та восковий наліт на листках і стеблах, сильний розвиток механічної тканини;
- у сукулентів (накопичення вологи в листках (алоє, молодило) або стеблах (кактуси) форма стебла з малою площею випаровування, листки видозмінені на голки, дуже галуджена поверхнева коренева система, що забезпечує ефективне засвоєння вологи зі значної площі під час короткочасних дощів, сильно розвинена водозапасаюча тканина, зменшується кількість продохів, функцію фотосинтезу перебирає на себе зелене стебло(рис. 5.1.2);



Рис. 5.1.2 Ковила (ксерофіт) та опунція (сукулент)

- листковий поліморфізм - утворення різних листків в різні пори року. Коли води достатньо - листки розсічені з тонкою кутикулою, з настанням посушливого сезону - дрібні нерозсічені жорсткі листки або гілочки, шипи.
- дерева й кущі здатні зменшувати випаровування в посушливий період, скидаючи листки.

2. Фізіологічні адаптації:

- зміна циклу розвитку під умови відносної вологості середовища (багаторічні трав'янисті рослини здатні переживати посушливий період у вигляді видозмінених підтемних пагонів (кореневищ, цибулин, бульбоцибулин тощо, тоді як їхня надземна частина відмирає);
- САМ-метаболізм у сукулентів з родини товстянкових, який забезпечує відкриття продихів лише вночі за зниженої температури повітря;
- порятунок від посухи через утворення насіння, яке виживає під час посухи і дуже швидко проростає під час сприятливих умов - рослини ростуть і дають ще більше насіння в роки з достатньою кількістю опадів;
- гормональний контроль відкриття продихів (абсцизинова кислота та інші фітогормони).

Екологічні групи рослин по відношенню до води.

Гідатофіти – водяні квіткові рослини, цілком або майже цілком занурені у воду (елодея, рдесник, водяний жовтець, ряска тощо).

Гідрофіти – наземно-водяні, частково занурені у воду рослини, (берега водойм, на мілководдя, болота). До них можна віднести очерет звичайний, частуху подорожникову, бобівник трилистий, калюжницю болотяну та інші види (рис. 5.1.3).



Рис. 5.1.3 Калюжниця і очерет

Гігрофіти - наземні рослини, які живуть в умовах підвищеної вологості повітря і часто на вологих ґрунтах. Тіньові гігрофіти – рослини нижніх ярусів сирих лісів у різних кліматичних зонах (рис. 5.1.4). Через високу вологість в них може бути утруднена транспірація, тому для поліпшення водного обміну на листках розвиваються гідатооди, або водяні продири, які виділяють краплини води. Листки часто тонкі зі слабо розвиненою кутикулою, вміщують багато вільної і мало зв'язаної води. До світлових гігрофітів належать і види відкритих місцевостей помірної зони, які ростуть на постійно вологих ґрунтах й у вологому повітрі (папірус, рис, жеруха, підмаренник болотяний, росичка тощо) (рис. 5.1.4).



Рис. 5.1.4 Будяк і папірус

Мезофіти – рослини, що можуть переносити нетривалу й не дуже сильну посуху. Це рослини, які ростуть при середній вологості, помірному тепловому режимі і досить добрій забезпеченості мінеральним живленням.

Ксерофіти ростуть у місцях з недостатнім зволоженням і мають пристосування, які дають змогу добувати воду в разі її нестачі, обмежувати випаровування води або запасати її на час посухи. Ксерофіти поділяються на два основні типи: сукуленти і склерофіти.

1. Сукуленти – соковиті рослини з дуже розвиненою водозапасаючою паренхімою в різних органах. Стеблові сукуленти – кактуси, стапелії, кактусовидні молочаї; листові – алое, агави, молодило, очитки; кореневі сукуленти – аспарагус, квасениця. Коренева система їх неглибока, але дуже розгалужена, що особливо характерно для кактусів.

2. Склерофіти – це, навпаки, рослини, сухі на вигляд, часто з вузьким і дрібним листям, іноді скрученим у трубочки. У клітинах переважає зв'язана вода. Сисна сила коренів до кількох десятків атмосфер, що дає змогу успішно добувати воду з ґрунту. В разі нестачі води різко знижують транспірацію.

5.2 Адаптації тварин до різної відносної вологості середовища

Наземні тварини оточені повітрям, відносна вологість в якому завжди менше, ніж в їх організмах, тому всі вони втрачають воду шляхом випаровування з поверхні покривів, а також при виведенні з водою кінцевих продуктів обміну речовин.

В світлі сказаного, велику роль у житті наземних тварин відіграє відносна вологість повітряного середовища (подібність до рослин). Чим вища відносна вологість повітря, тим менше відмінність між зовнішнім і внутрішнім середовищем тварини і значить, менше потреба у заходах із зниження втрат води.

Деякі тварини можуть вбирати воду через покриви з вологого субстрату або повітря (личинки борошняного хрущака, жуків-лускунів тощо) (рис. 5.2.1).



Рис. 5.2.1 Борошняний хрущ

Водний режим тварин. Шляхи надходження води:

- через пиття;
- разом із соковитим кормом;

- внаслідок метаболізму тобто за рахунок окислення і розщеплення жирів, білків та вуглеводів. Метаболічну воду тварини дістають переважно внаслідок окислення жирів.

Шляхи втрати води:

- через випаровування покривами;
- зі слизових оболонок дихальних шляхів;
- через виведення з тіла сечі й неперетравлених решток їжі.

Втрати води тварини компенсують наступними засобами:

- зменшення площі поверхні тіла, з якої випаровується волога;
- захищення поверхні випаровування від цього процесу;
- компенсація втрат за рахунок отримання води з їжі або просто пиття води;
- компенсація втрат води за рахунок отримання води від обмінних процесів (окиснення жирів).

У тварин короточасні втрати води компенсуються її надходженням. Адаптації тварин до різного рівня відносної вологості повітря, ніж у рослин:

1. Поведінкові адаптації:

- пошуки водопоїв,
- вибір місцеперебування,
- риття нір тощо.

Види, котрі одержують воду в основному через пиття, дуже залежать від наявності водопоїв, це особливо характерно для великих ссавців, у яких втрати води не можуть бути повністю компенсовані надходженням її з кормом.

У сухих, аридних районах такі тварини не можуть існувати надто далеко від водойм (слони, антилопи, леви, гієни тощо). Для копитних Центральної Азії водопої визначають літнє місцеперебування табунів, добовий ритм поведінки тварин (рис. 5.2.2).



Рис. 5.2.2 Кулани і слони

Водночас багато тварин можуть обходитися зовсім без питної води, одержуючи вологу з їжі, або за рахунок метаболічної води.

В ґрунтових норах вологість повітря може сягати і 100%, навіть коли на поверхні дуже сухо. Перебування в них, економить вологу для організму, знижує необхідність випаровування через покриви.

2. Морфологічні адаптації - різні утворення, які сприяють затриманню води у тілі:

- черепашки наземних молюсків;
- ороговілі покриви рептилій;
- розвиток епікутикули в комах тощо.
- черепашки наземних молюсків,
- ороговілі покриви рептилій.

РОЗДІЛ 6

АДАПТАЦІЇ ОРГАНІЗМІВ ДО ІСНУВАННЯ У ВОДНОМУ СЕРЕДОВИЩІ

Водне середовище для існування організмів – це різні водойми на нашій планеті, від маленьких прісноводних струмків до солоних океанів. Вода, як середовище існування, має ряд специфічних властивостей. Крім того, окремі водойми та їх ділянки мають свої окремі характеристики, які є визначальними для існування певних груп організмів (концентрація солей, швидкість течії, режим розкладання органічних залишків тощо).

Водне середовище за своїми властивостями чітко відрізняється від наземно-повітряного наступними моментами:

1. Густина води набагато більша за густину повітря. Це умова, яка визначає пересування організмів у воді. З одного боку на таке середовище можна «спертися», відштовхнутися від нього, з іншого боку, така густина (до 1,35 г/см³) створює великий опір руху різноманітних організмів. Окрім цього, з глибиною зростає тиск, в середньому на 1 атмосферу кожні 10 м.
2. Вміст газів відрізняється від такого в повітрі. Вміст O₂ у верхніх шарах води становить 6-8 мл/л, у 21 раз менший, ніж в атмосфері. Концентрація O₂ у воді знаходиться у обернено пропорційній залежності по відношенню до температури. Інтенсивне споживання кисню водними тваринами і бактеріями може створити його дефіцит, а на дні водойм без течії взагалі можуть бути анаеробні умови. Вміст O₂ у водному середовищі є в багатьох випадках лімітуючим фактором. Критичне падіння вмісту кисню у воді буває взимку при утворенні на поверхні водойм льоду і припинення контакту з повітрям або влітку з підвищенням температури та зменшенням, внаслідок цього, розчинності кисню.

Вміст CO₂ у воді - 0,2-0,5 мл/л, що в 700 разів більше, ніж в атмосфері. CO₂ розчиняється у воді у 35 разів краще за кисень. Незважаючи на це, при інтенсивному фотосинтезі рослини посилено споживають вуглекислий газ (0,2-0,3 мл/л за годину),

що приводить до його дефіциту.

3. Висока питома теплоємність води. Ця властивість забезпечує більш стійкий температурний режим водойм в порівнянні з наземним середовищем, надходження або втрата значної кількості тепла не викликає дуже різких змін температури. Амплітуда річних коливань температури у верхніх шарах океану не більше за 10-15°C, в континентальних водоймищах - 30-35°C.
4. Світла у воді набагато менше, ніж в повітрі, що пов'язано з прозорістю води і поглинанням його водою. Частина сонячного спектру відбивається назад в атмосферу.
5. Солоність води. Хімічний склад водойм формується під впливом природно-історичних і геологічних умов, антропогенному впливові. За загальною мінералізацією водойми можна розділити на прісні (вміст солей до 1 г/л), солонуваті (1-25 г/л), морської солоності (26-50 г/л) і розсоли (більше за 50 г/л).
6. Концентрація водневих іонів (рН). Позначається на розподілі водних організмів і меншає з глибиною. Прісноводні басейни з рН 3,7- 4,7 вважаються кислими, 6,95-7,3 нейтральними, з рН більше за 7,8 - лужними. У прісних водоймах рН значно коливається протягом доби. Морська вода більш лужна, її рН коливається у більш вузьких межах, ніж прісної води.

Особливою групою водних організмів є глибоководні тварини. Вони, як правило, незрячі або мають телескопічні очі, у них посилено розвинені інші органи чуття, мають червоне забарвлення або безбарвні, не мають плавального міхура, мають химерну форму тіла, органи що світяться, широкі пащі, та багато чого іншого, що сприяє поглинанню їжі в темряві.

6.1 Адаптації рослин до існування у водному середовищі

Короткий перелік адаптацій рослин до водного середовища.

Широко представлені наступні адаптації водних рослин:

1. Слабкий розвиток провідної тканини і кореневої системи. Живлення водних рослин здійснюється всією поверхнею тіла.
2. Значна густина води дає можливість рослинам мешкати у всій її товщі. Гідрофіти мають слабо розвинену механічну тканину, у їх

тілі розташовуються великі повітряні міжклітинні порожнини.

3. Гідрофіти відрізняються великою поверхнею листя при малому загальному об'ємі, що забезпечує їм інтенсивний газообмін.
4. У ряду родин водних рослин розвинена гетерофілія. У напівзанурених рослин листя над водою таке саме, як і у наземних рослин, має суцільну листову пластинку, розвинений продиховий апарат, а у воді листя дуже тонке, розсічене і складається з вузьких ниткоподібних частинок.
5. Листя, занурене у воду, як правило, дуже тонке. Для глибоководних водоростей характерним є сильно розсічене листя з тонкими листовими пластинками. Часто хлорофіл у водних рослин розташовується в клітинах епідермісу, що сприяє посиленню інтенсивності фотосинтезу при слабкому освітленні (водяні мохи, валіснерія, рдесник) (рис. 6.1.1).
6. Від вимивання у водних рослин з клітин мінеральних солей захистом є виділення спеціальними клітинами слизу та утворення товстої ендодерми.
7. Низька температура води негативно позначається на розвитку генеративних органів та клітин, а висока густина води утруднює перенесення пилку. Тому водні рослини розмножуються переважно вегетативно.



Рис. 6.1.1 Валіснерія і рдесник

8. Пилок більшості занурених, або тих, що плавають на поверхні води рослин розноситься вітром і поверхневими течіями (стрілиця, сусак, частуха) (рис. 6.1.2). Плоди і насіння, яке утворюється, також розповсюджується поверхневими течіями (гідрохорія).
9. Хроматична адаптація. Червоні промені спектру зникають вже недалеко від поверхні, синьо-зелені промені проникають глибше, далі блакитні, сині та синьо-фіолетові хвилі сонячного спектру.



Рис. 6.1.2 Стрілиця і частуха

10. Коренева система слугує тільки для прикріплення до субстрату і вегетативного розмноження.

6.2 Адаптації тварин до водного середовища

У водних тварин адаптивні особливості більш різноманітні. У нектону і планктону - пристосування, що збільшують плавучість, у бентосу – пристосування до донного способу життя.

Анатомо-морфологічні адаптації:

- у дрібних форм, що живуть в товщі води – редукція скелета, утворення порожнин в скелетних утвореннях, раковинах (радіолярії, ризоподи);
- наявність великої кількості води в тканинах (медузи);
- скупчення крапельок жиру в тілі (ночесветки, радіолярії), великі скупчення жиру (ракоподібні, риби, китоподібні);
- наявність плавальних міхурів, наповнених газом у риб;
- розвиток повітряних порожнин;
- збільшення площі поверхні тіла у планктону;
- розташування дихальних отворів;
- активне плавання за допомогою вій (інфузорії), джгутиків (евглени), згинання тіла (міноги), реактивним способом за рахунок енергії води, що викидається (головоногі молюски), переміщення за допомогою ложноніжек (саркодові), плавальних кінцівок (плавники риб, ласти ссавців);
- обтічна форма тіла у активно плаваючих;
- покриття тіла слизом, що зменшує тертя;

- тільки у водному середовищі зустрічаються нерухомі, тварини: гидроиди, коралові поліпи, морські лілії, дво-стулкові молюски та ін ;
- наявність серединної лінії у риб - орган, спеціалізований для водного середовища.

Фізіологічні адаптації:

- складний механізм водно-сольового обміну. Наявність спеціальних органів для видалення надлишку води: пульсуючі вакуолі, органи виділення;
- видалення солей у морських організмів через зяброві пелюстки;
- ротовий апарат фільтрувального типу (кишковопорожнинні, молюски, ланцетник, голкошкірі, ракоподібні);
- здатність вловлювати звуки (до ультразвуку), здатність до ехолокації;
- здатність до генерування електричного розряду (електричний скат, електричний вугор);
- наявність розвинених хеморецепторів.

Поведінкові адаптації:

- вертикальні переміщення (добові для нересту, полювання);
- горизонтальні переміщення (нерестові, зимувальні, нагульні);
- здатність до будівництва (павук-сріблянка, восьминоги, личинка ручейника).

Ширша характеристика представлених адаптацій:

1. Тварини, що мешкають в товщі води, мають пристосування, які перешкоджають підняттю на поверхню, що дозволяє утриматися в товщі води та на дні, навіть за швидкої течії. У дрібних форм – редукція скелетних утворень. Так, у найпростіших (радіолярії, ризоподи) черепашки пористі, кременеві голки скелета всередині порожнисті (рис. 6.2.1).

Питома густина медуз знижується завдяки наявності великої кількості води в тканинах. Присутність жирових крапель в тілі забезпечує підвищення рівня плавучості. Великі скупчення жиру спостерігаються у деяких ракоподібних, риб і китоподібних. На досягнення цієї мети працюють і наповнені газом плавальні міхури. Практично у всіх представників групи сифонофор в тілі зафіксовані великі повітряні порожнини.



Рис. 6.2.1 Радіолярії та ризоподи

2. Використання поверхневого натягу води. Це фізичне явище забезпечує пересування значної кількості членистоногих (клопи водомірки, жуки вертячки та ін.) (рис 6.2.2).

Такі організми торкаються води своїми тонкими кінцівками, вкритими волосками, що відштовхують воду, відбувається деформація її поверхні з утворенням ввігнутого меніска.

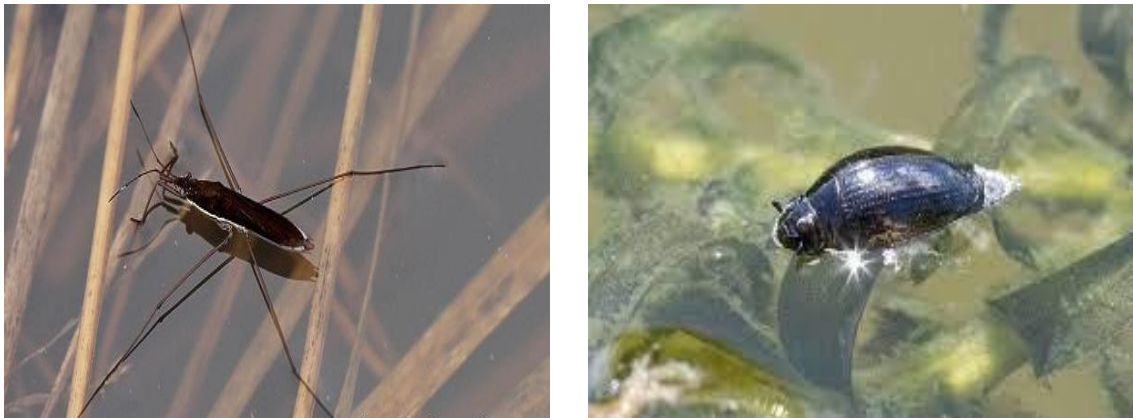


Рис 6.2.2 Клоп водомірка та жук вертячка

3. Забезпечення переміщення різними морфологічними засобами. Активне плавання у водних тварин здійснюється за допомогою війок, джгутиків, згинання тіла, чисельних плавців. Реактивним способом за рахунок енергії струменя води, що викидається (рис. 6.2.3).

Найбільш досконалий реактивний спосіб пересування - у головоногих молюсків. У великих тварин нерідко є спеціалізовані кінцівки (плавці, ласти), тіло їх обтічної форми та покрито слизом, що дозволяє зменшувати опір води і розвивати достатньо велику швидкість.



Рис. 6.2.3 Восьминіг і тунець

4. Фільтрація як тип живлення. Деякі гідробіонти здійснюють фільтрацію та наступне поглинання зважених у воді органічних решток та дрібних живих істот (пластинчатозяброві молюски, сидячі голкошкірі, поліхети, мшанки, асцидії, планктонні рачки та ін.) (рис. 6.2.4).

5. Жирові відкладення у водних ендотермів. Водні тварини переважно пойкилотермні (ектотермні). У гомойотермних (ендотермних), наприклад, ссавців (китоподібні, ластоногі) утворився значний шар підшкірного жиру, який виконує теплоізоляційну функцію.

6. Прикріплений спосіб існування. Тільки у водному середовищі зустрічаються тварини, які ведуть прикріплений спосіб життя - гідроїди (Hydroidea), коралові поліпи (Anthozoo), морські лілії (Crinoidea), двустулкові молюски та ін. (рис. 6.2.5).



Рис. 6.2.4 Морський їжак та поліхета

7. Поведінкові реакції. Вертикальні та горизонтальні (нерестові, зимувальні і нагульні) міграції водних тварин обумовлені чисельними змінами стану чинників існування у водному середовищі (зміна освітленості, температури, солоності, газового ре-

жиму та ін). Після випадіння рясних дощів верхні шари морів опріснюються, гідробіонти переміщуються у глибші шари води зі сталою солоністю. Рачки еуфаузиїди вдень мігрують у верхні шари води, оскільки сонячні промені потрібні їм для утворення вітаміну А з каротиноїдів, отриманих з їжею.



Рис. 6.2.5 Коралові поліни та морські лілії

Мешканці водойм, які влітку залишаються без води, адаптовані до таких змін водного режиму за рахунок переходу в стан зниження інтенсивності обмінних процесів. Класичним прикладом таких тварин є дводишні риби. Це малочисельна група з шести видів. Серед них лепідосирен (Південна Америка), рогозуб (Австралія), протоптер (Західна Африка). Всі вони мешкають у тимчасових водоймах, з початком сезону посухи зариваються у ґрунт і формують навколо себе капсулу, наповнену водою. В такому стані риби можуть проводити у сплячці до шести місяців, втрачають при цьому до п'ятої частини маси тіла. З поверненням періоду дощів, водойми наповнюються водою і протоптери повертаються до звичайного життя (рис. 6.2.7).

8. Способи орієнтації тварин у водному середовищі. Орієнтація в середовищі за рахунок органів зору значно обмежена через малу кількість, або практичну відсутність освітлення у товщі води, тому органи зору можна використовувати тільки у верхніх шарах водойм і орієнтуватися на невеликій відстані.

Натомість звукові хвилі розповсюджуються у воді швидше, ніж в повітрі. Це фізичне явище використовують водні мешканці для комунікації та орієнтації. Ракоподібні здійснюють це тертям різних частин тіла одна об одну; риби - за допомогою плавального пухиря, глоткових зубів, щелеп, променів грудних плавців та ін. Звукова сигналізація також використовується для забезпечення контактів

між особинами всередині виду (для орієнтації в зграї, пошуку іншої статі тощо).



Рис. 6.2.7 Протоптер і рогозуб

До засобів орієнтації близького порядку можна віднести і ехолокацію - фіксування відбитих звукових хвиль. Багато організмів також сприймають відбиті електричні імпульси, які виробляють інші особини. Для орієнтації на великих глибинах багато видів водних тварин використовують сприйняття гідростатичного тиску. Воно здійснюється за допомогою статоцистів, газових камер та інших органів. Найбільш давній спосіб орієнтації у воді - сприйняття змін хімізму середовища. Хеморецептори багатьох гідробіонтів характеризуються надзвичайною чутливістю. У нерестових та кормових міграціях на тисячі кілометрів риби орієнтуються саме так.

Наведені приклади адаптацій не можуть вичерпати весь їх перелік у водних організмів. В кожній системі органів водних мешканців можна знайти адаптації, які виникли після тривалого існування у водному середовищі. Це і органи чуття зі своєю специфікою, яка обумовлена великою густиною середовища, органи видільної системи, адаптовані до солоної води, морфологія тіла тощо.

РОЗДІЛ 7

РОЗСЕЛЕННЯ І МІГРАЦІЇ

Переміщення організмів дуже різноманітні: від пасивного перенесення насіння багатьох рослин до активних переміщень багатьох рухливих тварин та їх личинок. Результати цих переміщень такі ж різноманітні: в одних випадках організми збиваються в групи, в інших – безперестанно перерозподіляються і перетасовуються, в третіх - розселяються і таким чином уникають скупчення.

Розселення - це віддалення одних особин від інших (від батьків, братів, сестер, дітей). Воно буває активним (ходьба, біг, плавання, переліт) та пасивним (за течією, вітром). Декілька прикладів:

- розселення насіння або личинок морських зірок одна від іншої та від батьків;
- перебігання полівок з однієї ділянки луки в іншу (при цьому на старому місці особини залишаються, а зменшення їх кількості компенсується за рахунок перебігання у зворотному напрямку);
- розлітання птахів із суші на острови;
- переміщення тлі в пошуках необхідної рослини і т.д.

Існує три основних типи просторового розміщення організмів:

1. Випадкове. Виникає тоді, коли будь яке місце буде зайняте організмом з однаковою вірогідністю і коли присутність одного організму не впливає на присутність іншого.
2. Регулярне (рівномірне, одноманітне). В цьому випадку кожна із особин намагається уникнути інших. Також це випадки, коли особини, що опинилися занадто близько одна до одної гинуть або залишають популяцію назавжди (рис. 7.1).

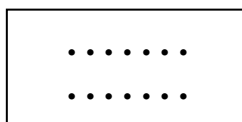


Рис. 7.1. Регулярне розміщення організмів у просторі

3. Групове (п'ятнисте, кучне). Виникає тоді, коли всі особини у більшій або меншій мірі «залучаються», «приваблюються» до певної території (рис. 7.2).

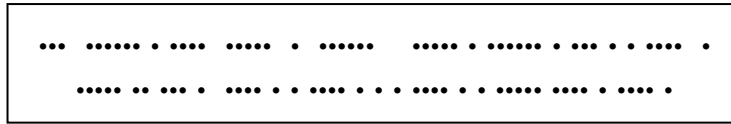


Рис. 7.2. Групове розміщення організмів у просторі

Також групове розміщення виникає, коли після потрапляння організмів в межі певних ділянок, вони з більшою вірогідністю виживають. Таке розміщення можливе й тоді, коли присутність в одному місці однієї особини приваблює до цього місця інших особин. Представлені варіанти розміщення організмів у просторі значно залежать від масштабу дослідження. Так тля в межах планети Земля розміщена за груповим принципом (на суші є, в океані немає). В біоценозі лісу також за цим принципом (на одних видах дерев є, на інших тля відсутня). В межах листка – випадкове розміщення. На 1 см² поверхні листка – регулярне, тля уникає одна одну і особини тримають певну дистанцію.

Міграції і скупчення організмів. Міграціями частіше за все називають масове переміщення багатьох особин даного виду з одного місця в інше. Цей термін використовують як до «класичних» міграцій (сарана, антилопи гну, перельоти птахів, трансатлантичне плавання вугрів), так і до менш грандіозних переміщень (переміщення прибережних організмів вслід за приливами і відливами).

За визначенням, два терміни – «розселення» та «міграція» можна вживати лише до групи організмів, хоча насправді переміщуються окремі особини. При цьому організми, які розселяються точно так же, як і мігранти, можуть переміщатися в напрямку до того місця життя, де буде можливе їх існування, або будуть знаходитись в русі до тих пір, поки не знайдуть таке місце. На рівні окремої особини відмінності між міграцією і розселенням не існує, але результати цих процесів відмінні.

Фактори, що сприяють утворенню скупчень організмів. Всі міграції призводять до тимчасового скупчення організмів у вузьких часових рамках. У більшості випадків основна причина скупчення і синхронізації всіх особин популяції є те, що кожна окрема особина тяжіє до оптимального за умовами місця існування, а в результаті відбувається скупчення всієї популяції.

Позитивні моменти скупчення організмів:

1. Особина може зменшити для себе небезпеку, якщо знайде таке положення, що між нею і хижаком з'явиться іще одна потенційна жертва (іще одна особина). Коли так діють всі особини, настає скупчення. «Зона ризику» на периферії зграї, стада тощо.
2. При груповому існуванні близьке сусідство допомагає вчасно побачити хижака або сумісними зусиллями відбити напад.
3. Переваги часові. Особина, що з'явиться занадто рано чи занадто пізно має більше шансів бути з'їденою. Збільшуючи «пропозицію на ринку» в даний момент особини ділять ризик на всіх і таким чином зменшують частку ризику кожної особини. Відмінний приклад – періодичні цикади. Вони перетворюються у дорослих особин і виходять на світ разом через 17 років існування у ґрунті у вигляді німф. В результаті значна частка такого нежданого «врожаю» не з'їдається тому що «споживачі» не можуть розмножитися так швидко, щоб встигнути за кількістю їжі.
4. Скупчення збільшує ефективність пошуку їжі (особливо коли їжа також розміщена скупчено).
5. Супутні позитивні ефекти скупчення (аеродинаміка, гідродинаміка).

Негативні моменти скупчень, за якими діє природній добір:

1. Швидке вичерпання ресурсів.
2. Різке підвищення конкуренції.
3. Увага хижаків у першу чергу спрямована на скупчення потенційних жертв через більші шанси здобуття їжі.

Розселення як втеча і розселення заради відкриття. Організми розселяються скоріш за все через можливість «відкриття» ними місць більш сприятливих, ніж ті, на яких вони в даний момент існують. Тля перелітає з місця на місце і «відкриває» ділянки, що краще їй підходять. Якщо вірогідність досягнення кращого місця існування перебиває ризик смерті під час переселення, або вірогідність потрапляння в гірше місце, організми будуть розселятися. Розселення розріджує скупчення та знімає проблему місцевого перенаселення. Розселення не завжди просто втеча заради втечі, часто воно може бути пов'язане з відкриттям нових умов існування.

Два типи «пошукового розселення»:

1. Особини при розселенні відвідують та досліджують чисельні ділянки, а під кінець повертаються до однієї з них і залишаються там жити.
2. Особини при розселенні відвідують та досліджують одне місце за іншим, а потім зупиняються без повернення у раніше оглянуті місця.

Варіанти останнього типу розселення:

- зупинка є за власною ініціативою переселенця;
- зупинка, яку переселенець не контролює (розселення насіння від самого насіння не залежить, за винятком наявності пристосувань до розселення). Також це безконтрольне розселення за течією у безхребетних.

Які б не були конкретні механізми та причини розселення кожного виду, розселяються всі організми.

Деякі види схильні до розселення більше, ніж інші, так звані види – «волоцюги». Так деякі птахи заселяють необжиті до того острови, а потім, коли з'являються інші птахи, «волоцюги» їх залишають. Загальна теза: для організмів, приурочених до суцесійних станів угруповань розселення життєво необхідне. В своїх рідних місцях нащадки «суцесійних» видів не виживають. Адже суцесії на кінець завершуються формуванням відносно стійких «клімаксних» угруповань.

Демографічне значення розселення. За логікою розселення повинно здійснювати на чисельність популяції значний вплив. Існувала думка про те, що швидкість виселення організмів приблизно дорівнює швидкості їх надходження і тому ці два процеси один одного врівноважують. Але така думка існувала тривалий час через те, що кількісні характеристики розселення вивчати дуже важко. При вивченні популяції великої синиці в Оксфорді було встановлено, що 57% птахів, які там гніздяться були не корінними мешканцями, а пришлыми. І це при тому, що синиця є птахом «з низькою активністю до розселення». Огляди присвячені розселенню мишей та польовок, говорить про те, що в багатьох випадках кожен тиждень більше половини популяції емігрувало, або за тиждень більше половини популяції становили іммігранти (пришельці). При огороженні популяції щільність була надзвичайно висока, а рослинність знищувалась. Існують і

приклади значного коливання чисельності через процеси розселення. Так результати розселення метеликів деяких видів були дуже різноманітними: від падіння чисельності більше ніж на 90% до збільшення її на 1700% внаслідок імміграції.

Пасивне розселення та насіннєвий дощ. Відмінність між пасивним та активним розселенням мінімальна. Незважаючи на різноманітність цих відмінностей можна стверджувати, що напрямок і дальність пасивного переміщення визначається не властивостями об'єкта, а силою, яка його переміщує. Приклади пасивного розселення за допомогою активного носія:

- насіння і птахи;
- шкіра тварин та трав'янисті рослини;
- насіння у гної та ін.

У рухливих тварин переміщення контролюється до деякої міри поведінкою. Дальність переселення прикріплених організмів цілком визначається зовнішніми силами. Змішане розселення: молоді павуки лізуть на підвищення і викидають павутину (активна фаза), далі розносяться вітром (пасивна фаза). Крило птахів і комах не лише для активного польоту, а й пасивного перенесення за вітром. Насіння, яке дощем осипається з материнської рослини, очевидно ніколи не розсіюються рівномірно. Безпосередньо під наземними частинами материнської рослини щільність насіння часто буває мінімальною, на деякій відстані вона досягає максимуму і чим далі, тим кількість насіння на землі знову зменшується (рис. 7.3).

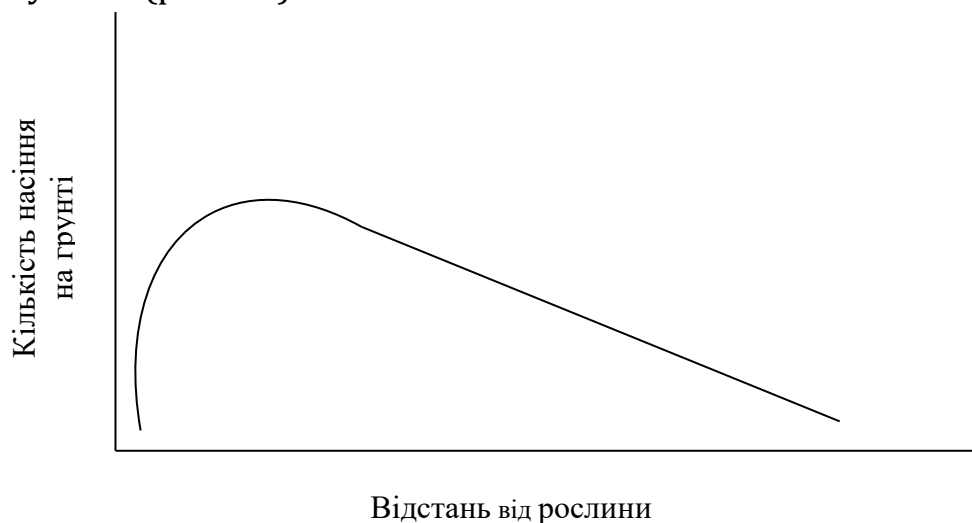


Рис. 7.3 Щільність розташування насіння на ґрунті

Подальше доля нащадків, які розселяються, завжди невизначена, але значна частина цієї невизначеності зникає, якщо в розселенні бере участь певний активний носій. Насіння багатьох трав'янистих рослин з нижнього ярусу лісу наділені колючками та шипами, це збільшує вірогідність пасивного розповсюдження насіння ссавцями, в шерсті яких вони застряють. Насіння багатьох рослин, кущів і дерев оточені м'ясистими оболонками і подобаються птахам. При цьому оболонки насіння стійке до травних ферментів кишкового тракту. Через деякий час це насіння опиняється назовні.

Існують і чисельні приклади розселення тварин за допомогою активного носія. Це стосується різних видів кліщів. Кліщі прикріплюються до тіл жуків гнійників і ті швидко доставляють їх до від однієї купи гною до іншої. Часто така взаємодія між організмами носить характер мутуалізму: кліщі отримують перевідника, а самі часто поїдають яйця мух, із яких могли б вийти личинки, що становили конкуренцію жукам.

Недоліки розселення та його обмеження.

1. На різноманітні пристосування насіння до перенесення і розселення (крильця, соковита оболонка, крючки, колючки тощо) використовується енергія та пластичні речовини батьківських форм, що знижує їх можливості до росту.
2. Існує протиріччя між масою організму, що розселяється та самим розселенням. Маса насінини відповідає "капіталу" (запасу ресурсів), необхідного для проростання. Але від маси залежить відстань, на яку переноситься насінина, або молодий павучок.
3. Протиріччя між масою і кількістю нащадків (горіхи, паразитичні рослини).

Міграціями частіше за все називають масове переміщення багатьох особин даного виду з одного місця в інше. Цей термін використовують як до «класичних» міграцій (сарана, антилопи гну, перельоти птахів, трансатлантичне плавання вугрів), так і до менш грандіозних переміщень (переміщення прибережних організмів за приливами і відливами). Класифікація міграцій:

1. Щодобові та припливно-відливні міграції. В деяких випадках доцільність переміщення організмів полягає в тому, щоб організми весь час знаходились в однотипному середовищі, до якого вони адаптовані (краби переміщуються за приливом і відливом).

В багатьох інших випадках міграції приводять до цілком протилежних наслідків: протягом життя особини перебувають то в одному, то в іншому місці. Так планктонні водорості вертикально мігрують за добу: вдень - нагору, вночі в глибину.

Птахи, кажани, черевоногі молюски і т.і. мігрують у 24-годинному циклі. Як правило вони відпочивають разом, а на час споживання їжі віддаляються і розсіюються для зменшення конкуренції за корма. Тобто в екологічній ніші цих організмів є необхідність у двох біотопах (місцях існування). Такі добові міграційні цикли - все життя.

2. Сезонні переселення. В ділянках середовища існування з необхідними ресурсами зі зміною пори року запаси ресурсів змінюються і популяції організмів переміщуються за зміною ресурсу їжі.

Приклади сезонних міграцій на короткі відстані:

- копитні в горах – вертикальні міграції на пасовищах протягом року;
- сезонні переміщення земноводних із теплих мілких водойм де вони розмножуються навесні на глибину восени, або на сушу.

Є сезонні міграції і на великі відстані. Дальні міграції це майже завжди кочування між двома регіонами, в кожному з яких їжі буває вдосталь лише короткий відрізок часу протягом року. Періоди достатку їжі чергуються з голодними періодами за рік. Тому цілорічне перебування великих популяцій на одній території протягом року є неможливим, тому відбуваються сезонні дальні міграції (ластівки, антилопи гну, північні олені тощо). Так 40% птахів поліарктичної області (помірний пояс Європи та Азії) зимують в Африці.

Витрати енергії на подолання великих відстаней під час дальніх міграцій компенсується надлишком їжі (кам'янка з Аляски в Африку - 11 тис. км, крачки з арктичних зон Канади в Антарктиду - 16 тис. км).

Різні популяції одного виду можуть мігрувати або бути осілими. Так зорянки зі Швеції зимують в Африці, а зорянки на Канарських островах на зиму не мігрують.

Міграції на великі відстані це майже завжди переміщення між двома областями, в кожній з яких буває достатньо їжі, але цей

достаток триває недовго. Сезони відносного достатку в цих областях чергуються з сезонами без достатньої кількості їжі, тому цілорічне перебування в таких місцях є неможливим. Зрозуміло, що на подолання великих відстаней у декілька тисяч кілометрів між географічно віддаленими областями витрачається багато метаболічної енергії, але необхідно допустити, що такі витрати компенсуються вигодами від високого забезпечення їжею.

Під час далеких міграцій тварини орієнтуються за допомогою зору. Також доведено, що при далеких перельотах птахи хоча б частково орієнтуються по сонцю і зіркам. За вимушеного відхилення від курсу вони здатні до навігації, тобто до зміни орієнтації, щоб потрапити в потрібну точку Землі. При частково чистому небі орієнтація зберігається. У суцільному тумані при нульовій видимості птахи не летять або продовжують летіти наосліп і збиваються з курсу.

Міграції на великі відстані не характерні для організмів екваторіальних та тропічних вічнозелених лісів через те, що сезонні коливання продуктивності біоценозів там виражені слабо.

3. Міграції за схемою «один раз туди і один раз відтіля». Багато тварин, які мігрують, здійснюють шлях «туди і назад» всього один раз в житті. Народжуються вони в одному місці, ростуть в іншому, а потім повертаються в місцевість, де з'явилися на світ, щоб залишити нащадків та померти.

Приклади міграції в місце, де організм з'явився на світ:

- вугрі живуть біля Скандинавії, а нерестяться в Саргасовому морі, де гинуть після розмноження;
- лосось нереститься в прісних річках, а живе в морі;
- метелики данаїди.

4. Міграції «в один кінець». Метелик шафранна бовтушка, адмірал і т.д. розмножуються на Британських островах. Їх нащадки восени відлітають на південь і розмножуються на островах Середземного моря. Навесні їх нові нащадки відлітають на Британські острови і там розмножуються.

Всі наведені типи міграцій приводять до скупчення особин. До того ж життєві цикли, як правило, синхронізовані, тому масове переселення відбувається у вузьких часових інтервалах. До коротких сезонних періодів приурочені і такі події, як проростання насіння, вихід комах із діапаузи, розкриття бруньок на деревах, а

також поява нащадків у птахів та ссавців і поповнення дорослої складової популяції.

Але близьке просторово-часове сусідство одних організмів з іншими може ставати в певних випадках корисним. Іноді таке сусідство надає переваги популяції або виду в цілому. Наприклад, попереджувальні крики одних особин можуть допомогти тваринам інших видів лише через те, що вони скучені в одному місці, а не розкидані по одному (мавпи та антилопи).

РОЗДІЛ 8

ПРОСТІР І РЕСУРСИ

Простір як збірний термін. Всі живі організми займають місце в просторі і в певному розумінні можна стверджувати, що вони конкурують за це місце. Наприклад можна сказати, що одна рослина конкурує з іншою за місце в положу лісу. Але правильно буде стверджувати, що рослини конкурують за світло або за інший ресурс, який є в цьому місці і який можна отримати (простір для коренів – це необхідні в цьому об'ємі ґрунту ресурси – вода та мінеральні речовини). Бувають випадки, коли цей термін не є збірним (цибулини крокусів розташовані у ґрунті дуже щільно). Але зазвичай розвиток рослинних угруповань стримується не простором як таким, а нестачою на цьому просторі світла та мінеральних речовин. Простір стає лімітуючим фактором, коли навіть при надлишку їжі організми обмежені фізично своєю геометрією та об'ємом (мідії на камінні, птахи – межами ділянки, яку вони охороняють). В просторі є ресурси, але шлях до їх використання лежить через зайняття цього простору. В певному розумінні сама поведінка територіальних тварин перетворює простір у ресурс. Ця обставина набуває значення при розгляді механізмів конкуренції за ресурси.

Можна виділити два типи ситуацій. З одного боку організм А знижує рівень забезпеченості ресурсом, а організм В реагує на це зниження. Кожен із організмів у цій ситуації реагує не безпосередньо на присутність іншого, а на зменшення запасів ресурсу. Така взаємодія отримала назву «експлуатаційна конкуренція» (конкуренція через спільне використання загального ресурсу). З іншого боку буває і так, що конфлікт між А і В переміщується в іншу площину: вони взаємодіють безпосередньо – шляхом захоплення життєвого простору (території). Організми А і В реагують при цьому не на зниження ними обома рівня забезпеченості ресурсом, а безпосередньо один на одного. Взаємодія такого роду отримала назву «інтерферанційна конкуренція». В інших випадках є однозначно зрозумілим, що ресурсом є сам по собі простір, а не ті ресурси, які в ньому містяться. Так легко уявити, наприклад, конкуренцію

між ящірками за ті ділянки каменю, на яких можна погрітися на сонечку. Але при цьому некоректно стверджувати, що ящірки «споживають температуру», (температура не ресурс, а умова), але сприятливі місця вони використовують і роблять їх менш доступними для інших ящірок. За визначенням, такі місця і є ресурси. Крім цього потенційними ресурсами можна вважати гніздові ділянки та сховища.

Ресурс. Під поняттям ресурсу розуміють все, що організм споживає. Але навіть таке широке визначення викликає нові запитання. Що розуміти під словом «споживання»? Просто позначити терміном «з'їдає» неможна, це дуже обмежує дане поняття. Більш ширший варіант – «включає до складу свого тіла» також не охоплює всі варіанти подій. Наприклад білки і птахи займають дупло. Після цього воно вже не може дістатися іншому організму. Точно таким же чином і самка, яка спарилася з одним самцем, стає недоступною для іншого. Відбулося споживання в тому розумінні, що наявний запас скоротився. Таким чином за поняттям ресурс стоїть кількість, яка в результаті життєдіяльності організмів скоротилася. І все ж ресурси живих організмів – це в більшості своїй речовини, з яких складаються їх тіла, енергія, що залучена до процесів обміну речовин та місця, де відбуваються ті чи інші фази їх життєвих циклів. Треба чітко відрізнити ресурси від умов існування. Ту частину спектру сонячного світла, яка використовується для процесу фотосинтезу (фотосинтетично активна радіація – ФАР) можна назвати ресурсом. Випромінювання, які лежать за межею діапазону ФАР, можуть відігравати роль певних фізіологічних стимулів або визначати умови існування, але не можуть вважатися ресурсом.

Інший приклад – двоокис вуглецю. CO₂ вільно дифундує в повітрі і зниження його концентрації повинно відбитися на стані всіх рослин даної популяції в рівній мірі. Тобто ситуація, коли одна рослина набуває переваги перед іншою є неможливою: захопити вуглекислоту у своє одноосібне користування не вийде – це ресурс загальнодоступний. Що стосується мінеральних речовин ґрунту і води для рослин, то під час поглинання мінеральних ресурсів, як і під час поглинання води, не лише корінь росте назустріч ресурсу, а й ресурс просувається до кореню.

Основним ресурсом для тварин є інші організми – рослинні або тваринні. Споживачі ресурсу у вигляді іншого організму отримали назву консументи. Серед консументів зустрічаються «універсали» (поліфаги): вони споживають їжу самих різноманітних видів, хоча за ступенем пріоритетності різні об'єкти споживання неоднакові і розташовуються в певному порядку. Буває і так, що консумент спеціалізується на цілком певних частинах тіла своєї жертви, але жертви можуть належати до чисельних різноманітних видів. Таке явище цілком звичне серед травоядних тварин. Наприклад, багато птахів спеціалізуються на споживанні насіння, але при цьому рідко обмежуються насінням лише певних рослин. Багато пасовищних тварин спеціалізуються на живленні листками, а коренів, як правило, не чіпають. Деякі нематоди (груглі черви) та личинки жорсткокрилих – спеціалізовані ризофаги: вони їдять коріння різних рослин, але не чіпають листя. Чим вужче спектр ресурсів їжі, тим тіснішим повинен бути просторовий зв'язок організму зі скупченням його ресурсів або тим більшими повинні бути витрати часу та енергії на пошук необхідних ресурсів серед маси інших. Спеціалізація майже завжди закріплюється особливими структурами – перш за все ротовим апаратом, які дозволяють максимально ефективно використовувати ресурс. Наявність і доступність багатьох ресурсів їжі залежить від пори року. Одна і та ж багаторічна рослина в різні пори року може давати в якості такого ресурсу листя, квіти, плоди та насіння.

Поживна цінність рослин і тварин як ресурсу їжі. Потенційна цінність тіла рослини і тіла тварини, як ресурсу їжі є дуже різною. Важлива відмінність рослин від тварин полягає в тому, що рослинні клітини оточені клітинними стінками, які складаються із целюлози і лігніну. Наявність таких структур є основною причиною високого вмісту в рослинних тканинах зв'язаного карбону та високого значення відношення карбону до інших біологічно важливих елементів. Наприклад, співвідношення C: N у рослин коливається в межах від 20:1 до 40:1, а у всіх інших організмів (бактерії, гриби, травоядні та плодючі тварини) воно зовсім інше: 8:1 або 10:1. Тканини тварин, на відміну від тканин рослин, не містять структурних вуглеводів, зате багаті на жири і білки.

Перехід від продуцентів (рослин) до консументів (тварин) пов'язаний з пониженням співвідношення C: N і передбачає масове

спалювання карбону, тому основні кінцеві продукти метаболізму рослиноїдних тварин багаті на карбон (CO₂ та волокна). А ось рослиноїдні тварини та тварини, які їх поїдають, мають велику подібність свого хімічного складу. Більша частина енергетичних потреб хижаків задовольняється за рахунок білків та жирів у здобичі, тому основні продукти виділення плодоїдних – сполуки нітрогену.

Велика кількість зв'язаного карбону у рослинному організмі означає, що вона – потенційне джерело великої кількості енергії. Але більша частина цієї енергії фітофагам недоступна. Для того, щоб використати енергетичні запаси рослин, потрібно мати ферменти, які здатні розщеплювати целюлозу і лігніни. Але фермент целюлаза присутній лише у деяких бактерій та грибів, деяких молюсків. Більшість організмів позбавлені цього ферменту. Тому основний носій енергії рослинних організмів недоступний для фітофагів.

Таким чином, при розгляді рослин в якості ресурсу їжі клітинні стінки можна виключити. Різні тканини та органи рослин настільки різні за своєю поживною цінністю, що це привело до того, що більшість дрібних фітофагів, як правило - спеціалісти. Вони спеціалізуються на певних частинах рослинного організму: меристемах, листках, коренях, бруньках.

Захист ресурсів їжі. Окрім великого значення поживних властивостей потенційної їжі, суттєву роль відіграє і можливість споживання цього ресурсу споживачем. Більшість ресурсів їжі є захищеними. Потенційна жертва виділяє частину своїх ресурсів на свій захист. Це не тільки знижує їх частину, яка може бути спрямована на розмноження, але і змінює поживні властивості жертви: «засоби захисту» часто мають значний вплив на потенційну поживність будь-якого об'єкту живлення. Кожна жертва «зацікавлена» в тому, щоб залишитися живою, оскільки тільки в цьому випадку вона залишить більше нащадків і займе більший ареал свого існування, що є показником біологічного прогресу. Цілком природно, що в такому випадку живі істоти мають фізичні, хімічні, морфологічні або поведінкові засоби захисту від нападу та поїдання. Застосування цих засобів захисту – знизити вірогідність зустрічі зі споживачем та збільшити шанси на виживання, якщо така зустріч відбудеться. Але взаємодія об'єкту споживання та споживача цим не обмежується. Об'єкт живлення, який підвищує свою захищеність, сам здійснює селективний тиск на організми, що його споживають.

Ті з них, які найкраще долають захист жертви, зазвичай залишають більше нащадків, а набуті властивості стають спадковими і з часом поширюються на всю популяцію. Це безперервна еволюційна взаємодія. В такому випадку здійснюється обоюдний еволюційний тиск, який ставить кожен із сторін, що контактують в такий спосіб, в часткову залежність від еволюції іншого. Взаємодію такого типу називають коеволюція. Необхідно зазначити, що ресурси всіх автотрофів не збільшуються, не відновлюються і не розвиваються. Атоми, за виключенням радіоактивних, незмінні. Рослини не долають «захисту», який створюють ресурси і тому про коеволюцію споживача та ресурсу не може бути й мови.

Організм може мати багато особливостей будови або способу життя, які підвищують рівень енергетичних витрат його споживача на пошук своєї здобичі та її поїдання. Будь-яка з таких особливостей, яка приведе до того, що споживачу достається менше їжі, являє собою засіб захисту. Товста шкаралупа горіха чи волокниста шишка, в яку заховане насіння сосни, збільшують час на вивільнення їжі (насіння). В результаті кількість спожитих горіхів чи соснового насіння знижується. Зелена рослина зовсім не витрачає сил на уникнення фітофагів і тому може вкласти відносно багато енергії у спорудження енергонасичених оборонних засобів. Крім цього, майже всі зелені рослини забезпечені енергією з деяким надлишком. Захисна оболонка у вигляді черепашок у тварин, чи плодових оболонок у рослин заставляє споживача впусту витратити час та енергію. Таким чином «непрístupне укріплення» може з успіхом замінити інші засоби захисту – отруйні речовини або швидкі ноги. Зазвичай, чим важливіша структура для існування організму, тим надійніший її захист. В рослинах концентрація ресурсів їжі найбільша в меристемах стебла, кореня та в насінні. Перші забезпечують ріст, другі – успіх розмноження. Саме в них заховані дефіцитні ресурси і саме їх потрібно захистити від фітофагів. Меристеми пагонів зазвичай захищені від дрібних фітофагів лусками або кутикулою. Відносність такого захисту очевидна – великі споживачі, такі як птахи, легко здолають подібний захист.

Отже, різні організми демонструють значний арсенал самих різноманітних засобів фізичного захисту, але існують іще і засоби хімічного захисту.

В рослинах маса речовин, які не приймають участь в «нормальному» обміні речовин. Це так звані «вторинні метаболіти», дуже різноманітні: від простих хімічних речовин різних органічних кислот (малат, оксалоацетат тощо) до дуже складних глікозидів, алкалоїдів, терпеноїдів, танінів та інших. У першому наближенні всі отруйні сполуки рослинного походження ділять на два типи: токсичні сполуки («якісні»), отруйні навіть в малих дозах та сполуки, які заважають травленню («кількісні»), сила дії яких прямо пропорційна концентрації. До таких відносять, наприклад, таніни. Таніни зв'язуються з білками і роблять тканини такими, що важко перетравлюються (наприклад дубові листки).

Ефемери – рослини з коротким життєвим циклом до деякої міри вже захищені від фітофагів тим, що з'являються у часі і просторі непередбачувано. Існує думка, що через це вони менше потребують засобів захисту. Механізми хімічного захисту рослин захищають їх лише від певних споживачів, а від інших не захищають зовсім. Багато комах-фітофагів спеціалізуються лише на певних видах рослин та їх окремих органах, тих, чий хімічний захист вони здолали. Важливий крок в цьому напрямку – це виникнення стійкості до хімічних засобів захисту, а потім і поява здатності до споживання самих отруйних речовин.

Тварина інколи в змозі знизити вірогідність виявлення її хижаком: вона може бути забарвлена у колір фону, може нести на собі малюнок, що змінює обриси її тіла або нагадувати неістівний предмет середовища. Таке явище називається «криптизм», наприклад, зелені коники і гусінь, прозорі планктонні організми.

«Криптичні» тварини можуть бути їстівними та дуже смачними, але їх будова і колір (поведінка) знижує вірогідність того, що вони послугують в якості ресурсу їжі. Якщо криптозм, як оборонна стратегія, частіше зустрічається у цілком їстівних організмів, то отруйні організми часто наче привертають увагу до цієї обставини своїм яскравим забарвленням або малюнком на тілі. Це явище називають апосематизмом. Метелик данаїда (неїстівна для птахів) забарвлена апосематично, як і її гусінь, яка насправді і споживає з рослин захисні серцеві глікозиди. Одна спроба з'їсти метелика для птахів настільки запам'ятовується, що інших подібних метеликів птахи тривалий час уникають. Ясно, що інші данаїди набувають певних переваг лише в тому випадку, якщо вини будуть

подібні за забарвленням до тих, яких птахи вже спробували. Таким чином данаїди потрапляють під тиск відбору, спрямованого на набуття ними одноманітного вигляду. Якщо неприємна на смак жертва набуває пам'ятного забарвлення, негайно виникає можливість ввести в оману хижака організмами інших видів. Насправді, якщо їстівна здобич (імітатор) буде зовнішньо нагадувати неїстівну (модель), то вона має явну селективну перевагу. Це явище широко розповсюджено і називається бейтсовська мімікрія. Мімікрія під неїстівний об'єкт зустрічається і за межами тваринного царства.

Деякі тварини частково уникають уваги хижаків коли частину життя проводять в норах. Інші (опосуми, земляна білка, жуки, коники) можуть прикидатися мертвими і, тим самим, unikати нападу хижаків. Тварини, які ховаються у раніше виготовлені схрони (кролі і лугові собачки в нори, равлики – у свої черепашки) або згортаються у клубок, щоб закрити м'який живіт добре захищеною спиною (броненосці, їжаки) знижують таким чином вірогідність бути з'їденими хижаком. Але після потраплення у свій схрон, життя тварини цілковито залежить від того, чи зможе хижак перебороти ці стіни (кроляча нора не рятує від ласки). В жертву своєї відносної безпеки такі тварини приносять і можливість бути в курсі того, що відбувається на поверхні. Інші тварини поводять себе так, нібито намагаються unikнути загрози за допомогою імітації – «загрозливої поведінки». Приклади такої поведінки – африканський дикобраз гримить своїми голками, коли йому загрожує небезпека, а скунс – піднімає хвіст трубою і топає лапами. Але сама звичайна поведінкова реакція тварин на небезпеку стати чийось обідом – втеча. По-перше, втеча, як і будь-яка інша захисна реакція, знижує вірогідність того, що тварина, в кінці кінців стане для когось їжею. По-друге, існує хоча б один хижак, здатний перебороти захист своєї жертви. По-третє, на захист від хижаків використовується енергія і за успіх втечі потрібно розплачуватися енергією чи іншими ресурсами, які можна було б використати з іншою метою. Існують патогенні організми, які змушують рослини модернізувати свої захисні механізми. Загальна стратегія захисту рослин полягає в тому, щоб не допустити вплив паразита на клітини, локалізувати інфекцію або знищити патогена. Захист рослини від посягання більшості мікроорганізмів-споживачів побудований на різноманітних механізмах.

I. Конституційні механізми:

- 1) механічні бар'єри (кутин, лігнін);
- 2) виділення речовин з антибіотичними властивостями (наприклад, фітонциди);
- 3) створення в тканинах нестачі речовин, важливих для росту і розвитку паразита.

Взаємодія рослини хазяїна і паразита відбувається на поверхні рослини. Цьому заважає шар гідрофобної кутикули та антибіотичні сполуки в покривних тканинах. Вказані складові захисту існували в рослині і до інфекції (видова, неспецифічна стійкість). Інфекція викликає активну реакцію рослини на зараження – виникнення механізмів специфічної або сортової стійкості:

- а) швидка додаткова лігніфікація клітинних стінок в місці контакту з паразитом (обмеження розповсюдження та токсичних продуктів його життєдіяльності);
- б) потовщення клітинної стінки безпосередньо під місцем прикріплення паразита до листка;
- в) утворення перидерми між ураженими та живими клітинами у місці зараження (ізоляція, утруднення притоку речовин до некрозу із сусідніх живих клітин);
- г) за проникнення патогену через корінь у провідну систему на його шляху будуються вигинання в судинах, вкриті пектиновим чохлам – тілли.
- д) виділення низькомолекулярних органічних речовин з антибіотичною активністю (аліфатичні сполуки, хінони, глікозиди з фенолами, спиртами, фітонциди). Вони затримують розвиток, або взагалі вбивають патогенні мікроорганізми. Феноли сполуки інгібують діяльність екзоферментів патогенів, також потрібні для синтезу лігніна.

II. Індукційні механізми стійкості виявляють реакцією хазяїна на інфекцію:

- 1) підсилюється інтенсивність енергетичного обміну і збільшується енергонасиченість тканин молекулами АТФ;
- 2) синтезуються сполуки, які забезпечують неспецифічну стійкість;
- 3) відбувається створення додаткових механічних бар'єрів;
- 4) виникає реакції надчутливості;
- 5) починається синтез фітоалексинів.

Надчутливість полягає у швидкому відмиранні клітин хазяїна в місці контакту із патогеном і утворенні некрозу, внаслідок чого спороношення патогенного гриба стає неможливим. Синтез фітоалексинів – це синтез низькомолекулярних антибіотичних речовин вищих рослин у відповідь на контакт з патогенами. Вони мають антибактеріальні, фунгітоксичні та антинематодні властивості, інгібують ріст і розвиток фітопатогенів, дезактивують їх екзоферменти. Фітоалексини синтезуються в живих клітинах, які розташовані поруч із інфікованими. Останні сигналізують про необхідність синтезу фітоалексинів.

Стійкість до некротрофів забезпечують такі механізми:

- а) детоксикація токсинів паразиту;
- б) втрата рослинами чутливості до спеціалізованих патотоксинів;
- в) відсутність у плазмалемі хазяїна рецепторів, здатних зв'язувати токсини;
- г) інактивація екзоферментів патогену неспецифічними інгібіторами типу фенолів;
- д) затримка синтезу екзоферментів маскуванням їх субстратів;
- є) ушкодження клітинних стінок паразита ферментами рослини хазяїна (хітіназа, глюканаза).

Механізми конкуренції за ресурси. Виділяють два класи конкурентних ситуацій:

1. Експлуатаційна конкуренція. Організм А знижує рівень забезпеченості ресурсом, а організм В реагує на це зниження, а не на присутність іншого організму. Така взаємодія називається експлуатаційна конкуренція (конкуренція за спільний ресурс).
2. Інтерференційна конкуренція. Організм А безпосередньо взаємодіє з організмом В шляхом захвату життєвого простору. Організм А і В реагують безпосередньо один на одного – це інтерференційна конкуренція (конкуренція через зіткнення: ящірки гріються на сонці на камінні, гніздові ділянки). Для завершення життєвого циклу рослинам потрібно 20-30 різних ресурсів (але для різних рослин в різних співвідношеннях). Кожний із ресурсів рослини добувають своїм способом, незалежно від інших (гази CO₂ і O₂, розчини макро- і мікроелементів тощо).

У більшості випадків один ресурс неможливо замінити іншим. Так карбон неможливо замінити нітрогеном, а фосфор – калієм.

Лише незначу кількість із необхідних рослинам ресурсів можна замінити іншим ресурсом повністю або частково (наприклад рослини засвоюють нітроген у вигляді NO_3 та NH_4^+ але сам нітроген замінити нічим). У хижих тварин картина цілком протилежна: майже будь-яку їжу (здобич) можна замінити будь-якою іншою здобиччю приблизно такого ж розміру. Таким чином ресурси:

1. Незамінні ресурси. Два ресурси називають незамінними, коли жоден з них не в змозі замінити інший. При цьому швидкості росту (A, B, C) які можна досягти при використанні ресурсу 1 будуть жорстко обмежені наявною кількістю ресурсу 2 (рис. 8.1).

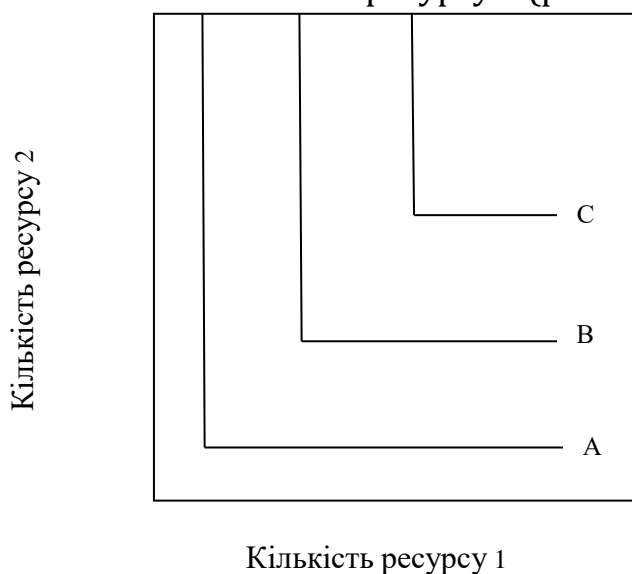


Рис. 8.1 Швидкості росту (A, B, C), яких можна досягти при використанні двох незамінних ресурсів (1 і 2)

Наявність певної кількості одного ресурсу задає максимально можливу швидкість росту (лінії ізоклін), яка може бути досягнута при довільній кількості іншого ресурсу (у рослин N і K). Для метеликів *Heliconius* ресурс 1 – листки ліани (їжа для гусіні), а ресурс 2 – пилок квітки (їжа для дорослих особин).

2. Взаємозамінні ресурси. Два ресурси називаються взаємозамінними, якщо один з них можна повністю замінити іншим.

A) Повна взаємозамінність, але необов'язково рівноцінність (рис. 8.2). Наприклад, рослини використовують два джерела нітрогену – нітрати та іон амонію (NO_3 та NH_4^+). У тварин – пшениця та ячмінь для зерноїдних птахів, зебри та газелі для левів. При цьому ніхто не стверджує, що обидва ресурси рівноцінні. Так NO_3^- як джерело нітрогену для рослини обійдеться дорожче, ніж іон амонію NH_4^+ , адже в амінокислоті білків нітроген буде включено у амонійній формі. На відновлення N із NO_3^- до N в NH_4^+ необхідно

витратити додаткову енергію.

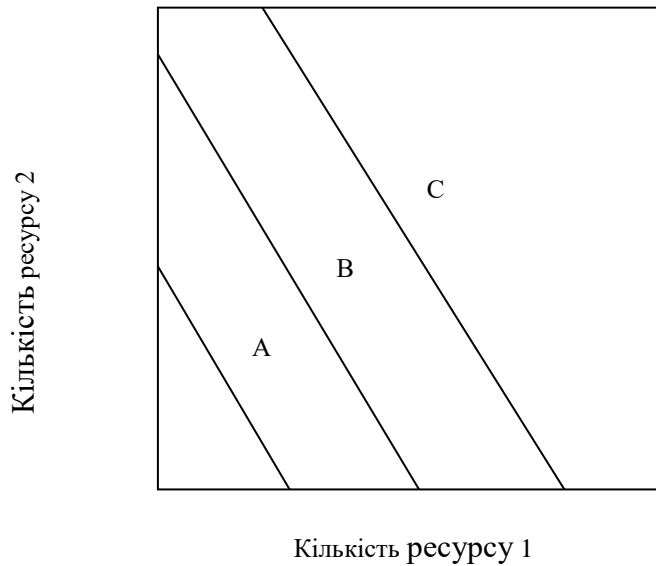


Рис. 8.2. Швидкості росту (A, B, C), яких можна досягти при використанні двох взаємозамінних, але нерівноцінних ресурсів (1 і 2)

Нахил ізоклін такий, що будь яка з них перетинає вісь координат на різній відстані від початку системи координат. Це говорить про те, що відсутність одного із ресурсів (значення 0) організм компенсує порівняно невеликою кількістю іншого ресурсу.

Б). Взаємозамінні ресурси, що взаємодоповнюють один іншого (комплементарні) (рис. 8.3).

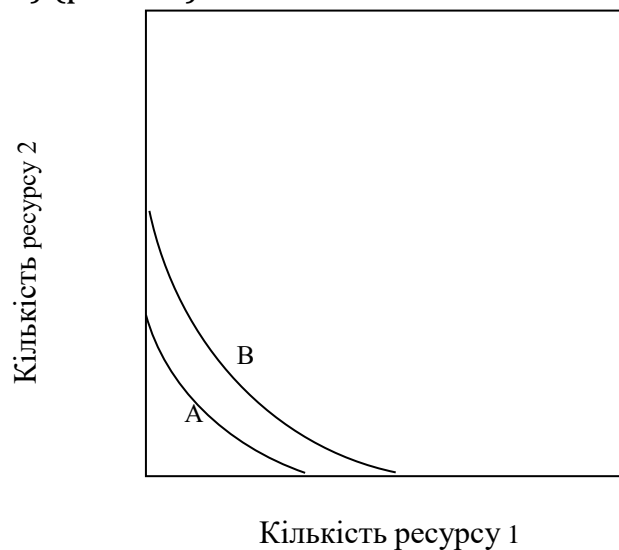


Рис. 8.3. Швидкості росту (A, B), яких можна досягти при сумісному використанні двох взаємозамінних, комплементарних ресурсів (1 і 2)

Можливий також варіант, коли лінії швидкості росту (ізокліни) на рисунку ввігнуті всередину – в напрямку початку системи координат. Така форма ізоклін означає, що при сумісному використанні організмом даного виду обох ресурсів, їх у сукупності

потрібно менше, ніж при роздільному споживанні. Це такі взаємозамінні ресурси, що взаємодоповнюють один іншого (комплементарні). Коли люди споживають разом з рисом бобові, вони можуть збільшити відсоток засвоєного білку на 40%. Бобові багаті на амінокислоту лізин, якої мало в рисі, а рис містить амінокислоти з сіркою - цистин та цистеїн, яких мало в бобових.

В) Антагоністичні ресурси. Форма ізоклін, вигнута назовні – від початку системи координат, говорить про те, що при їх сумісному споживанні на підтримку заданої швидкості росту організму цих ресурсів використовується більше, ніж при роздільному їх використанні (рис. 8.4).

Це антагоністичні ресурси. Така ситуація може виникнути, коли різні ресурси їжі містять різні токсичні сполуки і їх сумісне використання приводить до синергічного ефекту, тобто перевищує результат простого додавання (личинка жука-зернівки і насіння двох різних рослин).

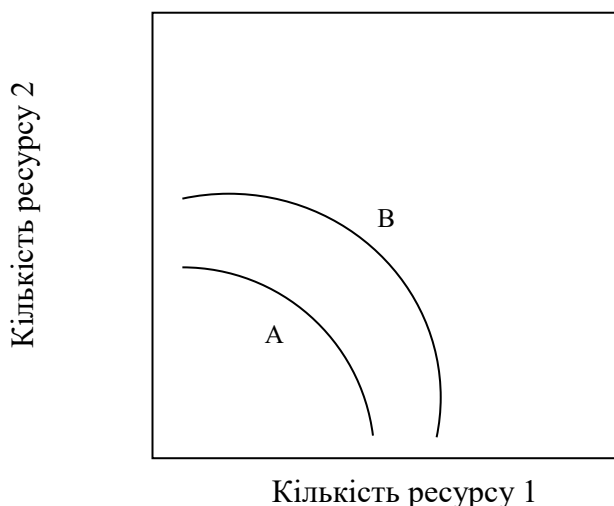


Рис. 8.4. Швидкості росту (A, B), яких можна досягти при сумісному використанні двох взаємозамінних, антагоністичних ресурсів (1 і 2)

Г) Інгибування. За високого рівня забезпеченості ресурсами спостерігається явище інгибування. Це випадки, коли незамінні ресурси у надлишкових кількостях пошкоджують організм, стають для нього токсичними (рис. 8.5).

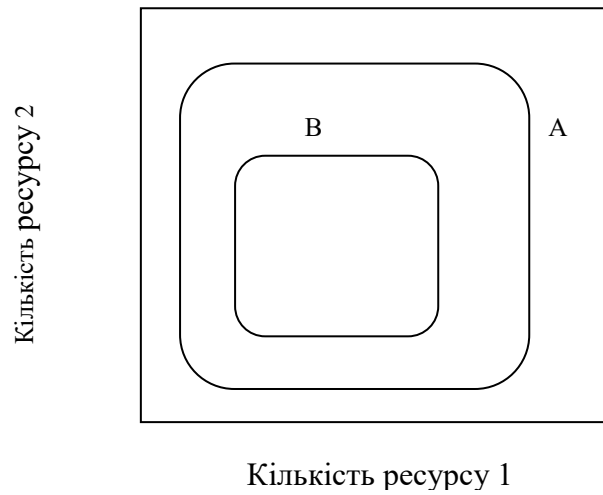


Рис. 8.5. Швидкості росту (A, B), яких можна досягти при сумісному використанні ресурсів, що інгібують ріст (1 і 2)

Наприклад, CO_2 , H_2O і елементи мінерального живлення (Fe).
 Всі ці ресурси необхідні для фотосинтезу, але надлишок хоч одного з них має летальну дію. Це ж стосується і світла, його висока інтенсивність гальмує ріст. Це той випадок, коли те, що на одному рівні кількості являє собою ресурс, в більшій кількості перетворюється на лімітуючий фактор.

РОЗДІЛ 9

ЕДАФІЧНИЙ ФАКТОР В ЖИТТІ РОСЛИН І ТВАРИН

Едафічні фактори – ґрунтові умови, що впливають на життя організмів (родючість ґрунту, його зволоженість, реакція розчину, вміст солей, фізичний стан тощо).

Едафічний фактор належить до факторів, які формують чисельні характеристики середовище. Ґрунт є продуктом динамічної взаємодії між гірською породою, кліматом і органічним світом. У штучних агроценозах констатують і антропогенний вплив на ґрунти. Таким чином, ґрунтові організми разом з абіотичними факторами створюють своє середовище проживання.

Ґрунт має трифазну структуру (тверді частки, вода і повітря). Ґрунт складається із наступних складових:

1. Мінеральна частина ґрунту, яка складається з глинистих і піщаних часточок.
2. Вода та повітря.
3. Розчинні і нерозчинні мінеральні речовини.
4. Органічні речовини, які утворилися під час розкладання відмерлих органічних решток, а також виділилися із живих рослин.
5. Корені живих рослин.
6. Живі макро-і мікроорганізми: дощові черви, личинки комах, бактерії, гриби; у ньому присутні і вищі тварини, діяльність і розкладання після відмирання яких також сприяє фізичному (через розпушення ґрунту) і хімічному (пропускання через стравохід) перетворенню ґрунту.

Едафобіон - сукупність усіх живих істот, що населяють ґрунт (гриби, водорості, бактерії, черви та ін.). Велику роль у складі едафону відіграють мікроорганізми, діяльність яких забезпечує розклад органічних речовин, фіксацію азоту та багато інших процесів, що протікають в ґрунтах. Організми едафону належать до різних систематичних груп. Найрізноманітнішими у видовому відношенні й за біомасою є ґрунтові мікроорганізми, гриби і безхребетні. Вплив едафону на життя ґрунту великий і полягає в розкладанні органічних речовин, гуміфікації, зміні фізичних властивостей субстрату тощо.

Ґрунтові мікроорганізми – організми мікроскопічних і суб-мікроскопічних розмірів, які пристосувалися до життя у ґрунті. До них належать бактерії, актиноміцети, мікроскопічні гриби, одноклітинні водорості, деякі найпростіші (ґрунтова мікробіота). На її формування і функціонування впливають комплекс ґрунтових умов, відносини між популяціями мікроорганізмів, особливості взаємодії з рослинами, які визначають специфіку місця існування в кореневій зоні, алелопатичні зв'язки, здатність утворювати симбіози. Ґрунтові мікроорганізми чутливі до змін екологічних чинників, зокрема температури, вологості, рН ґрунтового розчину тощо. Функція ґрунтової мікробіоти полягає у забезпеченні та підтримці кругообігу речовин у природі. Вони сприяють мінералізації органічних речовин і перетворенню елементів живлення у доступні для рослин форми, утворенню фізіологічно активних речовин (стимуляторів росту рослин), процесу азотфіксації, впливу мікробів антагоністів на фітопатогенні мікроорганізми та запобіганню захворюванням рослин шляхом підтримання гомеостазу екосистем.

Ґрунт, густо заселений різними тваринами і мікроорганізмами, залишається при цьому основним життєвим субстратом для рослин. У ґрунтах степів, наприклад, виявлено присутність 8 класів, 20 рядів, 99 родин і 339 видів тварин.

Завдяки наявності вологи в ґрунті різноманітні організми можуть існувати в посушливий період. Також характерною рисою ґрунту є порівняно невелике коливання добових і річних температур (на глибині понад 2 м сезонні коливання температури взагалі майже не відчуються). Це дає можливість наземним організмам мігрувати в товщу ґрунту і перебувати там в активному стані чи в стані сплячки в період низьких чи високих температур у наземно-повітряному середовищі.

В ґрунті є значні запаси органічних сполук, які створюють кормову базу для різноманітних організмів. Приблизно 90% видів комах на тих чи інших стадіях розвитку пов'язані з ґрунтом. Особливо багато у ґрунті найпростіших та червів, хоча ґрунт став місцем існування не лише безхребетних. У земляних сховищах багато хребетних виводить своїх нащадків: земноводні, ссавці, птахи.

Природні порожнини ґрунту використовують дрібні організми (нематоди, кліщі, личинки комах, ногохвостки). Вони уже чисельні і

харчуються мікроорганізмами. Насичене водяними парами ґрунтове повітря дозволяє їм дихати через покриви. Такі тварини дуже чутливі до висихання. При зниженні вологості ідуть углиб. Мають пристосування від висихання, захисні лусочки, суцільний товстий панцир. Наводнення ґрунту переживають в повітряних бульбашках ґрунтового повітря.

Велика частка дрібних тварин живе у підстилці та мігрує за певних обставин у ґрунт на різну глибину (великі комахи, дощові черви, рухливі членистоногі, риучі ссавці – кроти, землерийки).

За ступенем зв'язку із ґрунтовим середовищем проживання виділяють такі групи організмів - постійні мешканці ґрунту (дощові хробаки, багато комах, із ссавців – кроти, сліпаки); - тварини, у яких частина циклу розвитку проходить в іншому середовищі, а частина – у ґрунті. До них належать більшість літаючих комах (саранові, жуки, комарі, капустянки, метелики). Одні в ґрунті проходять фазу личинки, інші – фазу лялечки; - тварини, що іноді використовують ґрунт як укриття чи притулок (усі ссавці, що живуть в норах, багато комах, клопи, деякі види жуків).

Зазвичай ґрунтові тварини мають обтічну компактну форму тіла, у них відсутні або майже відсутні органи зору, немає лишнього хутра, добре розвинені органи чуття, у риучих тварин – лапи-лижі з наростами, з волосяним покривом. Багатьом ґрунтовим організмам притаманне шкіряне дихання.

В ґрунті (ризосфері) рослини створюють кореневі системи, серед важливих функцій яких такі:

1. Закріплення в ґрунті.
2. Поглинання розчинених речовин.
3. Запасання речовин і хемосинтез.
4. Створення кореневого тиску для подачі води в надземну частину рослини.
5. Виділення в ґрунт низькомолекулярних органічних речовин для забезпечення існування ґрунтових мікроорганізмів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Білявський Г.О., Фурдуй Р.С., Костіков І.Ю. Основи екології. Київ : Либідь, 2004. 408 с.
2. Вінічук М.М. Загальна екологія : навч. посіб. Житомир : Видавництво Державного університету «Житомирська політехніка», 2021. 184 с. <http://eztuir.ztu.edu.ua/handle/123456789/79332>
3. Злобін Ю.А., Кочубей Н.В. Загальна екологія : навч. посіб. Суми : Університетська книга, 2019. 416 с.
4. Лисенко Г. М., Пасічник С. В. Екологія тварин : навч.-метод. посіб. Ніжин : НДУ ім. М. Гоголя, 2017. 35 с.
5. Мірутенко В.В. Методичний посібник з курсу «Екологія тварин». Ужгородський національний університет. Ужгород, 2014. 40 с.
6. Москаленко М.П., Вакал А.П. Екологія рослин і тварин: методичні вказівки до проведення лабораторних робіт. Суми, 2021. 28 с.
7. Москаленко М.П. Фізіологія рослин. Частина І. Навчальний посібник Суми: СумДПУ ім. А.С.Макаренка. 2018. 100 с.
8. Москаленко М.П. Фізіологія рослин. Частина ІІ. Навчальний посібник. Суми: СумДПУ ім. А.С.Макаренка. 2020. 93 с.
9. Мягченко О.П. Основи екології : навч. посіб. Центр навчальної літератури, 2019. 312 с.
10. Параняк Р.П., Сухорська О.П., Градович Н.І. Основи загальної екології : навч. посіб. Львів : ЛНУВМБ імені С.З. Гжицького, 2019. 104 с.
11. Юрченко Л. І. Екологія : навч. посіб. К.: Професіонал, Центр навчальної літератури, 2019. 304 с.
1. <https://westudents.com.ua/knigi/86-ekologiya-yurchenko-l.html>
12. Скляр В.Г. Екологічна фізіологія рослин. Суми: Університетська книга, 2015. 271 с.

Інформаційні ресурси

1. Офіційний сайт Національної бібліотеки України імені В. І. Вернадського. URL: <http://nbuv.gov.ua>
2. Офіційний сайт студентської електронної бібліотеки «ЧИТАЛКА». URL: <http://chitalka.info>
3. Офіційний сайт онлайн-бібліотеки освітньої та наукової літератури. URL: <https://eduknigi.com>
4. Сайт електронної бібліотеки підручників. URL: <http://studentam.kiev.ua>
5. Сайт безкоштовних електронних підручників онлайн. URL: <https://pidru4niki.com>
6. Сайт наукової бібліотеки СумДПУ імені А. С. Макаренка. URL: <https://library.sspu.edu.ua/> (Рубрика: Організація наукового дослідження. URL: <https://library.sspu.edu.ua/organizatsiya-naukovogo-doslidzhennya/>)
7. Сайт Харківської державної наукової бібліотеки ім. Короленка. URL: <http://korolenko.kharkov.com>

Навчальне видання

МОСКАЛЕНКО Микола Павлович

ЕКОЛОГІЯ РОСЛИН І ТВАРИН

Навчальний посібник

Комп'ютерний набір М.П.Москаленко

Комп'ютерна верстка С.П. Цьома

Підп. до друку 29.01.2024.

Формат 60x84/16. Гарнітура Cambria.

Папір офсетний. Друк офсетний. Ум. друк. арк. 6,51.

Ум. фарб.-відб. 6,51. Обл.-вид. арк. 5,33.

Тираж 100 пр. Вид. №4

Видавець і виготовлювач:

ФОП Цьома С.П. 40002, м. Суми, вул. Роменська, 100.

Тел.: 066-293-34-29.

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи:

серія ДК, № 5050 від 23.02.2016.