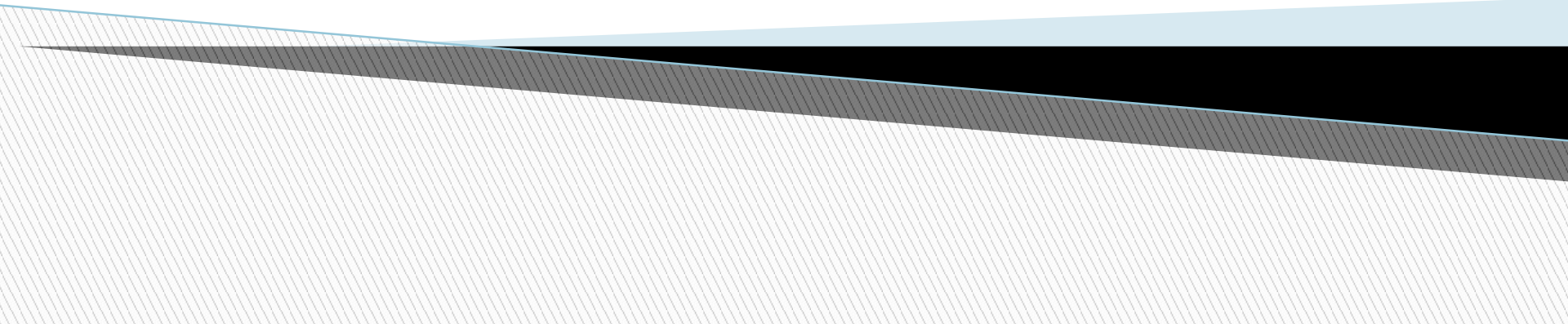


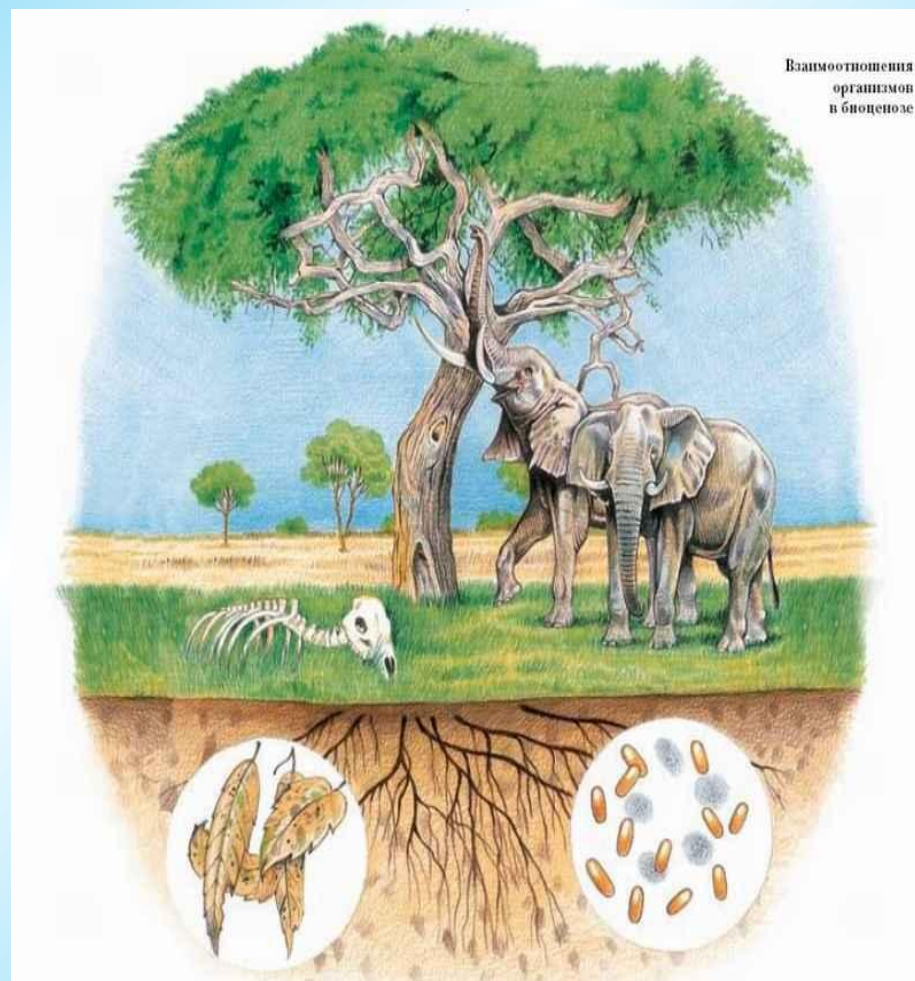
Биоценоз

Лекция 3





Биоценоз (от греч. bios – жизнь, koinos – общий) – исторически сложившаяся система взаимосвязанных популяций растений, животных, грибов и микроорганизмов, населяющих экологически однородную среду обитания. Термин биоценоз впервые употребил немецкий гидробиолог К. Мебиус в 1877 г.





Место обитания биоценоза называется *биотопом*.

Биотоп (от греч. bios – жизнь, topos – место) – *участок территории с однородными условиями среды*.

Иногда в экологической литературе употребляют термин «*экотоп*».

Экотоп – комплекс абиотических факторов окружающей среды без участия живых организмов.



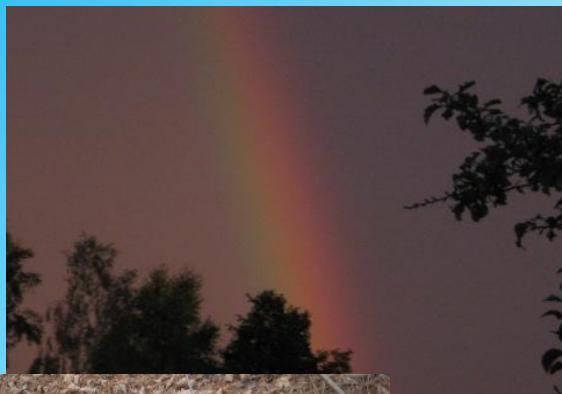


БИОТОП

Климатоп

Эдафатоп

Гидротоп





Биоценозы

Первичные биоценозы
практически не подвержены
деятельности человека.



Во вторичных биоценозах
отмечается заметное
влияние человека.



Принципы соотношения между условиями существования и числом видов в биоценозе

:

- -Принцип разнообразия:
- -Принцип отклонения условий:
- -Принцип плавности изменения среды:



Фитоценоз (от греч. phyton – растение, koinos – общий) – растительное сообщество на определенной территории, изменяющееся как в течение года, так и по годам.

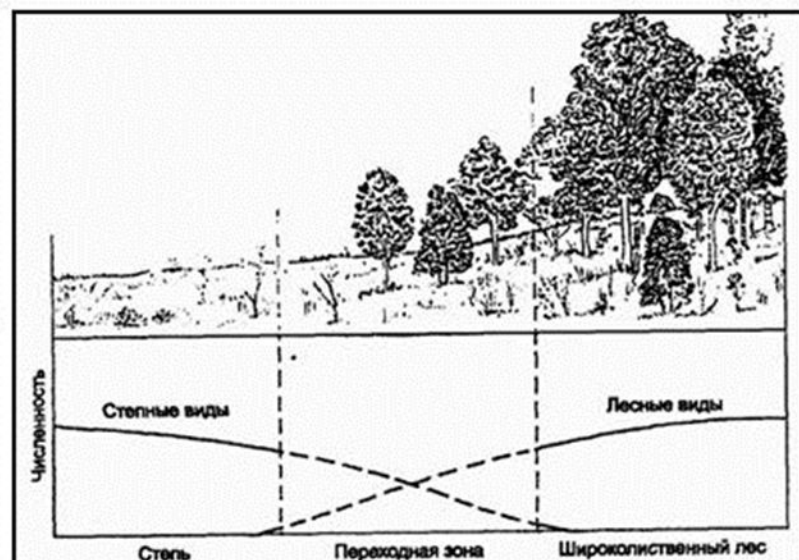
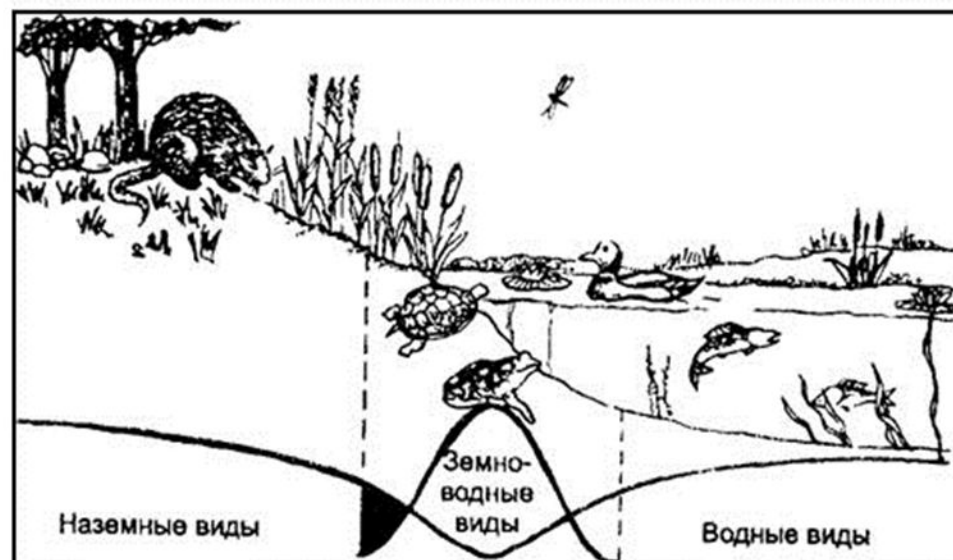
Микробоценоз (от греч. micros – малый, koinos – общий) – совокупность популяций вирусов, бактерий и протистов.

Зооценоз (от греч. zoon – животное, koinos – общий) – совокупность популяций животных, населяющих определенный биотоп.

Микоценоз (от греч. mykes – гриб, koinos – общий) – сообщество различных видов грибов.

ЭКОТОН

Между соседствующими биоценозами всегда есть более или менее четко выраженная «переходная зона», которая называется экотон



Правило экотона, или краевого эффекта, и состоит в том, что на стыках биоценозов увеличивается число видов и общая численность сообщества.

Важнейшие характеристики биоценоза

Сумма характеристик популяций, входящих в сообщество – *численность* сообщества (экз), *плотность* сообщества (экз/м²), *биомасса* сообщества (кг)

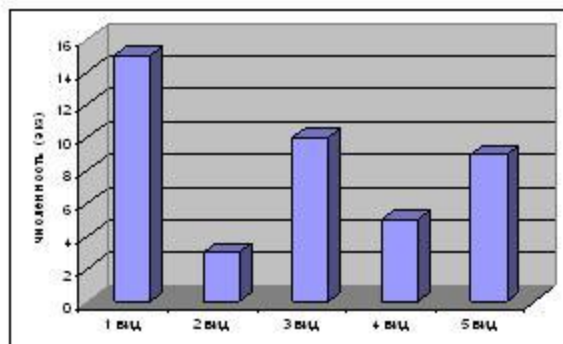
Видовое богатство (S) – количество видов в сообществе (шт.)

Видовая структура – соотношение видов в сообществе по численности.

Видовое разнообразие – отображает количество видов сообщества и их количественное соотношение. Определяется индексами, например, индексом Маргалефа или Шеннона-Уивера:

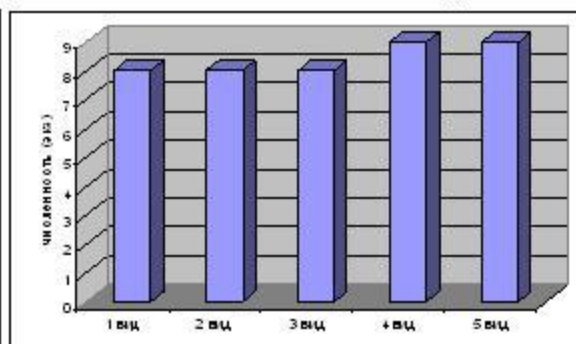
$$d = \frac{S - 1}{\lg N_{\text{общ}}}$$

$$H_N = - \sum_{i=1}^n \left[\left(\frac{N_i}{N_{\text{общ}}} \right) \times \log_2 \left(\frac{N_i}{N_{\text{общ}}} \right) \right], \text{бит} \times \text{экз} / \text{м}^2$$



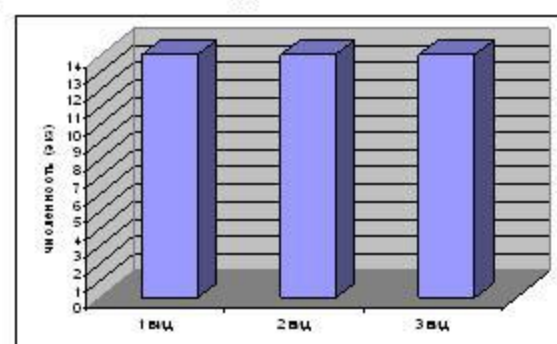
$$N_{\text{общ}} = 42 \text{ экз/м}^2; S = 5;$$

$$d = 2,46; H_N = 2,14 \text{ бит} \cdot \text{экз/м}^2$$



$$N_{\text{общ}} = 42 \text{ экз/м}^2; S = 5;$$

$$d = 2,46; H_N = 2,32 \text{ бит} \cdot \text{экз/м}^2$$



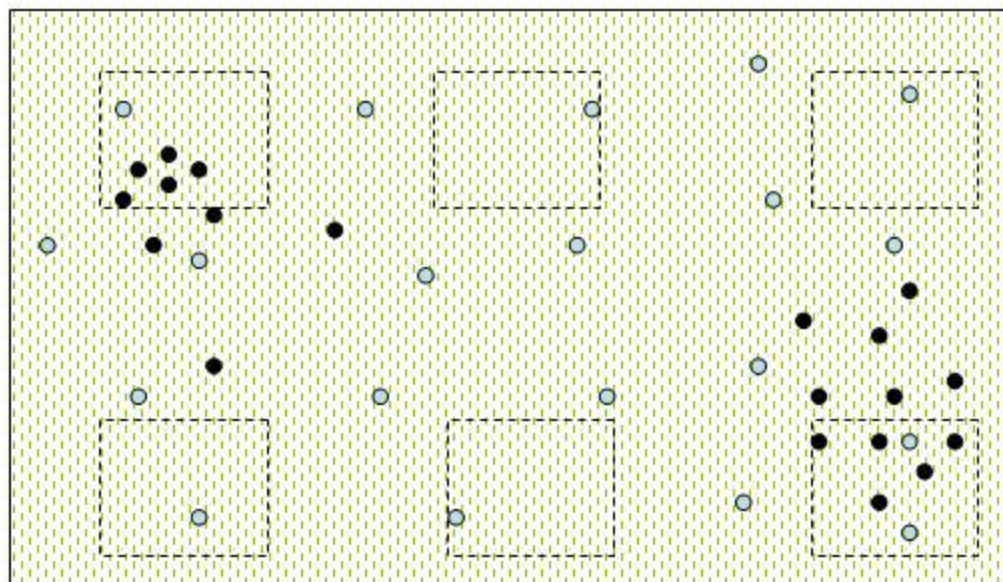
$$N_{\text{общ}} = 42 \text{ экз/м}^2; S = 3;$$

$$d = 1,23; H_N = 1,58 \text{ бит} \cdot \text{экз/м}^2$$

Частота встречаемости – процентное соотношение числа пробных площадок, в которых встретился вид, к общему числу площадок.

Виды: постоянные (более 50 %), добавочные (25-50%) и случайные (менее 25 %).

Важно! – частота встречаемости и численность вида не связаны прямой зависимостью



- - особь 1 вида (численность вида – 20 экз, распределение равномерное)
- - особь 2 вида (численность вида – 20 экз, распределение агрегированное)

Встречаемость 1 вида – 100%, встречаемость 2 вида – 40%

Степень доминирования – процентное соотношение численности вида к численности всех видов.

$$D_i = \frac{N_i}{N_{\text{общ}}} \times 100\%$$

Важно! – степень доминирования применяется к видам, входящим в определенную группу внутри сообщества (систематическую, размерную, экологическую)

Вид, у которого D максимальна называется **доминантом**.

Вид, существующий за счет доминанта – **предоминант**.

Вид, который своей жизнедеятельностью в наибольшей степени создает среду для всего сообщества - **эдификатор**.

Эдификатор не всегда является доминантом.



аллогенный



автогенный



Видовая структура биоценоза характеризуется **видовым разнообразием** и **количественным соотношением видов**, зависящих от ряда факторов.

- **Видовое разнообразие**

- *Видовое богатство* – общее количество видов, обитающих в биотопе. Каждый вид в биоценозе представлен популяцией (бедные (10-100 видов) и богатые (10000-1000000 видов) биоценозы).
- *Видовая насыщенность* – количество видов, приходящихся на единицу площади или единицу объема биотопа.

ВИДЫ-ДОМИНАНТЫ
второстепенные виды
виды-эдификаторы
обилие вида
степень доминирования

Пространственная структура биоценоза
(ярусность и мозаичность);

Консорция

Местообитание

Экологическая ниша





Пространственная структура биоценоза – закономерное расположение видов в биотопе, как в вертикальном, так и в горизонтальном направлениях.

- ***Пространственная структура биоценоза***
 - *Вертикальная структура (ярусность)*
 - *Горизонтальная структура (мозаичность)*

Пространственная структура биоценоза

Ярусность — вертикально расслоение биоценоза на структурные части, имеющие более или менее однородную среду обитания и представленные определенным набором видов.

Мозаичность — горизонтальная структурированность сообщества, обусловленная внутренней неоднородностью биотопа и ярусностью.



Парацелла — это структурная часть горизонтального расчленения биоценоза, отличающаяся составом, структурой, свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена

Симузия — это структурная часть фитоценоза, отличающиеся видовым составом и эколого-биологическим единством входящих в неё видов растений. (термин из геоботаники)

Консорция — это совокупность популяций организмов, жизнедеятельность которых в пределах одного биоценоза трофически или топически связана с представителем центрального вида



Ярус древостоя, полог леса, верхний горизонт фотосинтеза

Ярус подроста и подлеска, нижний горизонт фотосинтеза

Ярус кустарников

Травянисто-кустарничковый ярус

Подстилка

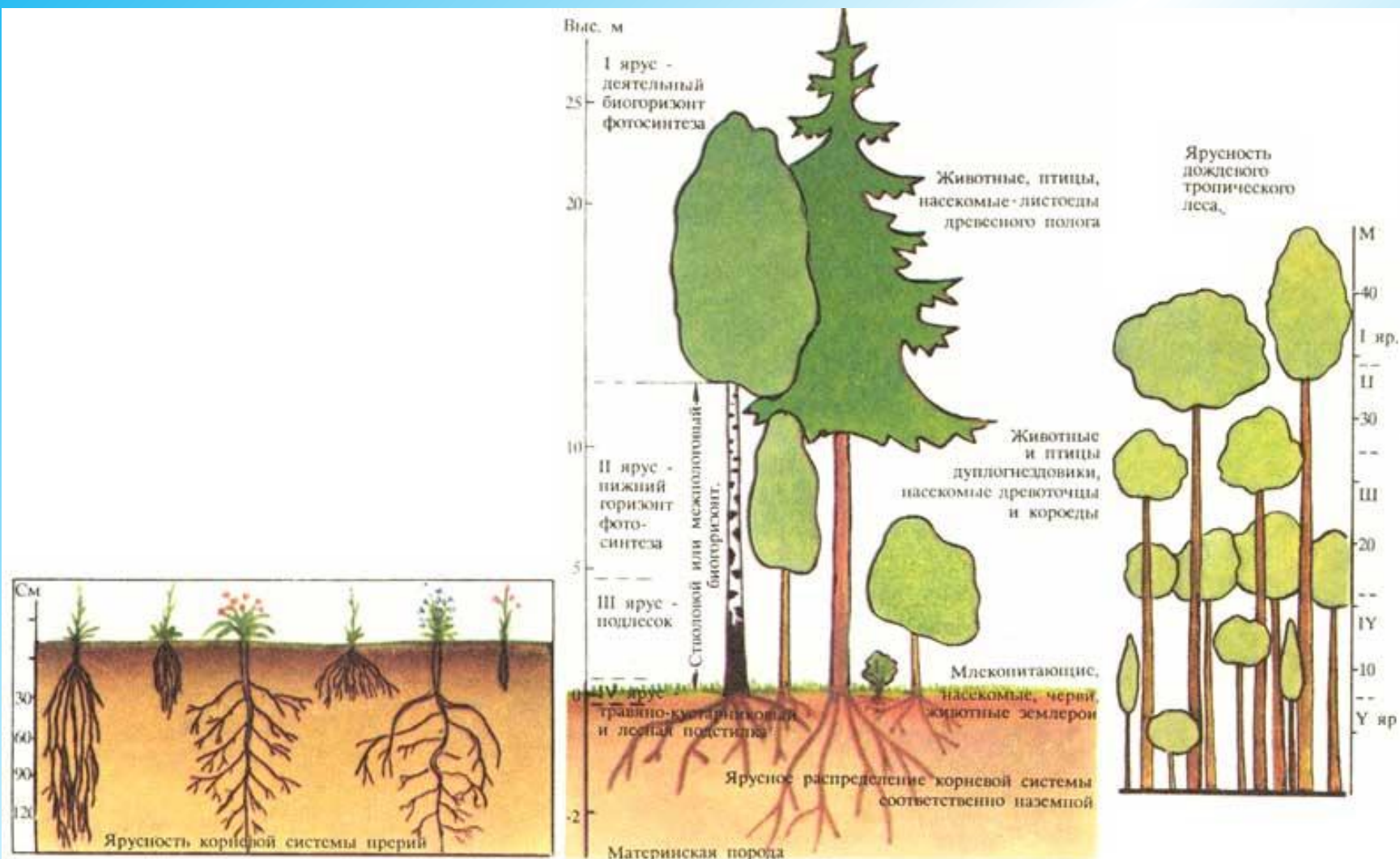
Почва



- Ярусность
 - Надземная
 - Подземная

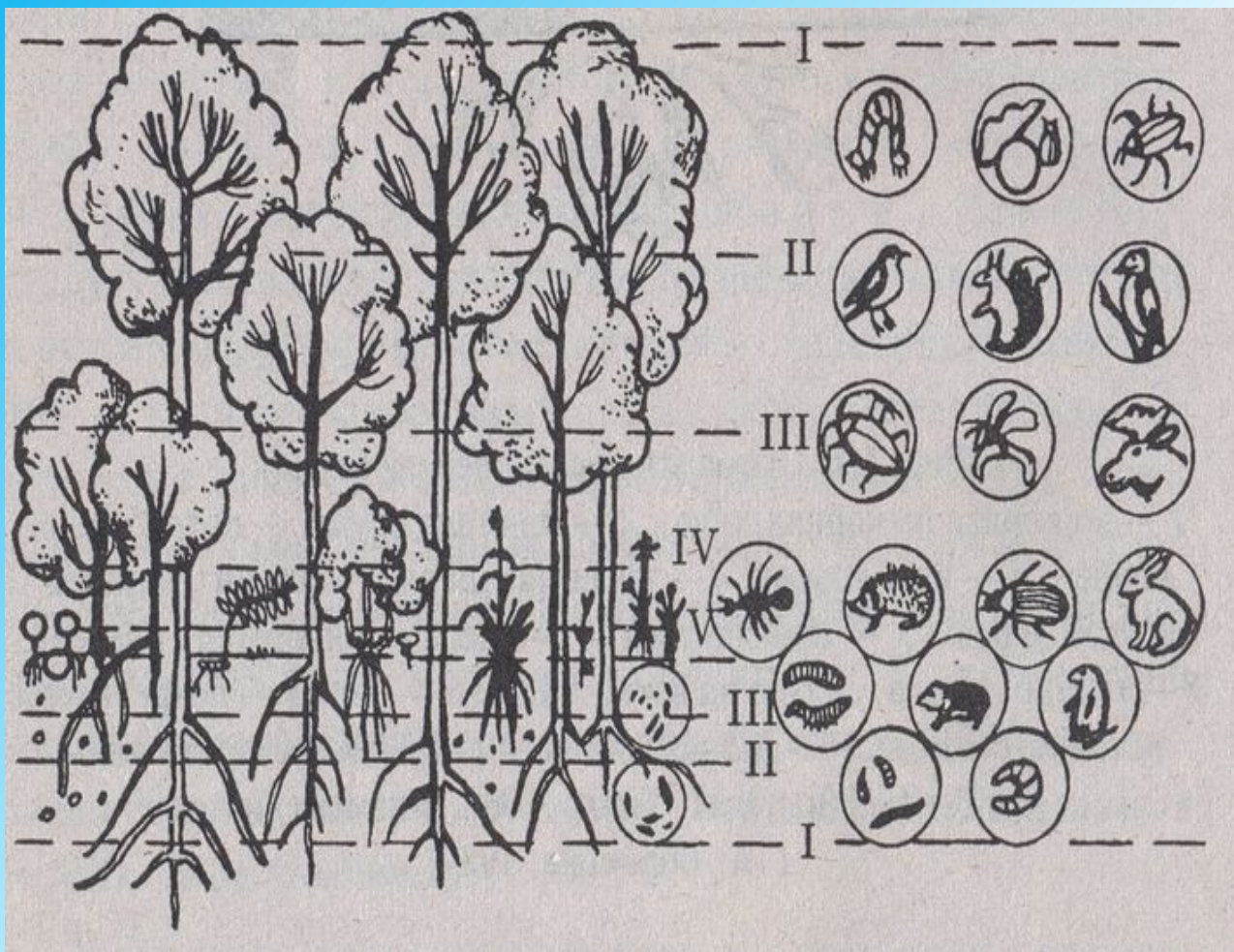
В лиственном лесу обычно включает пять растительных ярусов. I ярус образован деревьями первой величины (дуб, береза и др.). Ко II ярусу относятся деревья второй величины (черемуха, рябина и др.). III ярус – это подлесок из кустарников (лещина, крушина, бересклет и др.). IV ярус представлен высокими травами и кустарничками (папоротники, крапива и др.). V ярус составляют низкие травы и кустарнички (черника, брусника, земляника и др.).

Обусловлена разной глубиной расположения корневой системы. Количество ярусов в ней меньше чем в наземной. К подземным ярусам относятся: *подстилка, корневое пространство и минеральный слой*. В подстилке начинается преобразование отмершего органического вещества в гумус (перегной). Здесь находятся мхи, грибы, лишайники, муравьи, жуки, улитки, пауки, черви.



Ярусность наземная и подземная



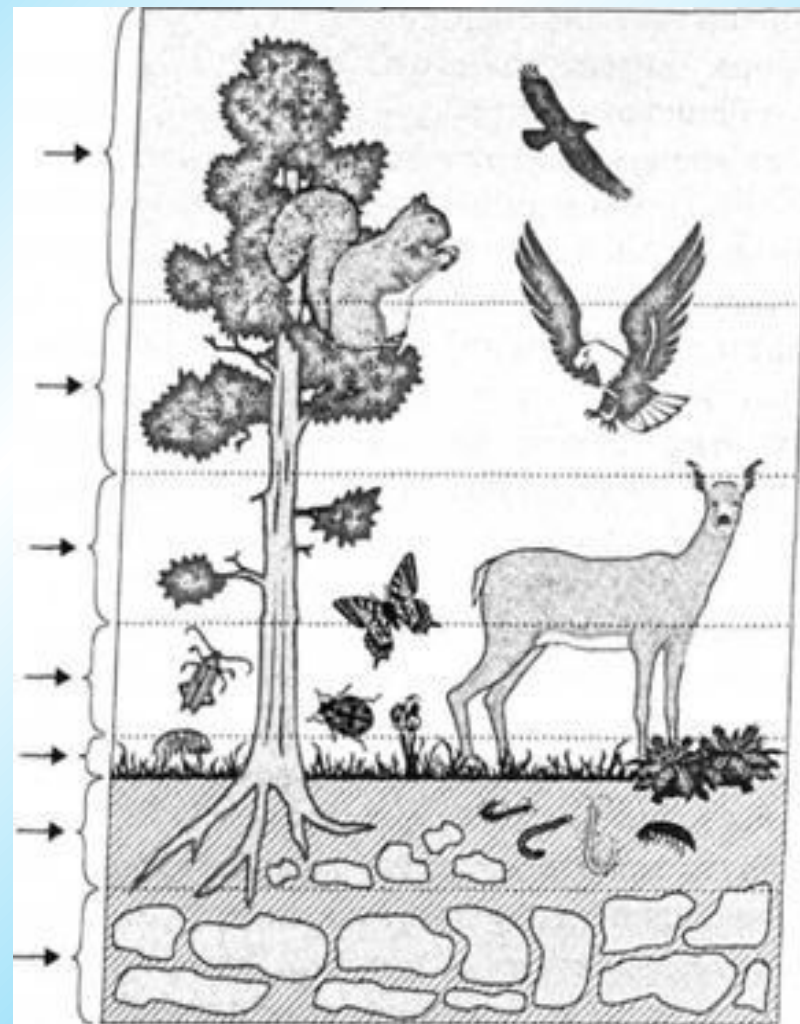


Изменения микросреды способствуют образованию и определенной ярусности фауны — от насекомых, птиц и до млекопитающих.

В вертикальном направлении, под воздействием растительности, изменяется микросреда, включая не только выравненность и повышение температуры, но и изменение газового состава за счет изменений направления потоков углекислого газа ночью и днем, выделения сернистых газов хемосинтезирующими бактериями и т. п.



Животные приурочены к определенным ярусам фитоценоза. I ярус населяют листогрызущие насекомые (обитатели кроны деревьев). Во II ярусе обитают птицы и стволовые вредители (короеды, усачи, златки). В III и IV ярусах – копытные и хищные животные, некоторые грызуны. V ярус богат различными многоножками, жужелицами, шмелями, клещами и другими мелкими животными.





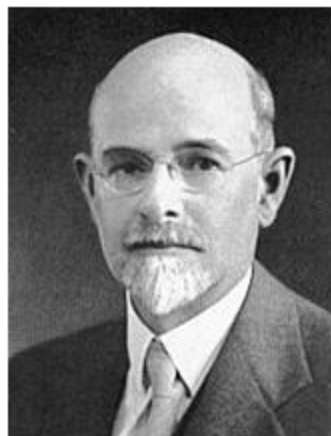
Внеярусные организмы

нельзя отнести к
конкретному ярусу, это
лианы, лишайники,
некоторые виды мхов и
паразитов



Экологическая ниша

Место вида в сообществе, включающее положение вида в пространстве, его функциональную роль в сообществе, а также его положение относительно абиотических условий существования.



Джозеф Гриннел, 1917

Пространственная



Чарльз Элтон, 1927

Трофическая



Джордж Хатчинсон, 1957

Многомерная

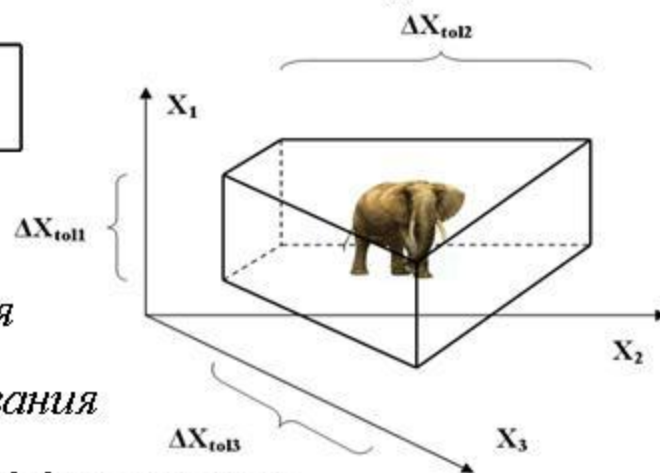
Фундаментальная ниша

сопротивление среды

Реализованная ниша

Правила экологических ниш

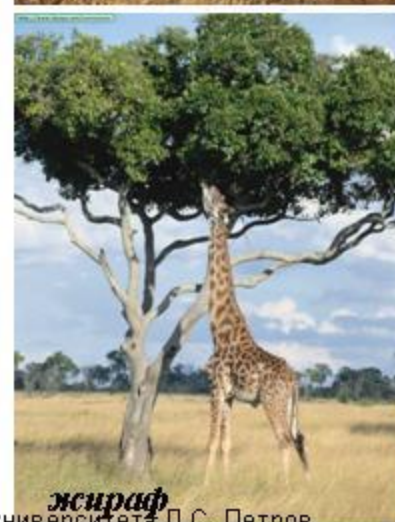
- правило обязательного заполнения
- гипотеза экологического дублирования
- принцип «плотной упаковки» и дифференциации



импала



геренук



жираф

Разделение экологических ниш

Разделение экологических ниш в результате межвидовой конкуренции между обитающими совместно видами осуществляется в основном по трем направлениям:

- **Пространственное размещение.** Большой пестрый дятел ищет пропитание в основном на стволах деревьев, средний пестрый – на больших ветвях, а малый пестрый дятел – на ветках кроны.
- **Пищевой рацион.** Близкородственные виды животных характеризуются иногда различными пищевыми потребностями. Пищевые рационы пустынных ящериц состоят у одних видов преимущественно из муравьев, у других - из термитов, у третьих - из ящериц других видов.
- **Распределение активности во времени.** Разные типы суточной (у ласточек, летучих мышей) или сезонной (у некоторых видов ящериц, насекомых) активности.



Принцип конкурентного исключения (правило Гаузе)

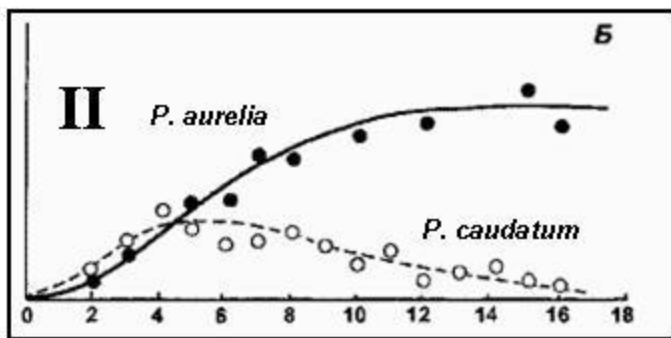
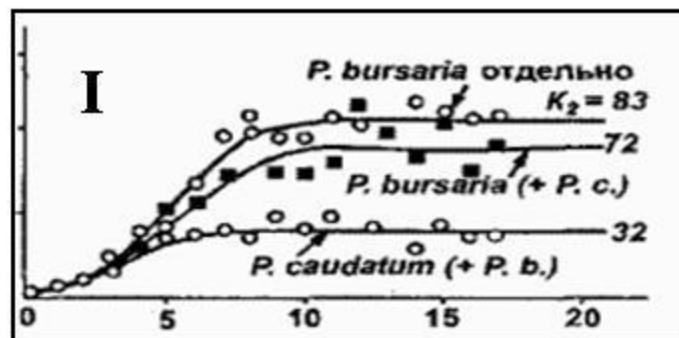
Сформулирован в 1934 г. по результатам серии экспериментов (1931-1934 гг.) над искусственно созданными культурами Простейших видов *Paramecium caudatum*, *P. aurelia*, *P. bursaria*



Георгий Францевич Гаузе



Paramecium caudatum,
Инфузория хвостатая



Графическое отображение опыта. Ось Y - плотность популяции. Ось X - время в сутках.

✓I - пример конкуренции, завершающейся сосуществованием двух видов (экологические ниши перекрываются частично);

✓II - пример конкуренции, завершившейся вытеснением одного из видов (экологические ниши перекрываются полностью).

Когда конкурирующие виды занимают одинаковые или сильно перекрывающиеся ниши, может быть достигнуто равновесие, при котором ни один из видов не будет развиваться столь же успешно, как в отсутствие конкурента (I); или же численность одного из видов начнет снижаться и он будет полностью вытеснен (II).

Межвидовая конкуренция ☐ это любое взаимодействие между популяциями, которое вредно сказывается на их росте и выживании. Конкуренция проявляется в виде борьбы видов за экологические ниши.

Типы биоценотических отношений

Тип взаимодействия	Виды		Общий характер взаимодействия
	1	2	
1. Нейтрализм	0	0	Ни одна популяция не влияет на другую
2. Конкуренция, непосредственное взаимодействие	–	–	Прямое взаимное подавление обоих видов
3. Конкуренция, взаимодействие из-за ресурсов	–	–	Непрямое подавление при дефиците внешнего ресурса
4. Аменсализм	–	0	Популяция 2 подавляет популяцию 1, но сама не испытывает отрицательного воздействия
5. Паразитизм	+	–	Популяция-паразит 1 состоит из многих по величине особей, чем популяция 2
6. Хищничество	+	–	Особь хищника 1 обычно крупнее, чем особь жертвы 2
7. Комменсализм	+	0	Популяция 1, комменсал, получает пользу от объединения, популяции 2 это объединение безразлично
8. Протокооперация	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов, но не обязательно
9. Мутуализм	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов и обязательно

□ 10. Отрицательные взаимоотношения организмов в биоценозе: конкуренция, хищничество, паразитизм, аменсализм

- **Аменсализм** □ это такие биотические отношения, при которых происходит торможение роста одного вида (*аменса*) продуктами выделения другого. Эти отношения обычно относят к прямой конкуренции и называют **антибиозом**. Наиболее хорошо они изучены у растений, которые применяют различные ядовитые вещества в борьбе с конкурентами за ресурсы, и данное явление называют *аллелопатия*.
- Аменсализм весьма распространен в водной среде. Например, синезеленые водоросли, вызывая цветение воды, тем самым отравляют водную фауну, а иногда даже скот, который приходит на водопой. Такие «способности» проявляют и другие водоросли. Они выделяют пептиды, хинон, антибиотики и другие вещества, которые ядовиты даже в малых дозах. Называют эти яды **эктокринными веществами**.
- **Хищничество и паразитизм:** отношения *хищник* □ *жертва* и *паразит* □ *хозяин* являются результатом прямых пищевых связей, которые для одного из партнеров имеют отрицательные последствия, а для другого □ положительные. Все варианты пищевых экологических связей можно отнести к этим типам взаимодействия, в том числе и корову, поедающую траву. Любой гетеротрофный организм в сообществе существует за счет поедания другого гетеротрофа или автотрофа.
- *Хищниками* называют животных, питающихся другими животными, которых они ловят и умервщляют. Для хищников характерно охотничье поведение. Изобилие насекомых, их малые размеры и легкодоступность превращают деятельность плотоядных хищников, обычно птиц, в простое «собираательство» добычи, подобно тому, как собирают семена, зерна птицы, питающиеся ими. Насекомоядные хищники по способу овладения пищей приближаются к пастьбе травоядных животных. Некоторые птицы могут питаться и насекомыми, и семенами.
- **Паразитизм** □ это такая форма пищевой связи между видами, когда организм-потребитель (консумент) использует тело живого хозяина не только как источник пищи, но и как место своего обитания (постоянного или временного). Паразиты намного мельче своего хозяина. Паразитические отношения имеют насекомые-вредители и растения, кровососущие насекомые и животные и т. п. Насекомые-паразиты часто бывают разносчиками эпидемий: вши □ тифа, клещи □ энцефалита и др.

11. Положительные взаимоотношения в биоценозе: нейтрализм, синойкия, кооперация, мутуализм, зоохория

- ▣ **Нейтрализм** □ это такая форма биотических взаимоотношений, когда сожительство двух видов на одной территории не влечет за собой ни положительных, ни отрицательных последствий для них. В этом случае виды не связаны непосредственно друг с другом и даже не контактируют между собой. Например, белки и лоси, обезьяны и слоны и т. п. Отношения нейтрализма характерны для богатых видами сообществ.
- ▣ **Протокооперация** □ это следующий шаг к более тесной интеграции, когда оба организма получают преимущества от объединения, хотя их сосуществование не обязательно для их выживания. Например, крабы и кишечноротовые: краб «сажает» себе на спину кишечноротовое, которое маскирует и защищает его (имеет стрекательные клетки), но в свою очередь, оно получает от краба кусочки пищи и использует его как транспортное средство.
- ▣ **Мутуализм (симбиоз)** □ следующий этап развития зависимости двух популяций друг от друга. Объединение происходит между весьма разными организмами и наиболее важные мутуалистические системы возникают между автотрофами и гетеротрофами. Примером может служить сотрудничество между бактериями, фиксирующими азот, и бобовыми растениями, симбиоз между копытными и бактериями, обитающими в их рубце, и др. Широко известным примером мутуализма, является симбиоз водоросли и гриба □ *лишайники*. Функциональная и морфологическая связь этих организмов настолько тесна, что лишайники практически составляют единый организм.



- Связи в биоценозе
 - Форические
 - Фабрические
 - Трофические
 - Топические

Отношения организмов в биоценозе (по В.Н. Беклемишеву, 1970)

Трофические связи

Один вид питается другим, в т.ч. останками или продуктами жизнедеятельности



Форические связи

Один вид участвует в распространении другого, Перенос животными семян, спор, пыльцы - *зоохория*. Перенос животными других, более мелких животных - *форезия*



Топические связи

Характеризуют любое физическое или химическое изменение условий обитания одного вида в результате жизнедеятельности другого



Фабрические связи

Один вид использует для своих сооружений (фабрикации) продукты выделения или мертвые остатки или даже живых особей другого вида





Трофические связи (от греч. trophe – пища) – связи между популяциями, когда особи одной популяции получают пищу за счет особей другой популяции. Это может происходить путем поедания особей, питания отмершими органическими остатками или продуктами жизнедеятельности особей другого вида.





Прямые трофические связи



Лягушка питается насекомыми, аист – лягушками.



Косвенные трофические СВЯЗИ



Хищники поедают травоядных животных, и этим они влияют на численность травянистых растений, которые являются пищей для некоторых листогрызущих беспозвоночных животных .



Топические связи (от греч. topos – место) – связи между популяциями, когда особи одной популяции используют особей другой популяции в качестве местообитания или испытывают их влияние на свою среду обитания.



Птицы используют деревья и кустарники как места для гнездования.



Примеры топических взаимоотношений



Лианы и эпифиты (мхи и лишайники) используют стволы деревьев как субстрат.



В лесу высокие деревья под своим пологом могут создавать особые условия среды для тенелюбивых растений.



Форические связи (от греч. phora – ношение) – связи между популяциями, когда особи одной популяции участвуют в расселении (распространении) особей другой популяции. Термин, предложенный В. Н. Беклемишевым (1951). В роли транспортировщиков выступают животные. Перенос животными семян, спор, пыльцы растений называют **зоохорией**, перенос других, более мелких животных – **форезией** (от лат. форас – наружу, вон).



Длинноязыкий листонос кормится. Для переноса пыльцы и семян растения используют всех, кто подвернётся, от пчёл до летучих мышей.



Примеры форических взаимоотношений



Распространением семян растений занимаются не только птицы и звери — огромную роль тут играют насекомые, в частности муравьи. Существует даже специальный термин — мирмекохория, обозначающий распространение семян растений муравьями.

Некоторые тропические рукокрылые питаются нектаром. Цветки много кактуса распускаю/пси по ночам и источают сильный запах, привлекающий летучих мышей.

Пыльца переносится



Многие растения, например (*Luffia acutangula*), имеют яркие крупные цветки, привлекающие насекомых.

Зрелая пыльца пристаёт к телу насекомого, таким образом переносится от одного цветка к другому.



Фабрические связи (от лат. fabrico – изготавливать) – связи между популяциями, когда особи одной популяции используют выделения или мертвые части тела особей другой популяции в качестве материала для строительства гнезд, нор, убежищ и др. Например, бобры сооружают бобровые хатки из стволов и ветвей деревьев. Некоторые птицы выстилают свои гнезда мхом, опавшими листьями, сухой травой, перьями и пухом и т.д.



Бобровая хатка



Гнездо зяблика



Примеры фабрических взаимоотношений



Птицы используют сухие веточки, траву, пух, шерсть для строительства гнезд. Например, аисты строят гнезда из веток деревьев и выстилают их сухой травой.



Муравьи используют опад хвойных деревьев, как основной строительный материал для муравейников.



Соотношение видов по их численности.

В любом биоценозе есть виды, преобладающие по численности и занимающие большую площадь территории биотопа. Эти виды называются

доминантными или *доминантами*.

Например, в сосновом лесу – это сосна, в березовой роще – береза.





Доминанты, которые участвуют в формировании среды для всего сообщества (средообразующие виды), называются *видами-эдификаторами*.

Эдификаторы верхового болота – это сфагнум и клюква, степей – ковыль, дубрав – дуб и т.д. Иногда эдификаторами могут быть и животные: бобры формируют бобровые ландшафты, копытные животные – степные ландшафты и т.д.



Сфагнум и клюква – эдификаторы верхового болота.



В зависимости от процентной доли особей данного вида в общей численности особей биоценоза – *степени доминирования*, их разделяют на категории:

субдоминантные виды – это довольно многочисленные и часто встречающиеся в биотопе виды, но заметно уступающие по численности доминантным;

малочисленные виды – это виды с небольшой численностью, изредка встречающиеся в биотопе;

редкие виды – это виды с очень малой численностью, встречающиеся только в отдельных местах биотопа;

случайные виды – это виды, нетипичные для данного биоценоза, и представленные здесь единичными экземплярами.

Вопросы

- 1. «Биоценоз» и «сообщество» - общее и различия
- 2. Видовая структура биоценоза
- 3. Видовое разнообразие как специфическая характеристика сообщества
- 4. Экотон, краевой эффект; виды-доминанты, второстепенные виды, виды-эдификаторы; обилие вида; степень доминирования
- 5. Пространственная структура биоценоза (ярусность и мозаичность); кон-сорция
- 6. Экологическая ниша вида
- 7. Теорема Гаузе
- 8. Межвидовая конкуренция; дифференциация экологических ниш
- 9. Типы биоценотических отношений
- 10. Отрицательные взаимоотношения организмов в биоценозе: конкуренция, хищничество, паразитизм, аменсализм
- 11. Положительные взаимоотношения в биоценозе: нейтрализм, синойкия, кооперация, мутуализм, зоохория
- 12. Математические модели Лотки-Вольтерра