

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ЧЕРКАСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ БОГДАНА ХМЕЛЬНИЦЬКОГО
ІНСТИТУТ ПРИРОДНИЧИХ НАУК
КАФЕДРА БІОЛОГІЇ

ЕКОЛОГІЯ ТВАРИН

ЧЕРКАСИ - 2009

591.5 УДК
28.681 ББК

Ігнатенко І.А. Екологія тварин: Навчальний посібник. – Черкаси.: ЧНУ імені Б.Хмельницького, 2009. – 103 с.

Посібник містить теоретичні відомості про основні екологічні групи одноклітинних та багатоклітинних тварин, особливості перебігу основних процесів життєдіяльності у тварин різних таксонів в залежності від умов існування. У навчальному посібнику подано методичні розробки для проведення практичних та лабораторних робіт, фенологічних спостережень за тваринами нашої місцевості. Розроблено тестові завдання для проведення модульного контролю знань студентів.

Посібник розрахований на студентів біологічних та екологічних спеціальностей університетів.

Рецензенти: **Горбенко А.С.**, кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології ЧНУ імені Б.Хмельницького,

Загоруйко Н.В., кандидат біологічних наук, доцент екології ЧДТУ

*Рекомендовано Вченою радою Черкаського національного університету Імені Богдана Хмельницького
(Протокол № від 2008 р.)*

Тема 1. Місце екології тварин у системі біологічних наук. Короткий нарис історії екології тварин.

План

1. Предмет, методи, структура екології тварин.
2. Історія становлення та розвитку екології тварин.
3. Завдання сучасної екології тварин.

Предмет, методи та структура екології тварин

Відомо, що екологія вивчає ті сторони взаємин організмів з середовищем, від яких залежить успішність їх розвитку, виживання та розмноження. Ч.Дарвіном (1859) вони названі „боротьбою організмів за існування”, яку він розумів у „широкому метафоричному змісті, включаючи боротьбу за існування або між особинами одного виду, або між особинами різних видів, або з фізичними умовами життя”.

Доведеним є факт, що термін екологія (ecos, або oicos – житло, місцеперебування; logos – наука, грецьк.) для визначення науки про залежність організмів від середовища та їх боротьбу за існування ввів у вжиток Е. Геккель (1866, 1869), а вперше використав його в сучасному розумінні ботанік Е. Вармінг у збірці „Ойкологічна географія рослин” (1901).

Екологія вивчає не тільки безпосередні взаємини організми із середовищем, але й історично складені на їх основі:

а) специфічні для кожного виду пристосування особин, що забезпечують різносторонні зв'язки із середовищем, їх розвиток та дозрівання;

б) внутрішньовидові стосунки та специфічні для кожного виду структуру його населення, яка визначає його спосіб життя (поодинокий, колоніальний, зграйний), спосіб використання життєвих ресурсів, розмноження та розселення виду, в результаті чого встановлюється рівень чисельності та характер її динаміки;

в) різноманітні в різних ділянках земної поверхні угруповання популяцій певних видів, які пов'язані багатьма взаємними пристосуваннями, що забезпечують біогенний кругообіг речовин.

Ідея про історичну єдність організмів і середовища, сформульована вперше російським зоологом Карлом Францевичем Рульє (1814-1858), була чітко визначена фізіологом Іваном Михайловичем Сеченовим (1861) у вислові: „Організм без зовнішнього середовища, що підтримує його існування, неможливий; тому у наукове визначення організму повинно входити і середовище, що впливає на нього”.

Взаємодія організмів з довкіллям вивчається кожною біологічною наукою специфічно. Екологія має справу лише з тією її стороною, яка обумовлює розвиток, розмноження та виживання особин, структуру та динаміку утворених ними популяцій окремих видів і, нарешті, структуру та динаміку угруповань різних рангів.

Екологія тварин поділяється на 3 розділи, кожен з яких має свій об'єкт вивчення:

І-й розділ - екологія особин. Цей розділ виявляє специфіку стосунків із середовищем особин різних видів, досліджуючи розміри тіла та окремих

органів тварин, інші ознаки екстер'єрного чи інтер'єрного характеру, деякі біохімічні показники, характер газообміну, водного обміну та інших фізіологічних процесів у зв'язку з факторами середовища, які дозволяють надійно визначити стан особин.

Дослідження великої кількості особин дає можливість одержати надійні відомості про їх стан, порівняти особливості вікових та статевих груп, мешканців різних біотопів, географічних районів, зон (еколого-географічний метод), а також порівняти їх стан у різні періоди (час доби, місяць, сезон). Для цього проводяться лабораторні та польові експерименти.

II-й розділ – екологія популяцій.

Він присвячений вивченню умов формування структури та динаміки природних угруповань особин одного виду – популяцій, що охоплюють окремі частини його ареалу (географічні регіони, біотопи чи екологічні ніші в угрупованні).

Методи популяційної екології специфічні. З їх допомогою оцінюється щільність населення та розміщення особин по території. Різноманітні способи абсолютного та відносного обліку чисельності тварин, дослідження вікової та статевої структури популяцій, розмноження, загибелі, міграції особин дозволяє з'ясувати рівень чисельності, характер її динаміки, властивий конкретній популяції тип поселення.

При вивченні зв'язків та територіальних стосунків особин, сімей, зграй або гуртів використовується мічення тварин кільцями, пластиковими мітками, забарвленням покривів стійкими барвниками, ампутацією пальців (у амфібій, рептилій, ссавців), введенням у мітку або з їжею радіоактивних речовин тощо.

III-й розділ – екологія угруповань, або біоценологія, пов'язує екологію тварин з екологією рослин та мікроорганізмів. Її об'єкт – асоціації взаємопов'язаних популяцій різних видів тварин і рослин, що мешкають поряд (в одному біотопі) та утворюють спільноту (біоценоз).

Основний предмет вивчення:

- міжвидові стосунки (рослин та тварин, хижаків та їх здобичі; паразитів та їх господарів, конкурентів, коменсалів, симбіонтів);
- структура угруповань, що виникає на основі міжвидових зв'язків (ярусність, стратифікація угруповань); кордони, межі угруповань, їх ієрархія, стосунки між окремими угрупованнями;
- взаємодія угруповань з умовами середовища (кліматичними, едафічними, топографічними тощо) та їх динаміка.
- Крім цього існує ще й поділ екології тварин за об'єктами, які заселяють різноманітні екологічні середовища:
- екологія гідробіонтів – водних тварин;
- екологія ґрунтових тварин – едафобіонтів (або педобіонтів);
- екологія авіабіонтів (тварин що живуть в атмосфері);
- екологія сухопутних тварин – хтанобіонтів (або агробіонтів: серед них окремо можна виділити екологію дендробіонтів – тварин, що пристосувались до деревного способу життя);
- екологія паразитів .

У свою чергу тварини-гідробіонти поділяються на наступні групи:

- планктон (від грецьк. „блужаючий”) – сукупність організмів, які населяють товщу води та пасивно переносяться течією (зоопланктоном є найпростіші, медузи, черви, дрібні ракоподібні, личинки безхребетних та риб);
- нектон (від грецьк. „плаваючий”) – сукупність організмів здатних активно пересуватись на значні відстані (китоподібні, риби, головоногі моллюски);
- бентос (від грецьк. „глибина”) - сукупність організмів, які ведуть придонний спосіб життя (найпростіші, губки, кишковопорожнинні, черви, моллюски, ракоподібні).

Окремо виділяють екологію сільськогосподарських тварин. Вона вивчає реакції на кліматичні фактори, умови годівлі та утримання, зграйні рефлекси тварин, що утримуються у спеціалізованих господарствах з метою одержання певної продукції (Кашкаров, 1945; Слонім, 1961; Рутенбург, 1953).

Уточненню змісту та меж екології тварин допомагає розгляд її стосунків із суміжними науками.

Особливо тісні взаємини існують між екологією та фізіологією тварин; багато її методів активно використовуються в екологічних дослідженнях. Крім цього екологія тварин пов'язана з екологічною фізіологією (Биков, Слонім, Скадовський), яка аналізує реакції тварин на зовнішні фактори середовища.

Тісні зв'язки склалися між екологією та морфологією і ембріологією тварин (на цьому ґрунті виникли екологічна морфологія та екологічна ембріологія тварин).

Екологія тварин є основою зоогеографії, в межах якої виділяють екологічну зоогеографію, або вчення про сучасні фактори розповсюдження тварин.

Екологічні особливості тварин беруться до уваги при їх систематиці. Значення екологічних та еколого-фізіологічних факторів для надання статусу нового виду безперервно зростає.

У цьому відношенні сучасна систематика (Гекслі, Майр, Тінслі, Юзингер) повернулася до загальних уявлень про вид, які були сформульовані більше ніж 150 років тому К.Ф. Рул'є: „...только тогда, когда мы изучим животное со всех возможных сторон, имеем право говорить с уверенностью об отношении каждой его сферы к ближайшим или смежным сферам других животных, т.е. классифицировать его вид”.

У тісній взаємодії з екологією знаходяться: геоморфологія та ґрунтознавство. Адже будова земної поверхні визначається не стільки дією сил неживої природи, скільки діяльністю тварин, рослин та мікроорганізмів.

Історія становлення та розвитку екології тварин

Завдання на сучасному етапі розвитку

Екологія як самостійна біологічна наука виникла та розвивалася під впливом запитів практики приблизно в середині XIX ст. Однак її коріння сягає глибокої давнини.

Серед напрочуд точних наскельних, печерних та інших зображень, виконаних у верхньому палеоліті, можна безпомилково впізнати приблизно 25 видів звірів та приблизно 5 різновидів мисливських птахів.

У найдавніших із відомих нам писемних джерел (слов'янських, давньоєгипетських, індуських, китайських, тибетських, античних) містяться відомості про спосіб життя деяких видів тварин. І.В. Нікольський (1956) проаналізував з цією метою індійську поему „Рамаєна” та сказання „Махабхарата” (VI-II ст. до н.е.). Він з'ясував, що у цих творах наведені відомості про спосіб життя приблизно 50 видів тварин, а саме, слона, кабана, оленя, лані, антилоп, буйволів, лева, тигра, ведмедя, шакала, вівери, гієни, зайця, пацюка, мишей, землерийок, летючих мишей, Кита та ін. Знайдено опис їх місця проживання, особливостей живлення, розмноження, добової активності та поведінки у зв'язку із змінами природних явищ – випаданням дощів, пересиханням водойм, зміною рослинності. Хоча екологічні відомості індійського епосу не завжди є точними, а іноді навіть переплітаються з фантастикою, але в багатьох випадках, як пише Нікольський, вони вражають своєю конкретністю. Не можна не погодитись із висновками цього дослідника, що вказані літературні джерела мали великий вплив на розвиток біологічної думки в Індії.

Звичайно, що там, де люди стикались із тваринним світом, вони накопичували певну суму знань про значення середовища існування в житті цих організмів.

Фрагментарні відомості про видовий склад тварин, їх спосіб життя містяться у різноманітних документах, які стосуються держав Межиріччя, Єгипту, Китаю та інших країн Сходу. Безумовно, значення праць давньогрецьких учених було особливо важливим. Саме їх погляди мали найбільший вплив на світогляд учених сучасної нам ери.

Згадаємо, насамперед, Аристотеля (384-322 р.р. до н.е.). Він, звичайно, не був екологом, але його погляди, а саме запропонована ним класифікація тварин, у певній мірі мала екологічне забарвлення. В „Історії тварин” Аристотеля тварини диференціюються за способом життя, особливостями дій, місцем проживання. Автор розрізняє водних та сухопутних тварин. Серед водних – повністю водних та тих, що живуть і живляться у воді, але дихають атмосферним киснем та народжують малят на суші, а також мешканців річок, озер, боліт.

Аристотель диференціював тварин і за типом пересування: плавання, ходьба, політ, вигинання, плазування. У різних творах Аристотеля розкидані його думки про класифікацію тварин за їхньою приуроченістю до різних місць проживання, описана їхня сезонна, річна активність, поодинокий, зграйний чи навіть суспільний спосіб життя; осіле чи кочове існування; різниця у живленні, наявність чи відсутність схованок; володіння голосом у зв'язку із статевою належністю тощо.

На думку багатьох сучасних учених ще більш „екологічними” були погляди учня Аристотеля Теофраста (370-285 рр. до н.е.), який у певній мірі заклав основи геоботаніки. Саме він помітив зміни в забарвленні тварин та важливе пристосовне значення цього явища.

Але не потрібно перебільшувати значення цих наукових пам'яток. У багатьох з цих творів зустрічалося чимало нісенітниць, неправдивих розповідей, дуже помітним був антропоморфізм в описах не тільки тварин, але й рослин.

Ці недоліки були характерні й для творів давньоримських учених, наприклад, Плінія Старшого (23-79 р. р. н.е.) - автора знаменитої „Природничої історії”. Природно, що давні зооекологічні уявлення мали у великій мірі економічний відтінок, тому що в основному були взяті з практики використання тварин у різних галузях господарства.

У середні віки всі наукові відомості були догматизовані церквою. В епоху Відродження спостерігається новий етап розвитку усіх наук, у тому числі й зоології. Особливої уваги заслуговують твори К. Геснера (1516-1565) та У. Альдрованді (1522-1605). У цей час німецький ботанік Кордус у 1561 р. вперше описав бульбочки на коренях люпину і саме цим започаткував вивчення взаємодії організмів (поки що, тільки рослинних).

Відомий хімік Р.Бойль (1627-1691) був першим, хто здійснив екологічний експеримент. У 1670 р. він опублікував результати порівняльного вивчення дії низького атмосферного тиску на різних тварин. Було встановлено, що найбільшою стійкістю до вакууму відзначаються водні, земноводні та пойкилотермні тварини, що пов'язано з особливостями їх способу життя.

Відомий нідерландський мікроскопіст Антоні Ван Левенгук (1632-1723), як встановив Ф. Егертон (1968), був одночасно й піонером у вивченні ланцюгів живлення та регулюванні чисельності популяцій (двох важливих розділів сучасної екології тварин) одноклітинних організмів.

Англійський священослужитель і натураліст У. Дерем у 1713 році надрукував свою працю „Фізико-теологія”. У ній він навів багато екологічних прикладів, які підтверджують мудрість бога, що забезпечує баланс у природі. За свідченням Ф. Егертона (1978), саме Дерем одним з перших вжив слово „баланс” в екологічному контексті, приділяючи увагу питанню регуляції чисельності тварин у природі.

У 1718 та 1724 р. р. англієць Р.Бредлі висловив цікаві думки з приводу важливої ролі горобиних птахів у винищенні шкідливих комах. Він оперував кількісними підрахунками, проведеними одним із фермерів в околицях Лондона.

Помітний внесок у становлення екології зробив видатний французький природодослідник Рене Реомюр (1863-1757). У його шеститомній праці „Мемуари з природничої історії комах” (1734-1742 р. р.) наведено відомості про умови існування комах, сезонні явища, суспільний спосіб життя, паразитизм у перетинчастокрилих, стосунки комах з рослинами. У 1735 р. він з'ясував, що сума середніх денних температур повітря у затінку постійна для певного сезонного періоду в житті організмів. Саме дослідження Реомюра надихнули учених вивчати життя живих істот у залежності від умов оточуючого середовища, а саме від клімату. Наголосимо, що Реомюр на світанку зародження екології застосував кількісні характеристики явищ.

Багато екологічних спостережень містить праця швейцарського зоолога Абраама Трамбле „Мемуари до історії прісноводних поліпів з руками у формі

рогів” (1744 р., рос. переклад 1937 р.). У ній наведені відомості про залежність існування гідри від температури, про її поведінку в різні сезони, вплив багатства їжі на ріст молодих особин та їх забарвлення, про взаємини гідри з іншими водними тваринами.

Свій внесок у формування екологічного мислення зробили видатні вчені Карл Лінней (1707-1778) та Жорж Луї Леклер Бюффон (1707-1788). В їх працях було підкреслено важливу роль кліматичних факторів у житті тварин. Лінней зробив великий внесок у вивчення сезонного життя організмів. У 1748 році він почав записувати свої фенологічні спостереження, а у 1750 році за його ідеєю вперше була організована фенологічна мережа у Скандинавських країнах. На жаль, існувала вона недовго, але у другій половині 18 століття була організована Служба спостереження за сезонним розвитком природи у більшості європейських країн.

Відомо, що у 18 столітті в Росії були організовані знамениті експедиції російської Академії наук. Насамперед, згадаємо організатора та учасника багатьох експедицій Степана Петровича Крашеніннікова (1713-1755) з його „Описом землі Камчатки” (1755), яка одержала світове визнання. Ця капітальна праця містила не тільки нові наукові відомості про тваринний світ невідомої раніше країни, але й багато спостережень за способом життя звірів, птахів, риб.

Логічним продовженням зазначеної тенденції були праці Івана Івановича Лепехіна (1740-1802). Його основна робота у 4-х томах - „Денні записки мандрівки доктора та Академії наук ад’юнкта Івана Лепехіна по різних провінціях Російської держави” (1771-1805 рр.). Саме Лепехін першим встановив глибоку залежність чисельності, розподілу, плодючості та міграції білки, горіхівки та інших мешканців тайги від врожаю кедрових горіхів та насіння інших хвойних порід.

Одночасно з Лепехіним тваринний світ Росії вивчав великий зоолог свого часу академік Петро Симон Паллас (1741-1811). Він був учасником тривалої експедиції від Москви до Уралу, Забайкалля та Кавказу, що проводилася з 1768 до 1774 року, де зібрав багатий матеріал, в тому числі й екологічний. У 1778 році вийшла праця Палласа про гризунів, яка містила не тільки опис їх морфології, але й багато відомостей про спосіб життя, що було новинкою для того часу. Його основні праці - „Путешествие по различным провинциям Российского государства” (1773-1788 р. р.) та „Zoografia rosso-asiatica”, яку автор писав протягом 40 років (опубліковано її у 1811-1831 р. р. уже після смерті вченого). Праці Палласа без перебільшення могли слугувати сучасникам зразком біологічного, точніше екологічного підходу до вивчення тварин.

Цей принцип застосовував у своїх зоологічних дослідженнях учень Палласа, його колега по експедиціям академік Василь Федорович Зуев.

Виділення екології у самостійний розділ біології відбулося після перемоги капіталістичного способу виробництва. На той час природні ресурси почали експлуатуватись з наростаючою інтенсивністю, тому виникла необхідність їх глибокого та досконалого вивчення.

Адже були знищені великі площі лісів Європи, Америки, вибиті пасовища, різко зменшилися запаси цінних промислових звірів, птахів та риб (у Росії бобер та хохуля були майже винищені, те ж саме трапилося із соболем, видрою, дикими копитними). У результаті безсистемного порушення природних угруповань масово поширились шкідники лісів, лук, полів. Все це спонукало до розвитку досліджень з прикладної екології, рибного та мисливського промислу, лісового господарства.

Вивчення впливу міндобриव дозволило агрохіміку Ю. Лібіху (1840) сформулювати уявлення про лімітуючі фактори та „закон мінімуму”.

Засновником російської екології є К.Ф. Рул'є. Серед його учнів, насамперед, треба назвати засновника російської зоогеографії М.А. Северцова. Магістерська дисертація М. Северцова „Періодичні явища в житті звірів, птахів та гадів Воронежської губернії” (1855) була досконалим екологічним дослідженням. Йому належать перші спроби класифікації тварин за біологічними типами (життєвими формами). Він вказував на зв'язок між характером живлення, зграйністю й перельотами у птахів, а також звернув увагу на існування зворотного зв'язку між тривалістю життя та плодючістю тварин.

Суттєво збагатили науку екологічними відомостями сучасники М. А. Северцова професор Казанського університету М. М. Богданов (1841-1888) та академік О. Ф. Міддендорф (1815-1894).

Третій розділ основної праці Чарльза Дарвіна “Походження видів” являє собою досконалий конспект з екології тварин.

К. Мьобіус (1877) та В. Шелфорд (1911, 1913) зробили значний внесок у розробку такого поняття, як „екологічна терпимість або валентність” різних видів тварин стосовно температури, вологості а також інших факторів середовища.

У другому десятиріччі ХХ століття виникли екологічні наукові товариства, і почали видаватися спеціальні журнали: “Ecology” – 1920 р., “Journal of ecology” – 1930, “Ecological Monographs” – 1931 р., “Вопросы экологии и биоценологии” - 1931 р., “Journal of Animal Ecology” – 1932 р..

Величезний внесок у розвиток екології зробив Д.М. Кашкаров, збірки якого „Середовища та угруповання”

(1933), „Основи екології тварин” (1937, 1938, 1945) сприяли росту екологічних досліджень. У 1963 році М.П. Наумовим було видано фундаментальний підручник для університетів “Екологія тварин”, в якому докладно висвітлювалися питання екології особин, популяцій та угруповань тварин.

Більш сучасні погляди на екологію тварин розкриті у навчальному посібнику І.О.Шилова, професора Московського державного університету імені М.В.Ломоносова, який носить назву “Фізіологічна екологія тварин”(1985).У посібнику, в основу якого покладено тридцятирічний досвід викладання курсу екології тварин, розглядаються питання про роль фізіологічних функцій в екологічних процесах на різних рівнях організації, характеризуються екологічні та фізіологічні адаптації тварин до різноманітних умов середовища.

Чимало українських зоологів-дослідників зробили вагомий внесок у вирішення важливих проблем екології тварин. Питання екологічних особливостей птахів розкриті у працях таких корифеїв зоологічної науки як М.А. Воїнственського, О.Б. Кістяківського, Л.О. Смогоржевського, І.В. Марисової, О.І. Кошелева, О.М. Пекла.

Екологічні особливості представників герпетофауни активно вивчалися М.М.Щербаком та його учнями, В.І. Крижанівським, Є.М.Писанцем, І.В.Завгороднюком, В. Куриленком та ін. Глибоко досліджено екологію ссавців України такими вченими як К. Татаринів, І. Сокур, К. Сологор, А. Горбенко, Ю. Крочко, А. Дулицький, Н. Полушина.

Цікаві результати екологічних досліджень безхребетних тварин опубліковано у працях Г. Щербак, А. Акімова, В. Корнюшина, Н. Нікітченко та ін.

Але, на превеликий жаль, в Україні досі не існує спеціалізованого видання з екології тварин. Окремі відомості публікуються у зоологічних журналах та збірниках наукових праць. Крім цього існує нагальна потреба у створенні вітчизняними вченими-екологами сучасного підручника з екології безхребетних та хордових тварин.

Висновки

Таким чином, можна виділити п'ять основних етапів розвитку екології тварин:

I. Передісторія екології

1. Античний період

Недиференційована біологія з неточними, іноді примітивними, але в більшості правильними, загальними уявленнями про життя й розвиток органічного світу.

2. Епоха Відродження

Час поділу біології на окремі науки, розширення уявлень про органічний світ та його різноманітність, накопичення нових фактів та точних відомостей, у тому числі й екологічних.

II. Виникнення та розвиток екології як самостійної науки

3. Додарвінівський період

Екологія формується як самостійна наука з двома розділами: екологія видів та екологія угруповань.

4. Дарвінівський період

Екологія тварин самостійна наука з головним практичним завданням – регулювання чисельності економічно важливих видів тварин та зміна природних угруповань (біоценозів) у вигідному для господарства напрямі.

5. Сучасний період

Основна проблема – керування динамікою популяцій та продуктивністю угруповань. Виникнення спеціальних установ, що детально вивчають екологічні особливості тварин, ведуть облік чисельності та стежать за її динамікою. Прогнозування впливу на окремі популяції, види, тваринні угруповання антропогенних факторів. Обґрунтування необхідності збереження усього біорізноманіття планети. Розробка теоретичних засад охорони тваринного світу.

Тема 2. Середовище та фактори існування тварин. Живлення тварин

План

1. Середовище та фактори існування тварин.
2. Життєздатність організмів та фактори середовища.
3. Шляхи та способи дії середовища на тварин.
4. Основні типи живлення тварин та пов'язані з ними пристосування.
5. Способи добування їжі.
6. Спеціалізація живлення тварин.
7. Екологія живлення: пристосування зоофагів та фітофагів.

Середовище та фактори існування тварин

Природним середовищем називається все, що оточує організми та прямо чи опосередковано впливає на їх стан, розвиток, можливості виживання та розмноження.

Для живих організмів важливим є не тільки хімічний склад середовища, але й його фізичний стан (температура, тиск, радіаційні умови, рухливість частинок, іонізація розчинів, електричний стан тощо). До складу середовища входять й усі інші організми свого чи інших видів, що прямо чи опосередковано контактують з певним видом.

Від середовища організм одержує необхідні речовини, йому віддає продукти метаболізму. Одержання і віддача речовин та енергії повинні бути хоча б відносно збалансовані, інакше порушується гомеостаз організму, й під загрозою стає саме його існування.

Постійним чи тимчасовим середовищем існування організмів є повітря (тропосфера), вода та кора вивітрювання літосфери (в ній інтенсивно заселений ґрунт, що є конгломератом трьох фаз – газоподібної, рідкої та твердої).

Середовище для паразитів – організм господаря, для сапрофітів – мертва органічна речовина: деякі нематоди успішно існують навіть в оцті, а личинки мух *Psilopa* – у нафті, живлячись мікроорганізмами.

Різні види, навіть існуючи поряд, використовують середовище по-різному: споживають різну їжу, відрізняються особливостями газового, водного, мінерального обміну та різним ставленням до температури, вологості, освітленості тощо.

У цьому змісті говорять про те, що кожний вид має „своє власне середовище” (Г.Нікольський, 1955; Боденгаймер), у сучасному розумінні – видоспецифічну екологічну нішу.

Так, зовсім по-різному живляться птахи-дуплогнізники лісів середньої смуги Європи. Строкаті дятли – насінням деревних порід та личинками комах – ксилофагів, що живуть у стовбурах дерев. Синиці – збирають комах, їх личинок та яйця з поверхні стовбурів та великих гілок або дрібних гілочок та чагарників (*Parus major*); гаїчки *Parus montanus* та *Parus palustris*, довгохвоста синиця *Aegithalos caudatus* споживають дрібне насіння дерев та трав; мухоловки ловлять переважно літаючих комах (метеликів, мух).

Серед степових та пустельних гризунів сліпаки, цокори, сліпачки живляться корінням, кореневищами, цибулинами та іншими підземними частинами рослин; ховрахи живуть за рахунок цибулин, зелених вегетативних органів та охоче поїдають комах. Ще більше комах у раціоні тушканчиків та хом'яків.

Така ж відмінність спостерігається стосовно клімату. Наприклад, багато видів тварин живе в природних чи штучних сховищах (норах, дуплах тощо), інші тримаються відкритих просторів; одні активні вдень, інші – вночі, треті – цілодобово. Усі вони, хоча й живуть поряд, практично існують у зовсім різних кліматичних умовах.

Не все, що оточує організм, необхідне для його існування та впливає на нього в однаковій мірі.

Однак, для певного виду тварин елементи середовища можуть відігравати важливу роль і тим самим опосередковано впливати й на решту видів.

Фактори середовища, або екологічні фактори, можуть визначати можливість і успіх розмноження, росту, виживання. Їх ще називають умовами існування.

До них належать:

- доступні для організму запаси речовин, що забезпечують метаболізм;
- сприятливі радіаційні умови та температура для утворення білків та нуклеїнових кислот і перебігу пов'язаних з ними біохімічних реакцій (діапазон таких умов невеликий у порівнянні з відомими коливаннями їх на Землі);
- необхідні густина та тиск середовища, що забезпечують збереження форми тіла організму та можливість його пересування;
- видалення шкідливих продуктів метаболізму шляхом їх транспортування середовищем, або нейтралізації іншими способами та поглинання згубних для організму променів з довжиною хвилі в 2860 \AA^0 та менше („озоновий екран“).

Як відомо, фактори діють на організм не ізольовано, а завжди у невід'ємному зв'язку один з одним, комплексно. Але цей факт не виключає певної самостійності та специфічності дії кожного з них.

Сукупність взаємодіючих факторів (їх констеляція) утворює, зокрема, такі добре відомі явища, як посухи, суховії, дощі, приморозки, заметілі тощо, тобто те, що може відігравати величезну роль в екології окремих видів тварин.

Завданням кожного екологічного дослідження повинно бути з'ясування:

- які з факторів середовища, в якому поєднанні та при яких кількісних показниках необхідні для здійснення певного основного процесу чи життєвого циклу в цілому, тобто визначають не тільки його кількісну, але й якісну сторону, а тому є провідними факторами;
- які поєднання факторів та їх кількісні значення визначають інтенсивність процесу (розмноження, росту), тобто переважно його кількісну сторону;
- які фактори є лише нейтральним фоном, на відбувається перебіг явища, тобто є для нього байдужими.

Роль окремих факторів змінюється в залежності від їх поєднання з іншими. Так, добовий ритм активності комарів, мокреців, мошок у теплих південних районах визначається режимом освітлення, а на півночі – змінами температури, тому що вона в зазначених регіонах близька до порогу розвитку та життєдіяльності цих тварин.

Загальновідомою є класифікація факторів на : абіотичні, біотичні, антропічні .

Для тварин одним із найважливіших крім фізико-хімічних, що забезпечують метаболізм, є такий фактор, як їжа – міжвидовий біотичний фактор. Нагадаємо, що тварини живляться лише готовими органічними речовинами, тобто є типовими гетеротрофами .

Інші форми міжвидових та внутрішньовидових стосунків (хижаки для жертв, паразити для господарів, конкуренція, мутуалізм, альтруїзм) можуть відігравати важливу й навіть вирішальну роль у житті виду чи його окремих популяцій, але не мають обов'язкового значення для окремо взятої особини, тому що можуть ніколи не зустрітися в її житті. Це ще раз підкреслює відносність поділу факторів на провідні та другорядні. Певного значення вони набувають лише в залежності від конкретних обставин.

Мінливість середовища

Неорганічне та органічне середовище, в якому існують тварини, не залишається постійним. В основі його змін лежать космічні фактори, що визначають сезонну, місячну та добову циклічність, та неперіодичні, у більшості необоротні, зміни живої та неживої природи в процесі її історичного розвитку.

Сумуючись, циклічні та неперіодичні коливання разом з необоротними змінами дають складну картину динаміки майже всіх елементів середовища.

За характером дії фактори поділяють на (А.С. Мочадський, 1958):

- стабільні, що не змінюються протягом тривалих відрізків часу і тому не викликають змін чисельності та географічного поширення тварин (сила тяжіння, сонячне світло, склад атмосфери, гідросфери, рельєф).
- змінні фактори.
- закономірно-періодичні (добові, сезонні, річні). Вони визначають добові, сезонні та інші біологічні цикли у тварин, сезонну динаміку чисельності, межі ареалу; впливають майже непомітно на багаторічний хід змін чисельності через свою жорстку циклічність;
- без закономірної періодичності (температура, вітер, опади, вологість, їжа, хвороби, паразити, хижаки тощо).

Ці фактори мало впливають на особливості сезонних біологічних циклів, але викликають зміни чисельності популяцій у різні роки та розподіл тварин всередині ареалу.

Навіть за жорсткої періодичності добові та сезонні цикли ніколи не бувають повним повторенням один одного тому, що відрізняються станом погоди та іншими умовами. Існують і зональні особливості цих циклів, порізному виражені у високих та низьких широтах Земної кулі.

Періодичні коливання більшої тривалості мають ще меншу регулярність. Вони пов'язані із змінами на великих відрізках часу клімату та інших умов існування під впливом космічних причин, тектонічних явищ (орогенез).

Виявлено більш-менш правильне чергування теплих та холодних, сухих та вологих періодів тривалістю приблизно 3-4, 6-7, 11, 35 та 80-100 років.

Короткотривалі періоди (3-7 років) виражені слабо, їх значення вивчене погано, але коливання чисельності гризунів, особливо дрібних, повторюються місцями приблизно з такою ж частотою.

Більш відома 11-річна періодичність змін кількості сонячних плям. Зменшення їх кількості в результаті злиття супроводжується зростанням площі активних областей поверхні Сонця і, відповідно, збільшує його радіоактивність.

За цих умов молекули O_2 високих шарів атмосфери у більшій кількості перетворюються на O_3 та затримують теплове випромінювання Землі, що може підвищувати температуру її поверхні.

Із змінами середовища пов'язані певні пристосування тварин. Такою є добова періодичність фізіологічних процесів (чергування періодів спокою та діяльності, а також міграції, зміна місць проживання тварин).

До сезонних змін пристосування у тварин набагато ширші та різноманітніші.

Сезонними морфологічними пристосуваннями є поліморфізм, цикломорфоз, або сезонна зміна поколінь та зміна їх форми; сезонна линька покриттів тощо.

Сезонні фізіологічні пристосування – це зміни обміну речовин та стану обміну енергії тварин. Саме вони лежать в основі періодичності розмноження, нагулу жиру, сплячки, запасання їжі, міграцій, змін поведінки – поодинокий спосіб життя замінюється на зграйний, або гуртовий; осілий спосіб життя - на кочовий, або номадний. У результаті зростає чи скорочується чисельність окремих видів, змінюються їх стосунки один з одним, склад та структура всього угруповання.

Нарешті, у різні сезони змінюється спадковий склад популяцій, генетична різноманітність яких підтримується сезонною різноманітністю умов існування й пов'язаною з цим неоднаковою в різні періоди загибеллю окремих спадкових ліній. Наприклад, у степах південної України після посушливих років чисельність мишака лісового *Sylvaeus sylvaticus* та нориці польової *Microtus arvalis* знижується, домінуючими стають гризуни „сухолюби” – нориця гуртова *Microtus socialis* та строкатка степова *Lagurus lagurus*.

Життєдатність організмів та фактори середовища

Речовини, які потрапляють в організм тварини та енергія, що поглинається, використовуються в процесі роботи органів та організму в цілому на відновлення тканин, що руйнуються, збільшення їх маси та

виникнення нових структур (тобто забезпечують ріст та розвиток тваринного організму).

Енергетичною стороною метаболізму називають використання речовин та енергії для виконання будь-якої роботи в організмі. Конструктивною стороною метаболізму є використання речовин та енергії на ріст та розвиток організму.

Співвідношення цих умовно виділених сторін обміну речовин різне у молодих та дорослих тварин:

- у молодих превалює конструктивний обмін;
- у дорослих – енергетичний обмін.

У видів з високим рівнем життєдіяльності, наприклад, гомойотермних - птахів, ссавців - відношення енергетичного до конструктивного обміну значно вище (30-10:1), ніж у риб чи комах (8-3:1), які є типово пойкилотермними.

Асиміляції речовин, використанню енергії протистоять дисиміляція та втрата енергії (розсіювання в зовнішнє середовище).

Необхідність певної збалансованості обох сторін метаболізму очевидна. У протилежному випадку в організмі можуть накопичуватися отруйні кінцеві продукти розщеплення речовин, виходити за межі максимальні або мінімальні температури тіла, запаси води тощо.

Через те, що швидкість і розміри одержання та віддачі організмом речовин та енергії контролюються факторами середовища, то саме з ним пов'язаний ступінь збалансованості метаболізму, що, в свою чергу, визначає певний стан організму, тобто можливості росту, розвитку, розмноження.

Приведення обміну речовин у відповідність із станом середовища та його окремих факторів було назване І.П. Павловим „урівноваженням організму із середовищем”. М.І. Калабухов для визначення поняття „урівноваження” запропонував термін „енергобаланс”.

Зазначене збалансування забезпечується у тварин механізмами регуляції метаболізму за допомогою центральної нервової та ендокринної систем.

Але, все-таки, повне урівноваження неможливе навіть за оптимальних умов через постійну мінливість середовища та затримки (запізнення) реакцій організму на зовнішні зміни. Тому порушення енергобалансу є досить звичайним явищем, яке пояснює численні аномалії розвитку, спади розмноження та зниження здатності до виживання у тварин.

Показниками ступеня врівноваження та залежного від нього стану організму є: маса та розміри особин, вгодованість тварин, стан їхніх гонад у сезон розмноження, вміст у тілі тварини резервних речовин, особливо жиру, відносні розміри найважливіших органів (серця, легень, печінки, наднирників, щитовидної залози тощо); ряд біохімічних індикаторів (вміст глюкози чи аскорбінової кислоти у крові) та фізіологічні показники (рівень вживаного O_2 , дихальний коефіцієнт тощо).

Все це в сукупності дозволяє детально та різноманітно охарактеризувати стан життєздатності досліджуваних особин.

Шляхи та способи дії середовища на організм тварин

Фактори середовища впливають на організм тварини декількома шляхами.

Слід розрізняти прямий, або рефлекторний (сигнальний) вплив зовнішніх факторів та опосередкований, або непрямий.

Прямим сприйняттям називають безпосередню дію фактору, в основі якої лежать загальні фізико-хімічні закономірності: організм сприймає зовнішні впливи як і будь-яке неживе тіло. Такі реакції прості та досить поширені в природі. Наприклад, підвищення температури середовища збільшує температуру поверхневих частин тіла тварини й потім в організмі в цілому, якщо не втручаються складні терморегуляційні процеси - збільшення вологості оточуючого середовища зменшує випаровування тіла; поглинання сонячної радіації поверхнею тіла тварин змінює не тільки його температуру, але також і швидкість, а іноді й направленість біохімічних реакцій. Все зазначене відбувається без участі нервової системи, або, іншими словами, в цих випадках вплив зовнішніх факторів не залежить від структури сприймаючого тіла. Тобто, його реакції мають неспецифічний, пасивний характер.

Значений, чи близький до нього спосіб реагування має важливе значення для рослин та нижчих тварин.

Прикладом непрямого, або опосередкованого впливу зовнішніх факторів може бути коливання рівня обміну речовин (споживання O_2), температури тіла та активності поїкілотермних тварин, майже паралельне падінню чи збільшенню зовнішніх температур.

У багатьох поїкілоосмотичних (тобто не здатних активно регулювати солоність та осмотичний тиск внутрішнього середовища при коливаннях солоності зовнішнього середовища) водних тварин так само паралельно змінюється вміст солей у рідинах тіла при зміні солоності зовнішнього середовища.

Активна регуляція функцій у відповідь на зовнішній вплив характерна для тварин із складною нервовою системою, удосконаленою системою кровообігу, органами руху, покриттями.

Нагадаємо, що вплив фактору на організм залежить не тільки від характеру або специфіки дії, але й від його дози (кількості) дії на організм.

Здатність існувати при великих чи малих коливаннях певного екологічного фактору чи їх сукупності називається екологічною валентністю, або пластичністю виду. Екологічна валентність значно відрізняється навіть у близьких видів і, як правило, змінюється з віком особини.

За екологічною валентністю види поділяються на високовитривалі – еврибіонтні (терпимі до широкого діапазону коливань конкретного фактору) та стенобіонтні (види, здатні існувати лише при певних, дуже обмежених умовах).

Залежно від природи екологічного фактору розрізняють види еври- та стенофаги; еври- та стенотермні; еври- та стеногалінні; еври- та стенофотні тощо.

Крім терпимості (толерантності) до коливань, види можуть різнитися й перевагою у ставленні до того чи іншого діапазону певного фактору: термофіли та криофіли; ксерофіли та гідрофіли; фотофіли та фотофоби. Сформулюємо важливий екологічний закон А.Тіннеманна (1925): „Той з необхідних факторів доквілля визначає щільність популяції певного виду

живих істот, який діє на стадію з найменшою екологічною валентністю в кількості або з інтенсивністю найбільш далекою від оптимуму”.

Основні типи живлення тварин та пов'язані з ними пристосування

Як відомо, всі тварини – гетеротрофні організми. У біогеоценозах вони виконують функції консументів та редуцентів.

Консументи I порядку, рослинної дії тварини, або фітофаги, живляться фітопланктоном, вегетативними частинами вищих рослин (листя, пагонами, кореневищами, корінням, бульбами, цибулинами), їх насінням, плодами, соками.

Консументи II, III порядків, зоофаги, або орґанофаги, живуть за рахунок фітофагів. Серед них дрібною їжею живляться „мирні” види (комахи, більшість ракоподібних, планктоноідні, бентосоідні риби, більшість амфібій і рептилій, комахоідні птахи та ссавці). Хижаки живляться відносно великою здобиччю. Паразити живляться тканинами та соками господаря.

Сапрофаги – споживають мертву органічну речовину. Серед них розрізняють:

- детритофагів (споживачів дрібних нерозкладених частинок рослин, тварин та їхніх виділень (черви, слимаки));
- некрофагів (групоїдів);
- копрофагів (екскрементоїдів) (постійні – личинки гнойовиків, тимчасові - кролики, малята слонів).

Дуже рідко зустрічаються „чисті” типи живлення. Наприклад, селевінія, або боялична соня, живиться виключно дрібними безхребетними тваринами. Більш поширеними є змішані типи живлення, особливо у ссавців (соболь, куниця, миші, ховрахи, вовчки).

Серед птахів, так звані „зерноїдні” види (вівсянки, горобці, зяблики, коноплянки), влітку у великих кількостях споживають дрібних безхребетних та вигодовують ними пташенят. „Комохоїдні” синиці та землерийки взимку переходять на живлення насінням дерев та трав.

Типові фітофаги – коні, бики, козли, барани на пасовищах разом із травною їдять дрібних безхребетних тварин, які задовольняють їх потреби у білках.

Північні олені досить охоче споживають рибу і навіть ловлять дрібних ссавців.

Серед фітофагів нижчими водними рослинами (водоростями) а також грибами живиться зоопланктон та личинки деяких риб. Нижчі гриби – важливий компонент живлення гамазових кліщів. Плодові тіла вищих грибів активно використовують безхребетні тварини - наземні черевоногі молоски, личинки комах. Деякі безхребетні є їхніми паразитами. Охоче поїдають плодові тіла грибів олені, білки, зайці (однак – це сезонна, або другорядна їжа).

Зелені рослини є їжею для багатьох тварин і використовуються вони по-різному. Рослинні клопи, червці, попелиці ссуть рослинні соки. Дорослі метелики, бджоли, джмелі, щіткоюязикові папуги, колібрі, рукокрилі та сумчасті ссавці живляться нектаром або пилком, запилюючи квітки.

Двокрилі, метелики, пильщики, короїди, златки, довгоносики, деякі терміти проникають у тканини, мінують листя, роблять ходи у деревині, корі та інших частинах рослин.

Напад деяких нематод, кліщів та комах призводить до розростання рослинних тканин та утворення наростів, або „галл”.

Серед хижих зоофагів звичайним є канібалізм (поїдання собі подібних). У раціоні балхаського окуня молодь свого виду превалює над іншими видами їжі. У водоймах, де мешкають окуні та щуки, своя молодь складає до 100% їхнього раціону. У цьому випадку канібалізм дозволяє популяції хижака використовувати планктон, недоступний прямим шляхом для дорослих риб.

Канібалізм – закономірне явище у хижих птахів, пташенята яких звичайно відрізняються за розмірами тіла. При нестачі кормів більші розривають та з’їдають дрібніших (каїнізм), а під час голоду – навіть батьки їдять своє потомство (інфантицид). Канібалізм поширений і у ссавців, особливо при нестачі питної води.

Характер живлення тварин прямо пов’язаний з особливостями їх ферментної системи. У фітофагів кількісно превалюють амілази, у типових зоофагів – протеази.

Ферменти, що розщеплюють клітковину, целюлаза, геміцелюлаза, ліхеназа, відсутні у більшості тварин та знайдені у деяких рослинноїдних безхребетних: моллюсків (виноградний слимак), сарани, ракоподібних та амеб. Засвоєння клітковини в організмі більшості тварин відбувається за участю симбіонтів (найпростіших та бактерій).

Високоспеціалізованому живленню відповідають і своєрідні ферменти. У дорослої сарани, що живиться виключно вуглеводами, із ферментів є лише карбогідрози: целюлаза, амілаза, інуліназа, сахараза, мальтаза.

А у метеликів, що живляться нектаром, у кишечнику присутня тільки інвертаза.

У комах-малофагів (шерстяна міль, волосоїди ссавців, пухоїди птахів) є фермент кератиназа. Цей же фермент знайдений також у деяких хижих птахів (яструба великого *Accipiter gentilis*, грифа чорного *Aegypius monachus*).

У багатьох моллюсків у ротових залозах виробляються кислоти високої концентрації, які беруть участь у розчиненні вуглекислих утворень зовнішнього скелету їхніх харчових об’єктів.

Паразитичні кровососи (п’явки, блохи, воші, кліщі, кровосисні двокрилі, кажани-вампири) у складі слини та шлункового соку мають протеолітичні ферменти та антикоагулянти.

Набір ферментів значно збіднений у паразитичних плоских та круглих червів.

Характерною особливістю багатьох паразитів та хижаків, що живляться відносно рідкісними чи важкодоступними кормами, та окремих фітофагів (наприклад, моллюсків) є їх здатність до тривалих голодувань.

Живлення речовинами, які важко перетравлюються (клітковина) у всіх груп тварин призводить до видовження травного каналу, розвитку його додаткових відділів. Типовий приклад – складний чотирикамерний шлунок жуйних копитних.

Задні відділи кишківника дрібних трав’яїдних ссавців значні за розмірами, тому що у них відбувається протозойне та мікробне розщеплення целюлози.

Способи добування їжі обумовлені будовою тіла та особливостями органів чуття й нервової діяльності тварин.

Комахи під час відшукування їжі користуються всіма органами чуття, але особливо нюхом. Пошукова діяльність в основному представлена безумовно-рефлекторними актами. Деяку участь у добуванні їжі беруть також умовні рефлекси (у бабок, бджіл).

У пошуках їжі водні тварини користуються нюхом, сприйняттям механічних коливань середовища (бічна, або латеральна лінія риб), зором. Слух та дотик мають менше значення.

У амфібій, рептилій, птахів основне значення в процесі добування їжі належить зору (особливо у птахів). Переважно слухом користуються нічні птахи (сови, дрімлюги). Органи дотику добре розвинені у куликів, качок, фламінго та інших птахів, що відшукують свій корм у ґрунті чи намулі.

Велику різноманітність способів живлення та добування їжі у тваринному світі можна звести до трьох основних типів:

1. Пасивне живлення. Властиве видам із сидячим та малорухливим способом життя (губки, кишковопорожнинні, деякі черви, сидячі форми ракоподібних, голкошкіри, покрівники, ланцетник).

Для всіх них характерний низький рівень обміну речовин та невеликі потреби в їжі. Пасивне живлення, в основному, полягає у захопленні їжі, яка приноситься природними або, найчастіше, штучними, течіями води, що створюються щупальцями, мерехтливими війками епітелію.

Інтенсивність фільтрації у багатьох видів дуже висока: личинки комарів *Anopheles* за добу фільтрують таку кількість води, яка в сотні тисяч разів більша за об'єм їх тіла. Мідія, довжиною 30-40 мм за годину профільтрує 1000 см³ води.

Подібні тварини є важливими біологічними очисниками водойм.

Паразитичне живлення

На добування, перетравлення та засвоєння їжі у паразитичних видів витрачається небагато зусиль. Це створює можливість швидкого росту та інтенсивного розмноження тварин, що екологічно необхідне через високий рівень загибелі початкових стадій розвитку паразитів. Травна система надто спрощена або ж зовсім редукована.

Активне живлення

Найбільш поширене у тварин різних таксономічних груп. Потребує спеціальних зусиль для пошуку та добування їжі.

Розрізняють 4 форми активного живлення.

Пастьба (збирання). Властива фітофагам та „мирним” зоофагам, що живуть за рахунок чисельного, нерухомого або малорухомого та легкодоступного корму (деревна та трав'яна рослинність, планктон, бентос, комахи тощо).

При пастьбі знищується лише частина кормів, що забезпечує їх швидке відновлення. Пошуки та добування мають вигляд простого збирання.

У тварин, життя яких не пов'язане з постійними сховищами, на цій основі виникає номадний спосіб життя, за якого тварини великими групами (зграями, гуртами) кочують по великій території, змінюючи ділянки пастьби (копитні

свавці, вусаті кити, більшість риб під час нагульних міграцій, кочівні птахи та ін.).

Кочівлі, зграйність та відсутність постійних сховищ зумовили у таких видів розвиток великої швидкості пересування (бігу, польоту, плавання), певної обережності та групового захисту від хижаків. Їм властивий великий ступінь синхронізації пересування.

1. *Вийдання* відрізняється від пастьби тим, що відносно доступний, більш менш рівномірно розподілений та багатий корм використовується повністю або в більшій мірі у місцях живлення тварин, що призводить лише до місцевого знищення (вийдання) його запасів.
2. Це спонукає тварин досить часто змінювати місця живлення й повертатися назад лише тільки після відновлення запасів їжі. Схожий спосіб життя характерний для видів, які прив'язані до своїх постійних сховищ (нір, гнізд, логовищ) та збирають корм на прилеглих територіях, які майже завжди охороняються від проникнення на їх територію особин свого, або інших екологічно близьких видів.
3. Подібним чином поводять себе більшість птахів у період гніздування, гризуни, хижі та комахоїдні ссавці, ящірки та змії, незграйні види риб, деякі ракоподібні, комахи, молюски.
При багатстві кормів не виникає необхідності поділу та охорони місць живлення (комахи).
4. *Засідки (вичікування)* – характерні для хижаків, що нападають на здобич зненацька, звичайно з укриття (щука, сом, яструб, деякі сови, коти).
5. У котячих Felidae, які користуються в процесі полювання переважно зором та слухом, особливо великі за розмірами очі та органи слуху, тоді як у собачих Canidae більш досконалішими є органи нюху (носова область). Тому на відміну від собак виділення слини у котів починається не при вигляді, а лише після схоплення здобичі, тому що когатам доводиться нерідко годинами спостерігати за здобиччю, поки вони її вполюють.
6. *Переслідування*, звичайно, поєднане із *пошуком* – найбільш активна та складна форма добування їжі, широко зустрічається у птахів та ссавців. Доволі часто доповнюється іншими способами полювання: вичікуванням, а іноді пастьбою.

Прийоми та способи добування їжі більш постійні, рутинні у нижчих тварин, тому що індивідуальний досвід відіграє в їх житті незначну роль через його коротку тривалість. У птахів та ссавців вони більш мінливі (індивідуальноспецифічні), але видоспецифічні особливості все ж таки не втрачають провідного значення.

Від способів добування кормів залежать і місце живлення тварини, і його час. Наприклад, соколи б'ють здобич нальоту, стрімко падаючи на неї зверху, та наносять удари кігтем заднього пальця лап, які щільно притиснуті при нападі до тіла хижака. Таке полювання може проводитися лише на відкритих

просторах, що пояснює присутність соколів, в основному, у тундрі, степах, пустелях.

Яструби полюють способом вичікування їй, в основному, у лісі. Заховавшись у гілках дерева, вони раптово нападають на жертву, що наблизилась.

Якщо кидок на жертву невдалий, переслідування відбувається на невелику відстань. Короткі крила з розвиненим крильцем та довгий хвіст забезпечують необхідне маневрування польоту.

Нічні хижаки – сови – полюють безшумним, маскувальним польотом, якому сприяє своєрідна будова махових пер, або довго вичікують здобич, сидячи на одному місці.

Для маскуванню птаха, що видивляється здобич, важливою є нерухомість його корпусу поєднана з широким оглядом голови (у сов вона повертається на 180⁰ і більше). Вичікування здобичі у відносно холодний час доби полегшується хорошими теплоізоляційними властивостями густого та пухкого оперення цих птахів.

Серед птахів-рибоїдів рибалочки та чаплі вичікують здобич так: рибалочка – із спостережного пункту (камінь, куц) на березі біля глибоких місць водойми; чаплі – стоячи на своїх довгих ногах на мілководді.

Переслідувачі-крячки з своїми довгими, гострими крилами та вилкоподібним хвостом на маневрувальному та маскувальному польоті видивляються рухливу здобич з повітря.

Мартини літають повільніше та ловлять більшу за розмірами й менш рухливу, нерідко хвору рибу (цим забезпечується передача багатьох гельмінтів риб їх дефінітивним господарям - птахам).

Баклани та гагари добувають їжу звичайно досить глибоко під водою (питома вага цих птахів відносно велика). У пеліканів навпаки, питома вага мала. Птахи легко, як корок, тримаються на воді, ловлять дрібну рибу біля її поверхні своїм дзьобом із шкірястим мішком на піддзьобку, що схожий на сачок.

Качки живляться на мілководді, здобуваючи їжу у мулі. На їхньому дзьобі знаходиться своєрідний цідильний апарат у вигляді зубчиків по ребрам наддзьобка та піддзьобка. Зір у пошуках їжі ніякої ролі не відіграє, тому качки живляться на світанку та вночі, коли небезпека нападу хижаків найменша.

Пірникози, норцеві качки живляться бентосом більш глибоких частин водойм, пірнаючи за кормом на глибину до 8-10 м та розшукують їжу за допомогою зору. Тому активне живлення цих птахів відбувається лише вдень.

Саме так розподіляються водні угіддя для живлення окремими видами водних та коловодних птахів.

Спеціалізація живлення тварин кількісно характеризується кількістю найменувань кормів, які використовуються певним видом тварин.

Розрізняють: *монофагію* – існування за рахунок одного виду їжі, *олігофагію* – життя за рахунок небагатьох кормів, зазвичай, одного біологічного вигляду (насіння деревних рослин, цибулин, комах, дрібних птахів тощо), *поліфагію* – живлення багатьма кормами різних біологічних

груп, *пантофагію* (всеїдність), коли використовуються всі або майже всі види їжі, які є на певній території.

Чітких меж між зазначеними типами немає. Тому частіше говорять про спеціалізоване (обмежене) живлення – *стенофагію*, та неспеціалізоване живлення з широким вибором кормів – *еврифагію*.

Монофагія поширена серед безхребетних тварин, особливо комах, і майже не зустрічається серед хребетних (виключенням є коала, що живиться листям дерев роду евкаліпт).

Серед земляних блішок із родини Halticidae, яка налічує 125 видів, 40 видів справжні монофаги, що живляться лише на одному виді кормової рослини; 30 видів земляних блішок використовують декілька кормових рослин одного роду; на декількох рослинах різних родів живляться 40 видів блішок і тільки 15 видів живуть на великій кількості кормових рослин.

Монофагія характерна для видів-двійників та біологічних рас, які не відрізняються морфологічно, але є фізіологічно різними. Подібними є плодожерки, що живуть на яблуні та волоському горісі, рослинні нематоди, що зустрічаються на цибулі та часникові.

Монофагія звичайна серед ендопаразитів. Нематода *Cystopsis acipenseris*, що утворює на боках тіла підшкірні пухлини, паразитує тільки на стерляді. Живлення паразитів тільки на одному виді хазяїв носить назву *монозоїдність*.

Серед ектопаразитів монофагія зустрічається рідше. Специфічність живлення бліх пов'язана з будовою їхнього ротового апарату, органів чуття та наявністю специфічних антикоагулянтів у слині, що перешкоджає зсіданню крові лише певних хазяїв. Висисання крові швидко припиняється, якщо блоха живиться на нехарактерному їй виді.

У природі монозоїдні лише спеціалізовані „нірні” види нашої фауни: блохи берегової ластівки, сліпаків, прометеевої миші. Але за умов експерименту ці блохи були здатні до живлення на інших теплокровних тваринах і людині.

Таким чином, специфічність у цьому випадку обумовлена не стільки фізіологічними властивостями, скільки екологічними умовами – хазяїном, який проживає досить ізольовано.

Серед хребетних тварин пальмовий орлан *Gypohierax angolensis* зустрічається в Африці тільки там, де росте пальма *Elalis guineensis*, плодами якої він живиться. Багато видів колібрі та щіткоюзикові папуги ссуть нектар квітів лише певних видів рослин.

Олігофагія зустрічається частіше монофагії. Сисуні, скребляки, нематоди, цестоди та більшість видів кліщів змінюють господарів у процесі розвитку й навіть здатні в одній стадії використовувати декілька їх видів. Багато видів клопів, перетинчастокрилих, метеликів живляться соками, нектаром та пилком досить обмеженої кількості рослин. Більшість рептилій є олігофагами. Серед змій відомі види і навіть роди, що живуть за рахунок дрібних ссавців, птахів чи рептилій (гадюки, щитомордники, піщані удавчики). Степова черепаха *Testudo horsfieldi* споживає тільки соковиті зелені частини вегетуючих рослин. Це обмежує в Середній Азії її активний період лише протягом 2,5-3 місяців на рік.

Серед горобиних птахів найбільш спеціалізоване живлення в очеретянок (переважно це одноденки та комарі хірономіди) та шишкарів, що споживають насіння тільки хвойних порід дерев. У шишкаря цікава будова дзьоба - наддзьобок та піддзьобок перехреснюються у вигляді ножиць, що допомагає йому вправно роздвобувати шишки та оболонки насінин.

Олігофагія у ссавців зустрічається нечасто. Кажани, що живляться літаючими нічними комахами, мають обмежений сезон активності у наших широтах. Однотипне живлення обмежує активний період бабаків, ховрахів та сонь, які впадають у сплячку після зникнення їх корму. Чисельність та географічне поширення мишака жовтогрудого лімітується поширенням 3-х основних видів рослин – дуба, липи, ліщини. Для обського лемінга подібну роль відіграють деякі види осок.

Еврифагним (полі-, пантофагія) є живлення тварин максимумом властивих та доступних для конкретної території кормів. Найчастіше цей тип зустрічається серед тварин помірних та високих широт. Кукурудзаний метелик живиться на 160 видах рослин. Таким самим є список кормів і в лучного метелика. У 1 см³ вмісту кишкового тракту 1 екземпляра асцидії роду *Styela* знайдено більше 40 видів тварин і рослин.

Канюки, шуліки, кібці, боривітри, сови поїдають 100 та більше видів кормів: ссавців, птахів, амфібій, рептилій, риб, комах, молосків, червів, інших безхребетних і навіть рослинні корми. Еврифагами вважаються більшість осілих або кочівних птахів (ворони, галки, граки, круки).

Хижі ссавці (куницеві, собачі, ведмежі) вживають як рослинні, так і тваринні корми.

Взаємозамінні повноцінні корми, або вікарна їжа, є важливим пристосуванням до існування в місцях із змінною (нестійкою) кормовою базою.

Відносна постійність чисельності соболя та борсука пояснюється можливостями такої заміни.

У видів з великим спектром кормів значення повноцінних мають лише деякі з них – це основні корми. Інші – випадкові, або сурогатні, - можуть лише підтримувати існування тварин, але не забезпечувати розмноження та зростання чисельності популяцій.

У лисиці звичайної, песця значення основного корму зберігається за групою дрібних гризунів. У роки багатства кормової бази звірі інтенсивно розмножуються, приплід добре виживає й швидко збільшує чисельність. За відсутності гризунів різко зростає яловість самок та зменшується величина виводка.

Основний корм нориці польової *Microtus arvalis* – соковиті частини широколистяних лучних злаків та бобових. Строкатка степова *Lagurus lagurus* живиться переважно полинами та вузьколистими злаками. У кормах нориці гуртової *Microtus socialis* – мешканця сухих степів та напівпустель – особливе значення мають насіння та підземні частини рослин.

„Багатоїдність” може змінюватись в залежності від умов. Так, білки *Sciurus vulgaris* у теплу пору року споживаючи більше ніж 100 видів кормів, у

зимовий період переходять на живлення насінням однієї або небагатьох деревних порід.

Песець також влітку живиться великою кількістю кормів, а взимку - переважно лемінгами. У цей період різко зростає роль випадкових (сурогатних) кормів. У голодні роки у тварин-еврифагів живлення звичайно стає більш різноманітним.

Список кормів, які вживаються видом на всьому його ареалі завжди більший, різноманітніший, ніж перелік кормів окремих популяцій. Наприклад вид *Microtus arvalis* живиться 500 видами рослин, а кормовий список окремих популяцій досить рідко перебільшує 80-100 видів.

Стено- та еврифагія мають свої переваги та недоліки. При стенофагії харчовий процес спеціалізований, тому що перетравлюється один або небагато видів їжі й цим досягається висока ефективність її використання. Перетравлення значно ускладнене у еврифагів, особливо при зміні кормів. Однак, стенофагія можлива лише за умови постійності запасів одного або небагатьох видів корму. А це найчастіше зустрічається в тропіках з їх стійким кліматом та відсутністю різко вираженої сезонності.

Тому стенофагія нечасто зустрічається у мешканців помірних та високих широт. Так, середня кількість риб Аралу приблизно 8, тоді як у тропічному озері Вікторія – 3 (Нікольський, 1947).

У зонах з менш стійкою кормовою базою спостерігається зниження специфічності живлення, а іноді й збільшення списку кормів. Багатоїдність, таким чином, забезпечує існування у зонах з бідною та нестійкою кормовою базою, тому що стенофаги не можуть вижити у районах, де їх основні корми багаті лише тимчасово.

Стенофагія свідчить про існування достатньо багатих та стійких запасів основного корму.

Потреба в їжі у тварин не залишається постійною. Вона змінюється із віком, у різні сезони і навіть у час доби. В окремі сезони, особливо восени та навесні, великого значення набувають органічні та мінеральні лікувальні та тонізуючі речовини або стимулятори росту та розвитку. Потреби в їжі змінюються і в залежності від особливостей обміну речовин тварини.

Підвищене споживання їжі відбувається у всіх тих випадках, коли під впливом зниження температури оточуючого середовища, збільшення сухості повітря, посилення вітру та інших явищ зростає віддача тепла, втрата води або використання інших речовин.

Від задоволення постійно змінних потреб у їжі, воді та мінеральних речовинах залежить стан тварин, а відповідно, можливості виживання та розмноження. Нестача кормів може бути наслідком його „неврожаю”, недоступності або росту чисельності споживачів. Загальна нестача їжі називається *калорійним голодуванням*. За умов тривалого та сильного поширення воно викликає пригнічення стану популяції, зменшення активності та загибелі особин, зниження їх чисельності.

Велику роль відіграє якість їжі, тобто вміст у ній вітамінів, основних органічних та мінеральних речовин.

Мишовидні гризуни (миші, нориці, ховрахи) швидко ростуть та досягають статевої зрілості іноді у віці 1 місяць, якщо вони живляться повноцінними кормами – насінням рослин. У такий період великі приплоди з'являються кожні 35-45 днів. Але ці ж тварини повільно ростуть, розмноження уповільнюється або зовсім відсутнє, якщо кормів мало, або вони неповноцінні (у раціоні відсутнє насіння, невелика вологість корму тощо). У такі роки до осені не досягають статевої зрілості навіть весняні виводки. Вони можуть розпочати розмноження лише наступної весни у віці 10-12 місяців (а їх виводки порівняно малочисельні). А у скиртах соломи нориці, мишаки та миші розмножуються протягом усієї зими.

У залежності від урожаю насіння дерев різко змінюється плодючість білок, горіхівок, сойок, шишкарів.

Таким чином різноманітні дієти викликають значні зміни в поведінці тварин, а саме, у характері добової активності, у бюджеті часу, відведеному на їжу тощо. Голодування й особливо авітамінози супроводжуються зниженням імунітету та поширенням хвороб у популяціях тварин.

Ступінь використання тваринами запасів корму в природі залежить, насамперед, від чисельності особин та пошукових властивостей виду, а також від доступності корму та конкретних умов його добування. На повноту використання корму досить сильно впливає стереотип поведінки та харчові зв'язки. Хижі птахи та ссавці, зазвичай, добувають найбільш доступні корми, зосереджують свою активність у місцях багатства кормів.

Доступність корму змінюється під впливом погоди. Негода пригнічує активність багатьох видів, зменшує радіус пошуку та тривалість добування їжі (особливо у пойкилотермних видів).

Таким чином, стан тварин, можливості їх існування та розмноження визначаються не абсолютними запасами кормів, що існують у певний час на конкретній території, а тією їх частиною, яка є доступною й може бути здобута тваринами. Ця частина залежить від багатства та характеру розподілу корму, його доступності, способів і особливостей пошуку та здобування їжі різними видами тощо.

Кінцевий результат живлення – успішність розвитку тварин та готовність їх до розмноження – залежать від ступеню засвоєння одержаної їжі, від співвідношення органічних компонентів у дієті (особливо вітамінів), вмісту води та мінеральних речовин і конкретних умов, за яких відбувається перетравлення їжі (температури середовища тощо).

У найбільш загальному вигляді біологічне значення живлення можливо розглядати з двох позицій:

1. Їжа необхідна, по-перше, для побудови та відновлення клітин і тканин, підтримання сталості хімічного складу та для метаболічних процесів;
2. Для отримання енергії, яка постійно витрачається організмом на різні форми діяльності.

Процес живлення складається з двох складових: відшукування і здобування їжі (годівля) та її хімічної переробки (травлення). Перший процес – екологічний; він пов'язаний з різноманітними морфологічними

приспосовуваннями та особливостями поведінки, які залежать від багатства, розподілу та біологічних властивостей їжі.

Травлення – фізіологічний процес, який відбувається досить стереотипно в організмах різних тварин.

Екологія живлення

Тварини одержують необхідні органічні речовини, споживаючи рослини, тварин або мертві залишки їх організмів у вигляді трупів та детриту.

Серед хребетних споживачами мертвої органічної речовини є тільки труподні форми (некрофаги) - грифи, гієни, шакали.

Детритофаги – споживачі мертвих напіврозкладених рослинних залишків та копрофаги, що живляться екскрементами тварин, широко представлені серед безхребетних тварин.

Приспосовання фітофагів

Живлення рослинами пов'язане з рядом специфічних адаптацій. Рослини прикріплені до субстрату; їх тканини, найчастіше, дуже міцні. Тому в рослиноїдних тварин ротовий апарат гризучого типу, який полегшує відчленування відносно невеликих частин від цілої рослини. Гризучий апарат характерний для багатьох безхребетних тварин і широко представлений у хребетних.

У цьому відношенні найбільш спеціалізованими є гризуни та зайцеподібні, з яких багато видів живиться корою та гілками дерев чи чагарників, тобто найбільш твердою їжею. Різці цих тварин характеризуються великими розмірами, постійним ростом та особливою будовою, яка забезпечує „самозаточування”: емаль розташована тільки з переднього боку зуба, а задня поверхня складається з більш м'якого дентину. Таким чином, при розгризанні твердої їжі ці зуби заточуються нерівномірно, завжди зберігаючи гострий, рижучий передній край.

Кутні зуби гризунів та копитних мають горбисту чи складчасту поверхню, вкриту емаллю. А щелепи можуть здійснювати не тільки вертикальні, але й горизонтальні рухи. Все це сприяє перетиранню та подрібненню їжі.

Перетирання їжі існує і в деяких риб, але відбувається у глотці, де розташовані „глоткові” зуби (у більшості коропоподібних). Їх будова різноманітна і залежить від особливостей їжі. У коропоподібних риб над нижньоглотковими зубами, з нижньої сторони мозкового черепу є особливе утворення з рогоподібного епітелію - „жоренце”, у поєднанні з якими працюють нижньоглоткові зуби.

Багато видів тварин живиться насінням, в тому числі й таким, яке вкрите міцною шкіркою (оплоднем). Ссавці використовують для розколонування шкірки щелепний апарат або прогризають у ній отвір, зерноїдним видам птахів допомагає конусоподібний дзьоб.

Деякі фітофаги пристосувалися до живлення соком рослин та нектаром квітів. Ця їжа багата на легкозасвоювані, висококалорійні речовини. У комах та деяких інших членистоногих, що живляться клітинним соком, ротовий апарат побудований у вигляді трубочки, якою вони проколюють поверхню листка та через неї ссуть сік. Птахи, що живляться нектаром, мають довгий, тонкий, звичайно загнутий дзьоб (за його допомоги можна дістатися до

нектарників). Язик у таких видів (колібри, нектарниці) дуже рухливий і може згортатися у трубку, через яку засмоктується нектар. На час смоктання нектару колібри „зависають” у повітрі біля квітки. Такий спосіб руху пов’язаний з особливостями будови крил. Кажани, що споживають нектар, не здатні до такого маневру, а тому живляться лише на деревах, у квіток яких міцні квітконіжки, що витримують значну масу тіла тварини.

З рослиноїдним способом живлення пов’язані деякі особливості біології, наприклад, сезонна зміна кормів. Наприклад, лосі, косулі, бобри, зайці, деякі нориці влітку живляться трав’янистими рослинами, а взимку переходять на споживання кори дерев та чагарників. Це пояснюється тим, що восени трави засихають і стають малопоживними, а у корі дерев (флоемі) накопичуються численні запасні поживні речовини.

Таким чином, сезонні фізіологічні ритми рослин визначають відповідні цикли живлення тварин-фітофагів.

У свою чергу така зміна кормів впливає і на фізіологічний стан тварин. Помічено, що навесні лосі та деякі інші копитні виділяють погано оформлений а іноді й рідкий послід. Це пояснюється тим, що перехід на соковиті трав’янисті корми викликає надлишкову вологість хімусу, а система реабсорбції води у кишечнику зберігає зимове „налаштування” на живлення сухими кормами. Тому нерідко саме в цей час копитні у значній кількості вживають ґрунт. Але це не пов’язане з необхідністю мінерального підживлення, тому що весняний, досить пухкий ґрунт добре промитий талими водами та збіднений неорганічними речовинами. Ймовірніше за все, заковтування землі сприяє згущенню фекальних мас та виділенню оформленого посліду. Пізніше становище нормалізується шляхом інтенсифікації реабсорбції вологи із складу фекальних мас у товстому кишечнику. Тому споживання ґрунту тваринами швидко припиняється.

Пристосування зоофагів

Ротовий апарат зоофагів пристосований до хапання та утримання живої здобичі. Звідси – особлива будова зубної системи, особливо добре виражена у хижих ссавців. Різці виконують „підсобну” функцію, зате добре розвинені ікла, які утримують та умертвляють жертву. Кутні зуби мають гострі ріжучі поверхні, які полегшують розчленування м’яких тканин здобичі на шматки. Хижі птахи свою здобич, особливо велику, хапають лапами, умертвляють та розривають її на частини за допомогою дзьобу. Дзьоб міцний, з гачком на наддзьобку. Форма кігтів та будова пальців відповідають типу живлення. Так, у скопи, голоногої сови, рибного пугача на нижній поверхні пальців є рогові шипи, які допомагають утримувати здобич (слизьку рибу).

При живленні видами, що мають щільні захисні покриви, розвиваються пристосування для їх руйнування. Такими є сплюснуті зуби („тертка”) скатів, які розчавлюють панцир голкошкірих та черепашки моллюсків; оточені округлими бугорками широкі кутні зуби каланів *Enhydra lutris*, які також живляться морськими їжаками.

Ворони та великі мартини іноді схопивши тверду здобич (моллюска, краба) піднімаються вгору, а потім кидають її на землю. Цей прийом вони повторюють до тих пір, поки мушля м’якуна чи панцир голкошкірого не

розколються. Така поведінка заснована на набутому досвіді (індивідуально-специфічна). Молоді птахи, зазвичай, витрачають більше часу, ніж дорослі на розколювання черепашок. Аналогічно поводять себе деякі хижі птахи з черепашками (стерв'ятники) або з великими кістками (бородачі). Це випадки прояву складних форм харчодобувної поведінки.

Харчодобувна поведінка

Вона відіграє велику роль у харчодобувній діяльності тварин-зоофагів. Їх їжа – рухливі форми з певними особливостями біології та поведінки. Тому типи полювання у різних органоїдних видів корелюють із специфікою біології жертв.

Якщо жертви численні, не ховаються у сховищах і відносно малорухливі, характер полювання має вигляд простого збирання. Живлення планктонними тваринами, що утворюють у воді великі скупчення, являє собою різні форми фільтрації великої кількості води через „цідильний апарат” (щільна сітка зябрових тичинок планктонних риб, „китовий вус”).

Якщо здобич чисельна, але веде потайний спосіб життя, спостерігається полювання „широким пошуком”, коли тварина весь час пересувається, обшукуючи укриття, в яких може знаходитися їжа. Так, наприклад, поводять себе зграйки синиць та інших комахоїдних птахів під час пошуку їжі, кулики, які багаторазово прощупують ґрунт своїми довгими дзьобами.

При полюванні на відносно велику за розмірами та малочисельну здобич, характерне вичікування чи виглядання жертви з місць із хорошим оглядом. Так полюють шуки, соколи, гепарди та ін..

Тема 3. Особливості водно-сольового обміну та мінерального живлення тварин.

План

1. Загальне значення води .
2. Водно-сольовий обмін у водних тварин.
3. Водний обмін та осморегуляція у амфібій.
4. Водний обмін у наземних тварин. Приспособлення до життя в аридних умовах.
5. Сольовий обмін у наземних хребетних.

Загальне значення води

Вміст води в тілі тварин коливається від 46 до 92% у комах; від 80 до 92% у моллюсків; в тілі губок вода становить 84%, у річкового рака – 77%, ланцетника - 87%, у пуголовків жаб досягає 93%, а у медузи *Rizostoma cuvieri* – навіть 95%.

Між організмом тварини та зовнішнім середовищем відбувається постійний обмін водою та розчиненими у ній речовинами, що супроводжується зміною вмісту цих компонентів у тілі тварин. Зменшення вмісту води нижче певної межі призводить до впадання тварини в стан зціпеніння а надалі до загибелі.

Втрати води значно тяжчі від голодування. Людина, що голодує, без загрози для життя може втратити до 40% маси тіла, включаючи $\frac{1}{2}$ білків, майже всі вуглеводи та жири. Але при значному зниженні вмісту води у тілі на 10% настає розлад функцій, а при втраті 20% - неминуча смерть.

Одержання та втрата води й мінеральних речовин супроводжується зміною ступеню гідратації колоїдів та осмотичного тиску рідин організму. Ці два явища, разом із зміною йонного стану електролітів, порушують умови міжклітинного та внутрішньоклітинного обміну речовин шляхом зміни проникливості біологічних мембран та електричного стану клітинних структур.

Згадані розлади порушують ріст, розвиток та й, нарешті, всю життєдіяльність організму.

Джерелом одержання води та мінеральних солей для тварин є :

- її проникнення через покриви та зябра у водному середовищі;
- адсорбція води з повітря (у амфібій, комах, моллюсків, червів);
- безпосереднє споживання (пиття) води;
- вода може потрапляти також з їжею (для багатьох наземних форм цей шлях важливіший, ніж споживання питної води).

Значення їжі у водному балансі організму полягає не тільки в тому, що вона містить воду в тканинах харчових об'єктів. Посилене живлення призводить до накопичення в організмі жирових запасів; у процесі окиснення жирів та інших органічних речовин утворюється метаболічна вода. Таким чином, жир в організмі тварин є не тільки енергетичним запасом, але й внутрішнім джерелом потрапляння води у тканини та клітини.

Значні коливання рівня забезпеченості організму водою обумовлюють певні еколого-фізіологічні адаптації у тварин. Водний обмін тісно пов'язаний з обміном солей.

Водно-сольовий обмін у водних тварин

У первинноводних тварин зябровий, кишковий а іноді й покривний епітелій завжди контактують з водою. Тому через їхні покриви постійно осмотичним шляхом потрапляє вода, якщо концентрація солей в організмі відрізняється від концентрації солей в оточуючому середовищі (відсоток мінеральних речовин в організмі більший, тобто, внутрішнє середовище гіпертонічне).

Вчені констатують близькість йонного складу рідин тіла тварин до складу морської води. Однак, кількісний вміст різних іонів у тілі навіть морських тварин може відрізнитись від співвідношення їх в оточуючому середовищі. Це пояснюється здатністю організмів вибірково поглинати з середовища та затримувати в своєму тілі певні солі. Деякі з них ідуть на побудову скелету, черепашок, або циркулюють у складі рідин тіла. Іони інших солей, навпаки, активно виводяться із організму.

Потрібно розрізняти йонну регуляцію в організмі, пов'язану з підтриманням складу й кількісного співвідношення різних іонів у рідинах тіла,

та регуляцію осмотичного тиску, який визначається сумою розчинених частинок.

Тварин, у яких осмотичний тиск всередині організму змінюється в залежності від змін тиску зовнішнього середовища називають *пойкілоосмотичними*, або *осмоконформерами*.

Тварини, що здатні самостійно, активно регулювати осмотичний тиск, підтримувати відносну постійність цього параметру внутрішнього середовища незалежно від концентрації оточуючого водного середовища називаються *гомойоосмотичними*, або *осморегуляторами*.

Первинноводні морські безхребетні відносяться до першої групи. Осмотичний тиск рідин їх тіла практично дорівнює тиску морської води, змінюючись разом із коливаннями її солоності. Це – ізотонічні тварини (кишковопорожнинні, голкошкірі).

Але у більшості безхребетних відмічено деяке перевищення осмотичного тиску рідин тіла (тобто, гіпертонічність організму). Це забезпечує постійний приплив води в організм, надлишок якої легко врівноважується процесами виділення.

Прісноводна осморегуляція

В організмі прісноводних тварин концентрація рідин внутрішнього середовища звичайно дещо нижча, ніж у морських форм, але все ж вища, ніж в оточуючому середовищі (концентрація солей у прісних водоймах коливається в межах від 0-0,5%, у середньому складає 0,2%).

Тобто, прісноводні тварини завжди гіпертонічні щодо середовища. Тому вода осмотичним шляхом постійно потрапляє всередину організму. У прісноводних видів збереження $P_{осм}$ у нормі досягається видаленням органами виділення надлишку води з організму. Наприклад, інтенсивність роботи пульсуючої вакуолі в амеби звичайної в умовах досліду при температурі 20°C але при різному вмісті NaCl у воді була такою:

Вміст у воді NaCl (%)	0	0,25	0,5	0,75	1,00
Період скорочення (в сек.)	6,2	9,3	18,4	24,8	163,0
Величина екскреції за год. (в об'ємах тіла)	4,8	2,82	1,38	1,08	0,16

У багатьох прісноводних видів тварин різні покривні утворення утруднюють проникнення води через шкіру (панцирі, луска тощо). Однак повна ізоляція організму від осмотичного надходження води неможлива, оскільки епітелій органів дихання та слизової кишечника обов'язково контактують з водою. Тому виникають спеціальні адаптації, направлені на

виведення з організму надлишку води (тобто виникає та функціонує видільна система).

Нирка водних хребетних є не тільки органом виділення, а й органом осморегуляції (продукти білкового обміну цих тварин – аміак, сечовина – розчинні у воді та виводяться, головним чином, позанирковим шляхом, через зябра).

Нагадаємо, що в онтогенезі первинноводних тварин змінюються два типи структури нирки. Спочатку розвивається „головна” нирка (pronefros). Вона складається з великої кількості каналців, кожний з яких відкривається в порожнину тіла лійкою, оточеною війками. Зовні ці каналці (нефрони) схожі на нефридії кільчастих черв'яч чи безчерепних, але розташовані не метамерно, а зібрані в єдиний цілісний орган. Протилежним кінцем вони відкриваються у загальний вивідний проток.

Pronefros функціонує як зародковий орган (наприклад, у личинки міноги). У дорослих форм розвивається нова серія нефронів, що утворюють тулубову нирку (mesonefros). Внутрішня будова тулубової нирки подібна до переднирки, але відрізняється головним чином, тим, що у початковій частині нефронів, поблизу лійки, стінки каналця утворюють вигин (боуменова капсула), всередині якого знаходиться клубочок кровоносних капілярів (гломерулус). Це утворення називається мальпігієвим тільцем.

У клубочках силою кров'яного тиску рідка частина плазми крові витісняється з капілярів у порожнину боуменової капсули, звідки потрапляє у звивистий канадець нефрону. До складу первинної сечі входить не тільки вода, але й розчинені у ній речовини, що можуть проникати через стінки капілярів (іони солей, молекули цукрів, сечовина, сечова кислота) і практично тільки білки, молекули яких дуже великі, не потрапляють до складу первинної сечі.

Процес утворення первинної сечі іноді називають ультрафільтрацією.

У звивистому каналці нефрону, який обплетений сіткою кровоносних капілярів, відбувається зворотне всмоктування солей, цукру у кров'яне русло.

У результаті вторинна, кінцева сеча гіпотонічна щодо плазми крові. Завдяки клубочкам прісноводні риби виводять велику кількість слабко концентрованої сечі.

Зрештою, принцип осморегуляції прісноводних риб зводиться до наступного: вода потрапляє в організм осмотичним шляхом через зябра та слизову шлунково-кишкового тракту; надлишок її виводиться через нирки. Активного пиття води не відбувається. Солі потрапляють з їжею та через зябра. Втрата їх відбувається з сечею, екскрементами та частково через шкіру.

Умови водно-сольового обміну в морській і прісній воді кардинально відрізняються: в морі організм тварин є гіпотонічним по відношенню до середовища (солоність морських вод 30-40‰). Це викликає постійний відтік води з організму та створює загрозу зневоднення.

У більшості морських кісткових риб функціональна активність клубочкової системи знижується; значна частина клубочків взагалі не бере участі у фільтрації. У деяких морських кісткових риб зменшуються розміри клубочків, а нерідко навіть їх кількість. А є види, у яких зовсім немає

клубочків: каналці нефронів у таких агломерулярних нирках закінчуються сліпо та мають активну секреторну функцію.

Зниження рівня ниркової фільтрації не в змозі повністю компенсувати осмотичні втрати води. Тому морські види риби регулярно п'ють воду, одержуючи при цьому надлишкову кількість солей.

Експерименти довели, що вугор та морський підкаменяр, знаходячись у морській воді, поглинають до 50-200 см³ води на добу. Якщо блокувати можливість її проникнення через кишечник, риба зневоднюється та після втрати 12-20% вихідної маси тіла гине.

У дослідах з лососем *Salmo gairdneri* особини, які утримувалися в прісній воді, не пили, а в морській воді з концентрацією 32, 50 та 100 ‰ поглинали відповідно 42, 19 та 129 мл води на 1 кг за добу. 80% випитої води адсорбувалося у кишечнику.

Морські риби виділяють порівняно невелику кількість сечі, концентрація якої майже дорівнює плазмі крові. Надлишок солей, крім нирок, виводиться через кишечник (солі концентруються та виводяться із фекаліями), а також і зябрами.

Якщо двовалентні іони у значній кількості виводяться через нирки та шлунково-кишковий тракт, то одновалентні (головним чином Na⁺, Cl⁻) екскретуються майже виключно через зябра, які виконують подвійну функцію: дихання та виділення.

У зябровому епітелії є особливо великі чашоподібні клітини, що містять велику кількість мітохондрій та добре розвинений ендоплазматичний ретикулум. Ці „хлоридні” клітини розташовані у первинних зябрових пелюстках і на відміну від дихальних клітини пов'язані з судинами венозної системи. Перенос іонів через зябровий епітелій носить характер активного транспорту і йде із затратами енергії. Стимулом екскреторної діяльності є підвищення осмомерності крові.

Хлоридні клітини знайдені у міног, акулівих риб, хрящових та кісткових ганоїдів.

В цілому, схему осморегуляції морських кісткових риб можна описати так: гіпертонічність зовнішнього середовища обумовлює постійні осмотичні втрати води (в основному, через зябра), які компенсуються шляхом споживання води. Надлишок отриманих при цьому солей виводиться через нирки та з фекаліями (головним чином двовалентні іони) а також активно екскретуються особливими клітинами зябрового епітелію (головним чином Na⁺, Cl⁻).

Осморегуляція у хрящових риб

Концентрація солей у крові таких риб нижча за концентрацію їх у морській воді. Однак осмотичний тиск рідин тіла у них практично дорівнює осмотичному тискові морської води (іноді навіть трохи більший).

Це досягається тим, що в ниркових каналцях хрящових риб активно реабсорбується сечовина, 70-99 % якої повертається у кров, підвищуючи її сумарний P_{осм.}. Проникливість зябер для сечовини у цих риб на відміну від кісткових знижена й надлишок сечовини виводиться тільки через нирки.

Крім сечовини, в крові хрящових риб накопичується значна кількість триметиламіноксиду (ТМАО), який також має високу осмотичну активність. ТМАО міститься у рідинах тіла багатьох морських організмів, але в акулівих риб його концентрація особливо велика. У морських кісткових риб у крові – 25-460 мг%, у акулівих – 250-1430 мг%. До цього часу невідомо, чи ця речовина продукується в організмі, чи потрапляє у нього з їжею.

На зниження солоності води хрящові риби реагують зменшенням реабсорбції сечовини й підвищенням виведення її та ТМАО з сечею. Завдяки цим регуляторним процесам акуліві риби, принаймні, деякі види, витримують великі коливання солоності води, живучи навіть у прісних водоймах.

Вміст солей у складі внутрішнього рідкого середовища підтримується на досить постійному рівні. Кількість NaCl у крові акул та скатів майже вдвічі нижча, ніж у морській воді, не зважаючи на постійне надходження цих іонів з їжею та дифузиею через зябра. Частина надлишкових солей виводиться з сечею: концентрація іонів K, Ca, Mg та інших у проксимальних сегментах нефронів наростає. NaCl, навпаки, реабсорбується у дистальних ниркових сегментах нефронів та повертається в кров. Деяка кількість цих іонів виводиться хлоридними клітинами зябер, але головну роль, очевидно, відіграє ректальна залоза – пальцеподібний виріст, з'єднаний протокою із клоакою (75% NaCl, що виводиться з організму, виділяється саме через неї).

Оскільки внутрішнє середовище організму хрящових риб дещо гіпертонічне в порівнянні з морською водою, відбувається помірний осмотичний приплив води в організм, який забезпечує потреби сечоутворення та екскреції ректальної залози. Акуліві риби, на відміну від кісткових, воду не п'ють.

У риб осморегуляція пов'язана з нервово-гуморальними механізмами системи гіпоталамус – гіпофіз – інтерреналова тканина (гомолог кори наднирників вищих хребетних, яких у риб немає). Ця тканина складається із залозистих клітин, які розвиваються з целомічного епітелію бічних пластинок зародка.

Гіпоталамус – центральна структура головного мозку, в якій сигнали з осморецепторів трансформуються в адаптивні реакції організму.

Нейросекрети гіпоталамуса, які виділились у відповідь на осмотичну стимуляцію, переносяться по аксонам у задню долю гіпофіза (нейрогіпофіз), звідки у вигляді гормонів потрапляють у кров.

У риб у нейрогіпофізі продукуються гормони: аргінін-вазотонин (АВТ), ізотонин (ІТ), окситонин (ОТ) та вазопресин (ВП). У високих дозах (більш 10 нг/кг) всі ці гормони підвищують діурез.

У прісній воді (АВТ), (ІТ), (ОТ) у низьких дозах (до 1 нг/кг) діють як антидиуретики.

Друга форма впливу гіпоталамуса на водно-сольовий обмін полягає в стимуляції ендокринної діяльності передньої долі гіпофізу (аденогіпофізу). Нейросекрети, які потрапили в нього, стимулюють окремі групи клітин, які продукують гормони. Найбільше значення в осморегуляції мають пролактин і адренкортикотропний гормон (АКТГ).

Пролактин грає провідну роль у прісноводній осморегуляції (при переході морських риб у середовище з пониженою солоністю продукування пролактину суттєво збільшується).

АКТГ підвищує активність інтерреналової тканини. Її клітини виділяють ряд кортикостероїдів, що регулюють водно-сольовий обмін (у кісткових риб їх принаймні 6). Найбільш важливий з них кортизон, потім - альдостерон.

Є відомості, що певну роль у регуляції водно-сольового обміну риб відіграють і гормони, які виділяються клітинами хромаффінової тканини (особливо адреналін (епіфрин)). Ця тканина – гомолог мозкового шару наднирників вищих хребетних, розвивається із зачатків симпатичної нервової системи.

Крім гіпоталамо-гіпофізарної, для риб характерна ще й каудальна нейросекреторна система: вона розташована у задньому відділі спинного мозку, де містяться нейросекреторні клітини, відростки яких закінчуються в його черевній частині.

Ділянка спинного мозку, в якій відбувається накопичення секрету та подальше його вивільнення у кров, носить назву урофіз (нейрофіз). У кісткових риб він виділяється морфологічно у вигляді вентрального виросту спинного мозку. У хрящових риб він не виражений морфологічно (однак система нейросекреторних клітин у них також є).

Чудовим прикладом широкого пристосування до сольового режиму водойм є прохідні форми круглоротих (міноги) та риб (лосось).

Під час міграції з моря в річки (чи навпаки) механізми осморегуляції у цих тварин полярно змінюються (зміна гіпо- та гіпертонічного стану організму), що засноване на прісноводній будові структур нирок у всіх водних тварин.

У молоді лососевих риб процес підготовки до зміни типу осморегуляції починається ще в річках, збільшується концентрація осмотично-активних речовин у плазмі крові, також збільшується кількість хлоридних клітин зябер та їх ферментна активність. Все це підвищує стійкість до збільшення солоності води при виході в море.

У дорослих особин, навпаки, під час міграції до гирл річок, перебудови носять зворотний характер. Саме це дозволяє їм піднятися вгору по течії на місце нересту.

Амфібії

Амфібії ведуть або водний, або коловодний спосіб життя. Хоча б одна стадія їх розвитку обов'язково пов'язана з водою. Безногі земноводні – мешканці вологої лісової підстилки, або верхніх вологих горизонтів ґрунту. Їх личинка – типова водна тварина.

Водно-сольовий обмін амфібій заснований на тих самих морфо-функціональних механізмах, що й у прісноводних риб. Тулубова нирка амфібій виконує головну функцію виведення надлишку води, яка легко проникає осмотичним шляхом через голу шкіру цих тварин. Амфібії воду не п'ють, або п'ють її дуже мало - 0,1-04 мг/кг-год.

Під час знаходження амфібій у воді в їх нирках посилюється клубочкова фільтрація, яка продукує значну кількість (10-25 мл/кг-год) гіпотонічної сечі. Приблизно половина води, що фільтрується в клубочках, може при

необхідності реабсорбуватися. Реабсорбція іонів Na^+ , Cl^- майже повна - 99%. При дегідратації організму реабсорбція досягає 94-95%.

Здатність до осморегуляції у різних видів амфібій відрізняється. Серед європейських безхвостих найбільш стійкі до змін солоності ропуха зелена *Bufo viridis* та ропуха очеретяна *Bufo calamita*.

Найбільш евригалінні форми безхвостих амфібій можуть підвищувати концентрацію сечовини в крові (як хрящові риби). Наприклад, у зеленої ропухи при підвищенні осмотичного тиску середовища від 55 до 806 мосм/л концентрація сечовини крові збільшувалася в 6 разів.

Пристаосування, які обмежують дегідратацію

Наземні амфібії живуть у біотопах з підвищеною вологістю. Амфібії найбільш активні у періоди підвищеної вологості: в помірній зоні – вночі та після дощів (зелена ропуха проникає навіть у пустелі, де активна лише вночі, вдень вона ховається в норах гризунів).

У підтриманні водного балансу організму наземних амфібій велику роль відіграє накопичення води у сечівнику (австралійські аборигени навіть використовують деяких жаб як джерело питної води, тому що жаби, які впадають у сплячку, запасують велику кількість рідкої малоконцентрованої сечі у сечівнику).

Уповільнює процес випаровування H_2O через шкіру слиз. Він бере участь в утворенні кокону при впаданні амфібій у сплячку.

Якщо шкіра дуже слабо обмежує вологовтрати більшості амфібій, то її роль у поповненні водного дефіциту, навпаки, дуже суттєва. Проникливість шкіри для надходження прісної води всередину організму не тільки дуже велика, але нерідко навіть посилюється спеціальними морфологічними пристосуваннями. У багатьох безхвостих амфібій є особлива ділянка шкіри у вентрально-тазовій зоні, яка відрізняється більш тонким одношаровим епітелієм та яскраво вираженою васкуляризацією в порівнянні з іншими ділянками шкіри. У деяких видів це доповнюється більшою кількістю пласких бородавок, які пронизані протоками залоз.

У ропух на поверхні черевної шкіри є особливі трубчасті залози, що діють за принципом капілярів, які забезпечують надходження води з поверхні субстрату в організм.

У ропухи *Bufo punctatus* 70% води, що поступає через шкіру, проходить саме через вентрально-тазову ділянку шкіри, площа якої складає всього 10% від всієї поверхні покривів. При цьому абсорбція вологи інтенсивніше йде з вологої поверхні (роса рослин, вологий субстрат), ніж із водного середовища.

У водних амфібій, які всмоктують воду всією поверхнею тіла, таких спеціалізованих ділянок немає, і процес поглинання води уповільнений.

Серед наземних Amphibia такі пристосування виражені тим яскравіше та обводнення організму йде тим швидше, чим в більш посушливих умовах мешкає даний вид (ропуха-лопатоніс). Цьогорічні особини живляться в найжаркіший сезон, і єдиним джерелом води для них є вологий ґрунт. У молодих ропух добре виділена абсорбційна ділянка тазово-вентральної шкіри, через яку поглинається не менше 50% всієї вологи. У дорослих особин, активність яких проходить у дощовий період, відповідна ділянка шкіри

морфологічно не виражена і не відрізняється від інших ділянок проведення вологи. Цікаво, що у жаб родини *Chiromantis* та квакш родини *Phylomedusa*, які майже не випаровують воду через шкіру, гідратація через покриви тіла йде досить виражено, так як і у мешканців посушливих місць.

Наземний спосіб життя пов'язаний із деякими адаптивними особливостями білкового обміну (та й взагалі азотистого). У багатьох водних тварин головний продукт екскреції азоту – аміак. Високий ступінь розчинності та невеликі розміри молекул, забезпечують швидке виведення цієї токсичної для організму речовини через всі контактуючі з водою тканини.

Більшість прісноводних амфібій амоніотелічні, тобто виділяють аміак у якості кінцевого продукту азотистого обміну.

Для наземних тварин більш вигідним є виведення сечовини (уреотелія).

Менш токсична, ніж аміак, сечовина може в деяких кількостях накопичуватися в організмі, особливо у амфібій посушливих місць проживання, та виводитися в присутності води.

Багатьом видам характерна зміна амоніотелічного типу метаболізму на уреотелічний в залежності від екологічних умов.

Так, шпорцева жаба *Xenopus laevis*, яка веде водний спосіб життя, 80% азоту екскретує у вигляді аміаку. Однак, поза водою у цієї жаби активізується синтез сечовини, та її вміст в екскрементах може досягати 50-90%.

Згадані раніше південно-африканські деревні жаби *Chiromantis* та південно-американські *Phylomedusa*, нагадують рептилій не тільки малими втратами води через шкіру, а й типом азотистого обміну: як і рептилії, вони урикотелічні, тобто кінцевим продуктом азотистого обміну у них є сечова кислота, яка складає 80-97% екскреторного азоту. Оскільки сечова кислота практично нерозчинна у воді, їй не потрібна волога на екскрецію, тобто витрати вологи на її виведення досить незначні.

Фізіологічна регуляція водно-сольового обміну

Осморегуляція знаходиться під контролем гормональної системи, що пов'язана з гіпофізом.

Водний баланс амфібій регулюють нейрогіпофізарні гормони: окситоцин, вазотоцин, аргінін-вазотоцин, мезотоцин. Найбільш активний вазотоцин: у амфібій цей гормон має антидіуретичну дію, знижуючи швидкість клубочкової фільтрації й у безхвостих підвищує проникливість стінок сечового міхура (викликає звуження аферентних судин клубочка).

Мезотоцин підвищує діурез, тобто поводить себе як антагоніст вазотоцину при дії на ниркову фільтрацію. Вважають, що мезотоцин більш важливий в період водного життя амфібій, а вазотоцин – при житті на суші.

Водний обмін у наземних тварин. Пристосування до життя в аридних умовах

Низька вологість викликає інтенсивну віддачу води при випаровуванні й створює постійну загрозу зневоднення організму наземних тварин.

У випадках, коли компенсація вологовитрат шляхом пиття та вживання вологої їжі утруднена (ситуація звичайна при заселенні аридних ландшафтів), виникає біологічна задача максимальної економії витрати вологи, ефективного

використання метаболічної води, а також використання всіх можливих джерел води .

Поза водним середовищем відбувається відмежування водного обміну від сольового: обмін іонів через покриви неможливий, мінеральні речовини потрапляють з їжею та виводяться у складі сечі, фекалій та спеціальних екскретів.

Принципові особливості механізмів водного та сольового обміну у різних груп наземних тварин дуже схожі.

Серед безхребетних тварин наземний спосіб життя опанували комахи та павукоподібні. Їхній комплекс адаптацій до цього середовища наступний: щільні, малопроникні для води покриви, перетворена видільна функція та підвищена здатність до використання метаболічної води (у значної кількості видів комах життя й розмноження відбувається в умовах повної відсутності води; використовується лише метаболічна вода).

Порівняємо витрати води з поверхні тіла за кімнатної температури у різних тварин.

Вид	Випаровування (мкг на 1 см² за 1 год на 1 мм дефіциту насичення)
Дощовий черв'як	400
Жаба	300
Саламандра	600
Садовий равлик (акт.)	870
Садовий равлик (не акт.)	39
Тарган	49
Пустельна сарана	22
Муха це-це	13
Борошняний хрущ	6
Коморний кліщ	2
Іксодовий кліщ	0,8

Проникливість покривів комах не залежить від структури хітину, а визначається тонким восковим шаром, що вкриває його поверхню. Руйнування цього шару різко підвищує випаровування води через покриви.

Деякі комахи та павукоподібні здатні засвоювати вологу з атмосферного повітря. Достеменно механізм цього явища не встановлено: не виключено, що атмосферна волога засвоюється не через покриви, як це звичайно пояснюють, а через кінцевий відділ кишечника, який активно переносить вологу з вмісту кишки безпосередньо в організм.

Видільна система комах представлена мальпігієвими трубочками, в яких сеча формується секреторним шляхом. У задній кишці вода активно абсорбується, тому фекалії й сеча, що потрапляють сюди з мальпігієвих трубочок, виводяться практично у зневодненому стані. Кінцевий продукт азотистого обміну – сечова кислота, яка може також депонуватися в кутикулі і в жирових тілах.

Найбільш досконалі адаптації до життя у повітряному середовищі у Reptilia, Aves і Mammalia, які об'єднані в групу Amniota, тварин із зародковими оболонками. Вони також максимально використовують метаболічну воду, мають певні пристосування морфо-фізіологічного характеру в будові покривів, розвитку видільної системи.

Максимальна кількість метаболічної води виділяється при окисненні жирів (1,05-1,07 г на 1 г окисненого жиру). Багато пустельних видів (гризуни, рептилії) перед настанням посушливого сезону накопичують велику кількість жиру.

При зниженні рівня обміну, наприклад, під час сплячки, цих запасів вистачає на тривалий час. Але більшість видів Aves та Mammalia мають потреби у надходженні води іззовні. Особливо від зовнішніх джерел води залежать види, що живляться сухою рослинною їжею. Тварини-зоофаги, як правило, одержують достатню кількість води з їжею протягом усіх сезонів.

Шкірні вологовтрати

Зовнішні шари клітин епідермісу шкіри наземних хребетних заповнені роговою речовиною. Ці відмерлі клітини перешкоджають вільному випаровуванню води з поверхні тіла.

Крім того у птахів і плазунів відсутні шкірні залози (крім високоспеціалізованих стегнових пор ящірок та куприкової залози птахів, які виділяють згущений пастоподібний секрет, що практично не містить води).

У рептилій, які мешкають у посушливих умовах, рівень шкірного випаровування співставний із шкірним випаровуванням у комах.

Під час линьки змії втрати води через шкіру у цих тварин істотно збільшуються (Cohen, 1975, 15 видів змії).

Але особливості будови шкіри Amniota не призводять до повної водонепроникливості покривів, а лише знижують загальний рівень втрати води цим шляхом.

При цьому відносна роль шкіри у сумі екстраренальних (позаниркових) втрат води достатньо висока. Так, у рептилій випаровування води через шкіру, як правило вище, ніж при диханні і складає від 66% до 88% екстраренальних вологовтрат.

Верблюди за умов дефіциту води, різко знижують випаровування як з дихальних шляхів (до 69% проти 89-95% в нормі), так і через потові залози.

У Reptilia, Aves, Mammalia тазові нирки (metanephros), структура яких забезпечує фільтрацію рідини тільки з кров'яного русла (лійки нефронів, що відкриваються в порожнину тіла) відсутні.

У рептилій та птахів кінцевим продуктом азотистого обміну є сечова кислота (урикотелічний обмін), для виведення якої на відміну від сечовини не потрібно багато води. Більша частина уратів або секретуються всередину ниркових каналців в колоїдному стані, або осаджуються у вигляді найменших кулек (2-10 мкм) з гладкою поверхнею. Сеча має вигляд густої суспензії.

У ссавців уреотелічний тип азотистого обміну. Деяким видам рептилій, що ведуть водний спосіб життя, також властива уреотелія (водні черепахи). Крокодили виводять азот у вигляді $\text{NH}_3\uparrow$ та сечової кислоти (65-80%) або сечовини.

У наземних хребетних первинна сеча (каналцева) утворюється тільки шляхом ультрафільтрації під дією кров'яного тиску в капілярах мальпігієвого тільця.

Концентрація первинної сечі приблизно однакова з плазмою крові.

В початковому відділі нефрону (проксимальний каналець) починається зворотне всмоктування води (пасивно, осмотичним шляхом). Це пов'язано з тим, що в проксимальному каналці йде активне поглинання глюкози та NaCl у кров'яне русло.

У рептилій проксимальні каналці безпосередньо переходять в дистальні, в яких також йде активна реабсорбція (головним чином солей).

У результаті сеча в цьому відділі або ізотонічна, або гіпотонічна плазмі (в разі нестачі солей в організмі).

Формування сечі більш концентрованої, ніж плазма крові при такій будові нирок неможливе. Можливість формування більш концентрованої сечі спостерігається у ссавців, у яких між проксимальним і дистальним каналцем розташований особливий відділ нефрону – петля Генле (разом із збиральними трубками вона утворює апарат, в якому концентрація сечі збільшується).

У нирках птахів менша кількість нефронів з петлею Генле (переважають нефрони рептильного типу). Відповідно концентраційна здатність нирок птахів значно нижча, ніж у ссавців.

У деяких коловодних ссавців виникає проблема видалення надлишку H_2O з організму. Їхні нирки, в яких переважають короткопетельні нефрони, характеризуються низькою концентраційною здатністю. Наприклад, річковий бобер виділяє велику кількість сечі з концентрацією, вдвічі більшою від концентрації плазми. У бегемота максимальна концентрація сечі приблизно дорівнює 1000 мосм/л, що в декілька разів менша, ніж у інших копитних такого ж розміру.

Вампіри *Desmodus rotundus*, які вживають багато рідкої їжі (37% від маси тіла), відрізняються сильним діурезом, який розпочинається майже зразу після початку споживання їжі. За інтенсивністю діурезу (4 мл на 1 кг маси в 1 хв.) вампіри випереджають всіх інших ссавців. Однак сеча у них дуже концентрована (як у пустельних гризунів). Це пояснюється високим вмістом сечовини, яка утворюється під час перетравлення їжі, багатой на білки.

Загалом механізм консервації вологи пояснюється екологічними пристосуваннями виду.

Регуляція діурезу в наземних хребетних відбувається гормонами гіпоталамо-гіпофізарного комплексу, виділення яких пов'язане з осмотичністю плазми крові. Кінцевий ефект дії гормонів полягає у зменшенні об'єму сечі, що виділяється, тому вони мають загальну назву – АДГ – антидіуретичний гормон.

Хімічний склад АДГ та механізм дії дещо відрізняється у межах 3-х класів наземних хребетних: у *Reptilia* в якості АДГ функціонує аргінін – вазотоцин, у *Mammalia* – вазопресин, у *Aves* – аргінін – вазотоцин.

У регуляції функції нирок беруть участь і наднирники. Гормони кори наднирників продукуються саме під дією АКТГ.

Гормональний фон в організмі ссавців чітко корелює з екологічними умовами водного обміну. У видів посушливих районів підвищений рівень АДГ.

Кишкова абсорбція

У наземних хребетних реабсорбція води та консервація її в організмі здійснюється не тільки в нирках. У птахів енергійне зворотне всмоктування H_2O відбувається в клоаці. Крім того, частина сечі потрапляє з клоаки в товсту кишку, де вода активно реабсорбується з сечі та фекалій. Таким чином, справжня концентрація екскретів, що виводяться з організму, може бути дуже високою.

Механізм реабсорбції вологи в клоаці та товстій кишці пов'язаний із осмотичним током води через слизову оболонку. Цей процес прискорюється при дегідратації організму в силу збільшення осмотичного градієнту.

Клоакальна реабсорбція відіграє суттєву роль у пристосуванні птахів до проживання в аридних умовах. Відомо, що у ряду пустельних видів (ему, африканський страус, деякі голуби тощо) невисока концентраційна здатність нирок компенсується інтенсивною реабсорбцією вологи у задньому відділі кишечника.

Дуже велике значення має кишкова реабсорбція вологи із складу хімусу. У птахів існує спеціальна адаптація, направлена на інтенсифікацію цього процесу: ускладнення рельєфу задніх відділів кишечника, збільшення кількості та висоти ворсинок, відносно видовження заднього відділу кишечника.

Клоакальна реабсорбція води спостерігається й у рептилій. У ящірок та крокодилів 80-99% води, що виділяється через сечоводи, абсорбується в клоаці та задньому відділі кишечника, де також реабсорбуються іони Na.

У ссавців клоаки немає. Кишечна реабсорбція H_2O не пов'язана з концентрацією сечі, що виводиться. Але вода вбирається з фекальних мас у товстому кишечнику. Надмірне всмоктування H_2O з хімусу, очевидно, утруднює виведення з калом деяких токсичних продуктів травлення.

Особливості водного обміну пустельних тварин

Існує комплекс морфологічних адаптацій хребетних, які мешкають в аридних умовах, що забезпечує високу стійкість до водного голодування. Багато видів пустельних рептилій взагалі не п'ють або вживають невелику кількість води, злизуючи краплі роси. Із ссавців лише деякі види здатні існувати без пиття. Кенгуру в природних умовах виживають без води більше двох місяців, втрачаючи 20-30% маси тіла.

Однак більшість ссавців мають потребу у споживанні води. Навіть верблуди: під час посухи вони можуть обходитися без води 14 днів; при живленні соковитою рослинністю вони не потребують води. Характерна особливість цих тварин - здатність переносити великі втрати маси тіла, приблизно 30% від вихідної. У період дегідратації верблюд різко знижує діурез – до 0,3-1,2 мл/хв. проти 6,6 мл/хв. у нормі. За таких умов значно зменшуються й втрати вологи на потовиділення (потові залози верблюда „вмикаються” лише при температурі тіла біля 41⁰С) та респіраторні втрати вологи.

Пустельна газель *Gazella dorcas* може вижити без води та соковитої їжі взимку (температура 10-30⁰С, вологість повітря – 10-30%) 9-12 днів; а влітку –

(температура 35-45⁰С, вологість повітря – 10-30%) лише 3-4 дні. При цьому вона невпинно втрачає вагу. Загибель особин настає при втраті 20%, максимально 24% вихідної маси тіла. При дегідратації тварин вступають у дію пристосувальні реакції: зменшується діурез, підвищується концентрація сечі, знижується вологість екскрементів.

Приклади високої стійкості до водного голодування відомі й серед птахів. Так, амадини *Amadina fasciata*, що мешкають у Сахарі в умовах експерименту при живленні сухим зерном без доступу до води протягом 15 діб не виявляли погіршення самопочуття.

Такі ксерофільні види як пустельні жайворонки, хвилясті папуги, ткачики, червоноволі вівсанки в умовах досліді також виявляють здатність існувати без води досить тривалий час. При цьому птахи або зовсім не худнуть, або втрачають масу тіла повільно в порівнянні з іншими видами.

Адаптивна поведінка

Спеціальні форми поведінки допомагають тваринам вижити в умовах надмірної посухи.

У ссавців та птахів вони, насамперед, пов'язані з найбільш раціональним використанням водою.

Ця сторона біології особливо яскраво виражена у трав'яних та зерноїдних форм (органодні види завжди одержують певну кількість води, яка завжди міститься у поживі).

Для багатьох видів існування водопоїв у межах фізичного досягання – обов'язкова умова заселення жарких, посушливих районів. Такі види тварин здатні до досить швидких та тривалих переміщень на великі відстані. Яскравим прикладом є деякі види антилоп та рябки.

Такі антилопи як, дик-дик, канна, орикс, газель Гранта тривалий час можуть обходитись без пиття, використовуючи росу та вологу гігроскопічних рослин, але за її наявності охоче відвідують водоїми. Інші види (бупал, імпала, гну) живуть лише в таких місцях, де можуть регулярно знаходити водопої.

Ще більш вологолюбні види копитних (капський буйвол, водяний козел та інші) користуються водопоями щоденно. Тому їх поширення у пустелі повністю залежить від наявності питної води.

Для багатьох копитних необхідність регулярного відвідування водопоїв є екологічною причиною формування сезонних чи неперіодичних міграцій.

Африканські слони потребують значну кількість води не тільки для пиття, але й для догляду за своєю шкірою. Доцільно згадати, що ці наземні гіганти добре плавають, вправно пірнають, вільно долають глибокі морські протоки. За умов посухи слони за допомогою бивнів риють глибокі колодязі, які заповнюються водою.

У птахів частота відвідування водоїм також тісно пов'язана з водним балансом організму (частота прильотів до джерел питної води зростає при підвищенні температури повітря, а також в періоди, коли птахи не мають можливості добувати тваринні корми чи соковиту рослинність). Деякі види на водоїмах здатні зразу випивати велику кількість води.

Рябки, які дуже добре літають, можуть гніздуватися на великих відстанях від водойм. На водопої вони навмисне намочують оперення на черевці, а повернувшись до гнізда, дають пташеняттям воду, що накопичилася у пір'ї. Черевне оперення рябків має особливу гігроскопічну структуру, яка дозволяє накопичити 20 мг H₂O на 1 мг сухої маси пера.

Економно використовувати вологу, що є в організмі, допомагає певна адаптивна поведінка тварин, яка полягає у максимальному використанні всіх наявних на певній території затінених місць, сховищ, особливостей рельєфу місцевості та рослинності.

Багато видів рептилій та дрібних ссавців мешкають у норах, де низька температура та підвищена вологість сприяють оптимальному рівню водного обміну.

Птахи з такою метою нерідко використовують дупла, сховища між камінням та серед скель, густі та тіністі крони дерев.

Ділянки із сприятливими умовами можуть стати „екологічними руслами”, по яким види, які не мають спеціальних пристосувань, мають змогу проникати в глибину аридних районів.

Такими є оазисні екотипи тварин: гребінчаста піщанка, пластинчастозубий пацюк та ін..

При тривалих нестачах води та вологих кормів деякі ссавці та рептилії впадають у літню сплячку, або у стан зниженої життєдіяльності, близький до сплячки.

Фізіологічно літня сплячка не відрізняється від зимової, але проходить за умови більш високої температури тіла тварини.

Екологічно сплячка найбільш притаманна малорухливим рослиноїдним видам. Попереднє накопичення жиру забезпечує достатньо тривале підтримання життя при зниженні рівня метаболізму.

Сольовий обмін у наземних хребетних

Не зважаючи на те, що через низьку проникливість покривів обмін солей у наземних хребетних у певній мірі відмежований від балансу води, фізіологічно, ці два процеси взаємопов'язані.

Це визначається, насамперед, тим що і дегідратація організму, і введення до організму з їжею надлишку мінеральних солей в однаковій мірі порушують осмотичну концентрацію плазми та тканинних рідин, тобто викликають аналогічний фізіологічний ефект. Тому для мешканців аридних областей важлива не тільки економія води, але й виведення надлишку солей, який виникає за умов водного дефіциту. Положення утруднюється тим, що багато пустельних видів користуються водою з солоних джерел. В аналогічному становищі знаходяться і мешканці солоних боліт, морських узбереж, які регулярно витримують сольове навантаження.

Ниркова та кишкова екскреція солей

У всіх наземних хребетних надлишок солей виводиться через нирки, які не тільки контролюють видалення вологи, але й регулюють кількість екскретованих солей.

У ссавців суттєву роль у видаленні надлишку солей відіграє кишечник, особливо його товстий відділ. Цим шляхом, наприклад, у травоядних виводиться майже весь фосфор і кальцій.

У пустельних гризунів (велика піщанка), зневоднення організму майже в два рази посилює екскрецію зольних речовин з послідом (наприклад, таким шляхом інтенсивно виводяться іони K, Na).

Сольові залози

У представників класів Reptilia та Aves крім нирок надлишок солей виводиться „сольовими залозами”.

Специфічна функція їх полягає у продукуванні концентрованого сольового розчину в умовах надлишкового потрапляння електролітів в організм.

Особливо розвинені ці залози у видів, які регулярно підлягають сольовому навантаженню (морські форми, мешканці солоних боліт, види, які живляться солоноводними безхребетними; серед рептилій види, що населяють безводні пустелі).

Для всіх вищезгаданих виведення солей через нирки часто недостатньо, а частіше й біологічно не вигідно, тому що ренальна екскреція пов'язана із значними втратами води.

Особливо добре вивчені сольові залози у птахів. Ці залози, в основному, виводять одновалентні іони Na^+ , Cl^- , у меншому ступеневі (1:30) K^+ ; двовалентні іони (Mg^{2+} , SO_4^{2-}). Значні кількості одновалентних іонів калію видаляються через нирки.

Доведено, що для секреції солей залозами потрібно менше води, ніж при виведенні через нирки. При цьому, у таких типово морських птахів, як баклани та альбатроси, концентрація іонів Na та K в секреті в 2 рази вища, ніж у сечі.

Найчастіше сольові залози – це парні утвори, розташовані в глибинах кісток черепа над орбітами (надорбітальні залози).

Вони мають ниткоподібну форму, зовні укриті волокнистою сполучно-тканинною оболонкою. Внутрішня структура залоз представлена трубочками, в стінках яких розташовані секреторні клітини. Окремі клітини зливаються у загальну протоку, що відкривається у носову порожнину.

За активної функції залоз у птахів із дзьоба регулярно витікають краплі секрету. Сольові залози продукують свій секрет тільки в умовах підвищеного сольового навантаження.

Секреція сольових залоз стимулюється підвищенням вмісту солей у крові й збільшенням її осмотичного тиску. Рецептори, які реагують на зміни тонічності плазми, розташовані в серці або біля нього. Таким чином, вони реагують на зміни середньої тонічності крові, яка потрапляє від усіх ділянок тіла.

Пдрознення, яке передається із осморорецепторів, викликає розширення пов'язаних із залозою кровоносних судин і відповідне збільшення кровотоку. Діяльність залоз регулюється також мінералокортикоїдами надирників, виділення яких, в свою чергу, стимулюється АКТГ.

На збільшення сольового навантаження організму залози реагують дуже швидко: в природних умовах поява перших крапель секрету спостерігається уже під час годівлі; в експерименті уже через 1-3 хвилини після приймання їжі.

Мінімальний рівень сольового навантаження, що стимулює початок секреції, у різних видів неоднаковий. Наприклад, у мартинів сольове навантаження відповідає підвищенню осмотичного тиску плазми на 10% в порівнянні з нормою. У більшій мірі рівень секреції сольових залоз залежить від особливостей екології видів.

У рептилій також відомі залози, які пов'язані з екскрецією солей. Вони можуть розташовуватися в області орбіт (сльозові залози водних черепах), при основі язика (задні під'язикові залози морських змій та деяких крокодилів), біля носових проходів (назальні залози). Останні особливо добре розвинені у ящірок, і дуже подібні до сольових залоз птахів. Їх будова аналогічна (трубчаста, секрет виділяється через ніздрі). На відміну від птахів у деяких сухопутних ящірок у секреті назальних залоз превалюють іони К (їх концентрація 200-1400 ммоль); іони Na виводяться у значно менших кількостях.

Участь слізних залоз у активній екскреції солей доведена у морських черепах, особливо, у евригаліної бугорчастої черепахи *Malaclemys terrapin*.

У морських змій (родів *Pelamis*, *laticanda*) знайдені особливі залози, розташовані в міжпіднебінному жолобі попереду хоан, секрет яких виводиться в ротову порожнину (він містить значні кількості іонів Na, Cl; K у меншій мірі).

У крокодилів австралійськими вченими знайдені трубчасті сольові залози, розташовані у слизовій мембрані в задній частині язика. Ці залози виділяються гіперосмотичний секрет з високою концентрацією Na та хлоридів.

Етологічні пристосування до сольової нестачі

У природних умовах підтриманню сольового балансу в значній мірі сприяють особливості живлення. Відомо, що вміст солей у тканинах рослин залежить від їх кількості у ґрунті, яка в свою чергу широко варіює в залежності від географічного розташування даного регіону, пори року, кількості опадів та інших факторів.

Органодні тварини в цьому відношенні більш незалежні, так як завжди одержують з їжею певну кількість солей. Зміни вмісту солей у їжі викликають у рослиноідних ссавців ряд адаптивних реакцій.

Лемінги, які живляться мохами та вереском, що містять небагато мінеральних речовин, відрізняються здатністю до більш інтенсивної реабсорбції іонів Na і K у товстому кишечнику, ніж види-родичі, що живляться більш різноманітною їжею.

Навесні, добре дреновані ґрунти тундр після сходження снігу особливо збіднені на солі. Це, в свою чергу, впливає і на вміст солей у рослинах. Тому в цей період рослиноідні північні олені активно включають до свого раціону тваринні корми (лемінгів, яйця та пташенят видів, що гніздують на землі) та інтенсивно вигризують плями ґрунту і снігу, на які потрапила сеча.

Для багатьох видів гризунів в умовах мінерального голодування характерне поїдання кісток загиблих (мертвих) тварин, скинутих оленями рогів, шкаралупи пташиних яєць та інших джерел мінеральних речовин.

У вологих, сильно дренованих лісах Далекого Сходу, А.М. Формозов спостерігав навіть запасання білкою дрібних кісток, які вона розвішувала на сучках, як гриби.

Споживання кісток та рогів в якості мінерального підживлення властиве й деяким копитним. Наприклад, в національному паркові Біг-Бенд (США) неодноразово спостерігали споживання пустельними чорнохвостими оленями кісток мертвих тварин. У Кенії аналогічне явище зареєстроване у кінської антилопи. Те ж стосується і жирафів, які в посушливі сезони поїдають кістки та ґрунт.

У копитних найбільш помітна реакція на сольове голодування виражена у вигляді поїдання мінеральних солей із ґрунту (солонцювання), злизування їх з оголених кристалічних солонців чи використання води мінеральних джерел. Африканські слони у пошуках солі заходять у підземні печери, багаті на сталактити, які складаються із мінеральних солей.

У зерноїдних птахів у сезони найбільш одноманітного живлення (найчастіше взимку) спостерігається тимчасова нестача мінеральних речовин у їжі. Спостереження показують, що шишкарі, чижі, чечітки активно розшукують та дзьобають сніг, змочений сечею ссавців.

Північноамериканські в'юрки нерідко поїдають солоний пісок та гравій. Голуби іноді їдять порожні черепашки моллюсків.

Кальцієве голодування птахів найчастіше спостерігається в період яйцекладки. На початку репродуктивного періоду у птахів багатьох видів відбувається своєрідне „депонування” кльцію у вигляді інтрамедулярних заокостенінь всередині різних кісток скелету. Ці утвори використовуються під час формування яйцевих оболонок. У цей же час частково демінералізуються й інші кісткові елементи. Підраховано, що 25-40% Са шкаралупи курячих яєць має скелетне походження. Відмічено, що наприкінці яйцекладки у самок куликів-пісочників, що мешкають в арктичних тундрах Аляски, нерідко знаходяться декальціновані ділянки в кістках черепу (у самців це явище не спостерігається).

Тема 4. Газообмін та дихання у тварин

План

1. Принцип водного дихання тварин.
2. Газообмін у повітряному середовищі.
3. Приспособування до гіпоксії у тварин.
4. Особливості газообміну у пірнаючих тварин.

Первинноводні тварини використовують для дихання O_2 , розчинений у воді. Розчинність O_2 у воді невелика: при $15^{\circ}C$ та тискові сухого газу над водною поверхнею в 1 атм. (101,3 кПа) в 1 літрі води розчиняється близько 34 мл кисню.

На вміст кисню у воді впливає ряд екологічних факторів. Наприклад, перемішування води (швидка течія, пороги, водоспади, шторм) підвищує

насиченість води киснем; тоді як під час штлюю чи у замкнених стоячих водоймах ситуація протилежна.

Принцип водного дихання

У всіх риб зябровий апарат побудований так, що вода активно прокачується через систему зябрових пелюсток, через поверхню яких відбувається газообмін.

У кісткових риб рухи ротового та зябрового апаратів поєднують нагнітальний (ротова порожнина) та всмоктувальний (зяброва порожнина) принципи. Це й забезпечує інтенсивне проходження води через зябра та достатній рівень газообміну.

У акулкових риб у зв'язку з відсутністю зябрових кришок для прокачування води через зябра використовується безпосередньо рух риби – риба завжди пливе з відкритим ротом. Вилучення кисню з води в зябрах кісткових риб підсилюється й тим, що напрям руху потоку води крізь зяброві пелюстки та течії крові в капілярах, що проходять по вторинним зябровим пластинкам, протилежні.

Ця протитічна система сприяє тому, що на протязі всієї довжини зябрової пластинки зберігається градієнт концентрації кисню (і вуглекислого газу) в крові й воді, завдяки чому процес дифузії відбувається безперервно, і вода, що відходить від зябер має майже такий самий рівень насичення кисню, що й вода, яка потрапляє у зябра.

Математичний аналіз принципів газообміну показав, що саме протитічна система забезпечує найбільшу ефективність утилізації кисню.

Завдяки цим особливостям протитічної системи при диханні кісткові риби можуть поглинати максимально до 85% кисню, розчиненого у воді, що омиває зябра.

Високим у кісткових риб є й ступінь утилізації кисню, який потрапив у кров: у 2,5-3 рази вище, ніж у ссавців.

У хрящових риб ефективність вилучення кисню із води складає 70-77% (у міног – 10-25%).

Особливості будови зябер (кількість та величина зябрових пелюсток, кількість вторинних зябрових пластинок), а відповідно і загальна площа дихальної поверхні досить широко варіюють у різних видів риб. Ці показники добре корелюють з екологічними особливостями видів, в тому числі з їх здатністю до швидкого руху.

Наприклад, у макрелі, що плаває швидко, загальна зяброва поверхня в 5,5 разів більша, ніж у придонної риби-вудильника, який майже не здійснює активних рухів.

Дихальна поверхня зябер тріски та щуки приблизно у 1,5 разів більша, ніж у камбали. Цей показник пов'язаний з концентрацією кисню у воді.

Фізіологічні адаптації до коливань кисню у воді полягають у тому, що при зниженні кількості кисню риби збільшують частоту дихальних рухів, чим збільшується об'єм води, яка пропускається через зябровий апарат.

За умов гіпероксії дихання, навпаки, уповільнюється. Звичайно реакція гіпервентиляції супроводжується уповільненням серцевого ритму (брадикардією).

Ряд видів кісткових риб використовують атмосферне повітря як додаткове джерело кисню. Для повітряного дихання можуть використовуватись зябра, слизова оболонка ротової та навколозябрової порожнини, кишечник, плавальних міхур, шкіра, а іноді – ще й легені.

Використання зябер для повітряного дихання можливе, якщо їхня поверхня волога.

Риба *Symbranchus marmoratus*, що мешкає в болотах Південної Америки, періодично наповнює навколозябровий простір повітрям, затримуючи його там на 12-15 хвилин. За цей час поглинається приблизно 50 % кисню, що міститься у повітрі. Якщо при водному диханні насичення артеріальної крові киснем складає у цього виду 50-60%, то при повітряному доходить майже до 100%.

У риби-повзуна роду *Anabas* газообмін відбувається не в зябрах, а в складчастих виростах епітелію навколозябрової порожнини, які пронизані сіткою кровоносних капілярів.

У деяких видів газообмін з повітрям відбувається в різних відділах травного тракту. У в'юна *Misgurnus fossils* та південноамериканської риби *Noplosternum thrcatum* ця функція здійснюється в задньому відділі кишечника, де слизова оболонка має гладку поверхню, тонкий епітелій, пронизаний густою сіткою капілярів.

Багато видів використовують для повітряного дихання плавальний міхур, стінки якого пронизані сіткою капілярів.

Добре відомий своїм „наземним” способом життя мулистий стрибун, який мешкає в болотистих естуаріях тропічної зони. Ця риба тривалий час знаходиться поза водою, пересуваючись на твердому субстраті за допомогою грудних плавців.

Органом повітряного дихання у неї є шкіра. Ефективність такого дихання настільки велика, що при примусовому зануренні в воду у риби виявляються ознаки асфіксії.

Так само дихає під час наземних мандрівок і вугор *Anguilla anguilla*. Але у цього виду в повітряному диханні беруть участь також і зябра, а на початковому етапі адаптації й плавальний міхур.

Справжні легені характерні для дводішних Дірної. Австралійський *Neoceratodus forsteri* мешкає у річках та повільно текучих водоймах, майже не відчуваючи дефіциту кисню.

Африканський *Protopterus* та американський *Lepidosiren paradoxa* заселяють стоячі водойми, які регулярно пересихають. Під час посухи ці види впадають у „сплячку”. В експериментах при утриманні у воді з доступом до повітря неоцератодус дихав, практично, тільки зябрами, а протоптерус та лепідосирен вживали кисень виключно через легені, а вуглекислий газ виводили як через легені, так і через зябра. Ефективність справжнього повітряного дихання у цих риб також різна: у протоптеруса та лепідосирена зберігається високе насичення артеріальної крові киснем (90%), тоді як у австралійського виду цей показник падає до 15-20%. Наведені факти

показують неоднакову екологічну значимість легеневого дихання у різних дводішних риб. У неоцератодуса, практично не буває гіпоксії: він використовує повітряне дихання як додаткове джерело кисню; у африканських та американських видів повітряне дихання обов'язковий процес, що стимулюється зниженням вмісту кисню у воді і особливо чітко виражений під час „сплячки“, коли водне дихання повністю виключене.

Газообмін у повітряному середовищі

Кисень складає 20,95% атмосферного повітря; парціальний тиск становить 159,2 мм рт. ст. (21,2 кПа). Фактично парціальний тиск кисню нижчий, тому що у повітрі завжди є водяна пара. Фактором, який лімітує газообмін у повітряному середовищі, є сухість повітря.

Принципи повітряного дихання

Поверхня газообміну розташована всередині тіла і не межує безпосередньо з оточуючим середовищем. Велика кількість слизових клітин підтримує у дихальній порожнині високу вологість; дихальні шляхи, що зв'язують органи дихання з оточуючим середовищем, також мають слизовий епітелій, що сприяє зволоженню повітря, яке потрапляє в легені.

У хребетних зволоження вдихуваного повітря починається вже у носовій порожнині (слизовий епітелій) та підтримується великою кількістю слизових залоз, розташованих у трахеї та бронхах.

У наземних безхребетних органи дихання (їх найчастіше називають легенями) побудовані за таким самим принципом: дихальна поверхня розташована всередині тіла. У передньозябрових молюсків функції дихальної поверхні виконує верхня стінка мантийної порожнини, що пронизана кровоносними судинами. Аналогічно, але більш складно побудована мантийна порожнина легених молюсків. У вищих раків зябра розташовані у замкнутому просторі, що уповільнює висихання дихального епітелію і надає можливості деяким видам використовувати атмосферне повітря. У спеціалізованого в цьому відношенні виду – краба пальмового злодія *Vigus latro* – власне зябра редуковані і функціонально замінені шкірястими складками. Цей вид у дорослому стані живе на суші і здатний витримувати високу інсоляцію. Перетворені в органи повітряного дихання зябра мокриць та хеліцерових також розташовані у мішковидних порожнинах, ізольованих від зовнішнього середовища.

У амфібій легені невеликі, мішкоподібні, внутрішня поверхня гладенька або злегка комірчаста. Загальна дихальна поверхня легень невелика: у жаби вона складає біля 0,25 м²/кг (для порівняння у миші - 5 м²/кг). Недостатній розвиток специфічних органів повітряного дихання у амфібій компенсується суттєвою участю шкіри у цьому процесі.

Співвідношення шкірного та легеневого дихання у різних видів амфібій неоднакове і пов'язане з їх екологією: чим у більш посушливих місцях живуть види, тим більшу відносну роль в газообміні відіграють легені. Так, у ставкової жаби потрапляння кисню через шкіру та легені майже однакове (51,2 та 48,8%), а вуглекислий газ виділяється переважно через шкіру (86,2% від загальної кількості). У більш наземної *Rana fusca* роль легень у поглинанні кисню значно вища (66,9%), тоді як вуглекислий газ у цьому випадку в більшій

кількості (74,1%) виділяється шкірою. У хвостатих амфібій шкіра – основний орган дихання.

Легеневе дихання у амфібій лабільне: спостерігаються сезонні зміни загального рівня газообміну. Шкірне дихання превалює в холодну пору року, легеневе – в теплу.

Дихальні рухи амфібій добре вивчені у безхвостих. Це проста та потужна система всмоктування повітря в ротову порожнину та наступне проштовхування його в легені. У цих рухах бере участь мускулатура дна ротової порожнини, зв'язаної з під'язиковим апаратом, м'язи глотки, які перекривають її в певні моменти дихального циклу, та ніздрі, які можуть відкриватись та закриватись. Витіснення повітря із легень відбувається внаслідок їх еластичності.

У рептилій будова легень характеризується ускладненням внутрішньої структури і, відповідно, збільшенням сумарної дихальної поверхні. Тип дихальних рухів у цих тварин, в яких активно бере участь грудна клітка, визначає більш інтенсивну ніж у амфібій, легеневу вентиляцію.

У черепах легені вентилюються шляхом скорочення м'язів, які оточують отвори панцира, та „діафрагми”.

У ссавців легені мають альвеолярну будову. Розміри їх альвеол невеликі: у пацюка їх радіус 20 мкм (у протоптеруса найменші мають радіус 50 мкм). Тому загальна дихальна поверхня дуже велика, у багато разів більша поверхні тіла.

Легенева маса складається не тільки з альвеол, але й з привідних структур (бронхи, бронхіоли). Об'єм цих структур, в яких залишається частина відпрацьованого повітря, утворює так званий „мертвий простір”. Вдихуване повітря зміщується з повітрям мертвого простору, тому газовий склад повітря в альвеолах відрізняється від газового складу атмосферного повітря.

Потужні дихальні рухи здійснюються не тільки добре розвиненою грудною кліткою але і діафрагмою. Все це відкриває можливість інтенсивного газообміну і підвищення рівня метаболізму.

Дихання у птахів відбувається специфічно. Будова дихальної системи у представників цього класу сильно відрізняється від дихальної системи інших наземних хребетних. Легені не мають альвеолярної будови і відрізняються малою еластичністю. Їх тканина представлена системою повітроносних трубочок, відкритих з обох боків і тому здатних забезпечити можливість однонаправленого потоку повітря і відповідно безперервного процесу газообміну.

Як і в інших амніот, дихальна система починається трахеєю та бронхами. Первинні бронхи входять у легені, де галузяться (вторинні, третинні), і, нарешті, відкриваються у повітряні мішки, тонкостінні порожнисті утвори, що формуються як вирости бронхів і розташовуються між внутрішніми органами. Є 5 пар повітряних мішків, які функціонально об'єднуються у 2 групи: передні (шийні, міжключичні, передньогрудні) та задні (задньогрудні, черевні). Вони виконують роль „повітряного насосу”, що качає повітря через легені. Газообмін на внутрішній поверхні повітряних мішків відсутній.

Дихальний акт відбувається за участі рухомих ребер та грудини (як і в рептилій та ссавців). Колишні уявлення про участь у дихальних рухах помхів

крил не відповідає дійсності (досліди показують, що синхронізація помахів крил та дихальних рухів дійсно спостерігається у голуба, який є звичайним об'єктом фізіологічних досліджень).

При вдихові зовнішнє повітря потрапляє у задні повітряні мішки і частково у легені, передні повітряні мішки на цій фазі дихального циклу заповнюються повітрям із системи третинних бронхів (тобто із власне легень).

Видихуване повітря в цю групу мішків не потрапляє. При видихові мішки стискаються й повітря із задніх мішків виштовхується в легені, тобто, в систему парабронхів, а з передніх мішків – у трахею й через неї назовні. На цій фазі дихального циклу повітря з задніх мішків не потрапляє в первинні бронхи, а з передніх – в легені. Таким чином, через структури легеневої тканини повітря при вдихові й видихові йде в одному напрямку (від задніх мішків до передніх), що забезпечує безперервність процесу газообміну.

Хімічний склад атмосфери характеризується постійністю. Суттєво він відхиляється від норми лише в печерах, тріщинах, норах та деяких інших місцях, де накопичуються гази, що виділяються з надр Землі, поблизу діючих вулканів, у великих промислових містах, на значних висотах (більше 1000 м), у глибоких шарах ґрунту. Нестача кисню чи концентрація вуглекислого газу вище від норми (0,03%) порушують газообмін сухопутних тварин, прискорюють дихання, гальмують розвиток та ріст, знижують плодючість, а у видів, що залягають у сплячку, прискорюють її настання.

Пристосування до гіпоксії

Оскільки склад атмосферного повітря постійний, то на відміну від водного середовища, дихання наземних хребетних практично не лімітоване нестачею кисню. Лише деякі специфічні екологічні умови, що впливають на величину парціального тиску кисню, викликали появу спеціальних адаптацій.

Такими є нори, дула, інші закриті сховища, в яких накопичується вуглекислий газ (умови гіперкапнії) і відповідно знижується парціальний тиск кисню.

Так, вміст вуглекислого газу у відносно неглибоких підземних ходах кротів *Talpa europaea* та гоферів *Thomomys bottae* коливається у середньому від 0,3 до 3,8% (максимум 5,5%), а кількість кисню – у межах 15-20%.

У норах каліфорнійського ховраха вміст вуглекислого газу і кисню складає в середньому відповідно 2,4-2,9% та 17,6-18,3%, в норах кролика – 6-8% та 13-14%.

У дуплах дерев повітря також збіднене на кисень, тоді як вміст вуглекислого газу підвищений. Є відомості, що в період насиджування повітря в дуплах повзика, зеленої жовни, гаїчки містить менше 20% кисню і до 0,7% вуглекислого газу. Після виведення пташенят склад повітря змінювався ще помітніше: у повзика наприкінці гніздового періоду вміст кисню знижувався до 17-19%, а концентрація вуглекислого газу виростала до 2-4%.

Несприятливі умови газового режиму складаються взимку під товщею снігу. При висоті снігу 45-80 см вміст вуглекислого газу у приземному шарі повітря складає 2,8-4,0%. Високостеблові трави та чагарники покращують

газовий режим, діючи як „повітропроводи”, тому зимові поселення нориць зосереджуються головним чином в місцях з такою рослинністю.

Доведено, що ссавці, які живуть у підземних сховищах, легше переносять гіперкапнію та гіпоксію, ніж види, які не стискаються з такими умовами в природі.

Для більшості тварин, що живуть у норах та землерийок характерний дещо занижений рівень метаболізму, який зменшує потребу в кисні, а також більша толерантність дихального центру до накопичення вуглекислого газу в крові.

„Термінові” реакції притосування до гіпоксії (при потрапленні у високогір'я) полягають у збільшенні кількості еритроцитів у кров'яному руслі шляхом мобілізації їх із кров'яного депо; в найбільш „екстремних” випадках захоплюються навіть не зовсім дозрілі (ті, що містять ядра) клітини.

За стабільної дії висотної гіпоксії термінові реакції змінюються більш стійкими – збільшення і кількості еритроцитів, і загальної кількості гемоглобіну в крові (посилюється еритропоез). У результаті гірські види (і гірські популяції розповсюджених видів) нерідко характеризуються більш високим вмістом еритроцитів і гемоглобіну в порівнянні з близькими формами, що мешкають на меншій висоті. Так, у підвиду мишака лісового, що живе в горах *Apodemus sylvaticus ciscaucasicus*, вміст гемоглобіну на 6,3% а кількість еритроцитів на 12% перевищує ті ж показники у рівнинних форм (Калабухов, 1935).

У випадках більш стійких пристосувань до високогір'я підвищення кисневої ємності крові може й не супроводжуватися збільшенням стандартних показників червоної крові. Так у гірського підвиду ховраха малого *Citellus pygmaeus musicus* кількість еритроцитів та кількість гемоглобіну в 1 мл крові не відрізняються від цих показників у рівнинного підвиду *C. p. planicola*.

Однак, загальний об'єм крові на одиницю маси гірського підвиду вищий (відповідно загальна і гемоглобіну, і еритроцитів більша). Для гірського виду характерна також гіпертрофія міокарду, що пов'язана із збільшенням навантаження на серце у зв'язку із збільшеним об'ємом крові (Барабашова та інші, 1976).

Найбільш стабільні пристосування, що підвищують дихальні властивості крові, пов'язані із структурними змінами гемоглобіну, які призводять до збільшення його спорідненості до кисню (тобто, підвищується здатність гемоглобіну насичуватись киснем при меншому парціальному тискові). У лам, що мешкають у високогір'ях Південної Америки насиченість артеріальної крові киснем навіть на висотах більше 3000 м залишається вище 92%.

Ефективна стійка висотна адаптація обов'язково спряжена з пристосуваннями на тканинному рівні – зміни активності ферментних систем, а також збільшення кількості тканинного дихального пігменту міоглобіну, що характерно для багатьох гірських тварин. Міоглобін володіє значно більшою спорідненістю до кисню, ніж гемоглобін і служить для запасу кисню у м'язах. Завдяки високій спорідненості до кисню міоглобін легко відбирає його із крові та передає в систему окислювальних ферментів тканини.

Газообмін у пірнаючих тварин

Наземні тварини, які перейшли до водного способу життя або екологічно пов'язані з регулярним пірнанням чи зануренням голови у воду (птахи), мають своєрідні умови газообміну. Усім притаманний легеневий тип дихання, у всіх процес зовнішнього газообміну відбувається в нормальних атмосферних умовах.

Під час пірнання потрапляння кисню в організм припиняється й виникає стан функціональної асфіксичної гіпоксії. У найбільш спеціалізованих пірнальників зупинка дихання може бути досить тривалою (хоча у більшості перебування під водою не перевищує декількох хвилин).

Серед рептилій найтриваліше (більше години) знаходження під водою реєструється у водних черепах та морських змії. Так, зелена черепаха (Тихий океан) витримує занурення до п'яти годин, а у бородавчастих змії час занурення доходить майже до двох годин. У інших водних рептилій значна частина газообміну при пірнанні здійснюється водяним шляхом через шкіру та слизові оболонки ротової та анальної порожнини (Хозацький, 1967, Eraham, 1974).

Серед ссавців найбільш тривале перебування у зануреному стані відмічене у китоподібних та ластоногих. Тривалість пірнання у різних китів коливається від тридцяти хвилин (фінвал *Balaenoptera phisalus*; горбатий кит *Megaptera poveangliae*) до двох годин (пляшконос *Hyperoodon ampulatus*).

Дельфіни здійснюють тривалі серії відносно коротких пірнань; у косаток, наприклад, тривалість окремого занурення звичайно не перевищує 4-5 хвилин, ластоногі найчастіше всього знаходяться під водою 15-30 хвилин (тюлень Уеддела – до 45 хвилин).

Такі напівводні ссавці, як ондатра, бобер, витримують під водою не більше 15 хвилин, а бегемоти, ламантини, дюгоні, хоча й проводять у водоймі досить тривалий час, у зануреному стані можуть залишатися лише декілька (звичайно не більше 10) хвилин.

Птахи за тривалістю занурення значно поступаються ссавцям. Тривалість пірнання буревісників, деяких качок, пронурка триває до 15 секунд, у пірникозових – до 30 сек. Пінгвін під час природного пірнання знаходиться під водою 5-7 хв.

Пірнання викликає досить швидке зменшення вмісту кисню та наростання концентрації вуглекислого газу в крові.

Запаси кисню при пірнанні звичайно пов'язують із накопиченням його в крові та м'язах, оскільки запаси кисню у легенях, очевидно невеликі. Більшість пірнаючих тварин заходять під воду на видихові, що знижує плавучість та витрати енергії на занурення. При пірнанні кисень запасється у крові чи в м'язах.

Об'єм легень у багатьох пірнаючих тварин невеликий: у фінвала лише 3% від об'єму тіла, у пляшконоса – навіть 1% (у людини 7%).

У результаті відносна роль кисню повітря легень під час занурення стає другорядною.

Істотно більше значення для пірнаючих тварин має запасання кисню у крові. Ефективність цього шляху визначається загальною кількістю крові,

вмістом гемоглобіну, кількістю та сумарною поверхнею еритроцитів (тобто кисневою ємністю крові).

Відмічено, що ці параметри у добре пірнаючих тварин (китоподібні, ластоногі) дещо вищі, ніж у непірнаючих. Це підтверджено на трьох видах дельфінів (вміст кисню у крові пелагічної пірнаючої морської свині майже у три рази вище, ніж у прибережної афаліни, і на 70% більше, ніж у пелагічного смугастого дельфіна, який не відрізняється дуже високою активністю).

Схожа картина спостерігається у птахів. Параметри червоної крові у пірнаючих форм звичайно дещо вищі, ніж у непірнаючих. Так, загальний об'єм крові у чубатих пінгвінів у середньому, складає 14,3% від маси тіла, а у чорні чубатої – 14,6 %, у червоноголового норця – 15,6 %, у гаги – 16-17%, тоді як у інших водоплавних біля 13%, а у наземних птахів – в середньому приблизно 6 % від маси тіла.

Концентрація гемоглобіну у пінгвінів коливається в межах 17-20%, у тупика та кайри цей показник складає відповідно 18 і 19,4 г/%. У наземних видів він суттєво менше: у сірої сови 7,7%, у хатнього горобця – 10,8, у степового орла – 12,6г/о (Коржуев, 1964; Коржуев та інші, 1962, 1974).

Спеціальну функціональну направленість має запасання кисню у м'язах шляхом зв'язування його з міоглобіном. Кількість міоглобіну в мускулатурі пірнаючих тварин може бути дуже великою. У дельфінів така мускулатура складає більш ніж третину маси тіла.

І в цьому випадку важливу роль відіграють екологічні особливості різноманітних тварин. Встановлено, що вміст міоглобіну в м'язах дельфіна (морська свиня) значно вищий ніж у малорухливих ламантинів (виключення становлять жувальні м'язи, які активно працюють при зануренні у воду (Blessing, 1972)).

Під час фізіологічних досліджень качки, лиски та пірникози, виявлено, що вміст міоглобіну у серцевому м'язі вищий у добре пірнаючої пірникози; а у всіх видів концентрація міоглобіну була більшою у лівому шлуночкові. Як уже згадувалося, міоглобін має спорідненість до кисню приблизно в 10 разів більшу, ніж гемоглобін. Тому за звичайних умов він легко насичується киснем, який транспортується кров'ю, а в період занурення, коли доступ кисню в кров скорочується чи припиняється зовсім, віддає зв'язаний раніше кисень тканині, окислювальна ферментна система якої здатна насичуватися киснем за малих величин його парціального тиску. У всіх тварин-амфібіонтів висока буферність крові до вуглекислого газу та терпимість дихального центру до вмісту вуглекислого газу в крові.

Приспособлення до економного використання запасів кисню

Як показують підрахунки, загальний запас кисню в легенях, крові та м'язах не в змозі забезпечити тривалу зупинку дихання, яка характерна для пірнаючих тварин, якщо він використовується з такою ж швидкістю, як і при повітряному диханні.

Наприклад, у пінгвінів запас кисню перед зануренням забезпечує існування на рівні метаболізму спокою протягом 3 хвилин, тоді як тривалість природної затримки дихання при пірнанні доходить до 5-7 хвилин.

Тюлень знаходиться під водою втричі довше, ніж „дозволяють” розрахункові дані; приблизно таке ж співвідношення розрахункових даних та реальних величин у хижих ссавців.

Все це свідчить про те, що використання кисню в організмі під час пірнання суттєво нижче, ніж при нормальному диханні.

Система пристосувань, які визначають цей ефект, має дуже важливе значення для всіх пірнаючих тварин. В основі цих пристосувань лежать серцево-судинні реакції організму.

Одне з найбільш суттєвих пристосувань до пірнання – брадикардія (зменшення серцевого ритму), яке виникає при зануренні у воду.

Така реакція зареєстрована практично у всіх досліджуваних видів пірнаючих тварин, включаючи і рептилій.

Ступінь уповільнення серцевого ритму в різних видів неоднаковий. У дельфінів при короточасних пірнаннях частота скорочень серця знижувалася удвічі; у тюленя Уеддела (примусове занурення) – в три рази, у морського слона (досліди із зануренням голови) – у 4-6 разів.

Звичайно, внаслідок уповільнення серцевої діяльності обмін дещо знижується. Так звичайний тюлень (у спокійному стані витрачає приблизно 200 мл кисню у хвилину) при пірнанні витрачає всього 50 мл/хв.. Характерно, що брадикардія виникає дуже швидко, задовго до появи кисневої нестачі. Ця реакція здійснюється рефлекторно, під впливом сигналів із специфічних рецепторів. Зокрема, доведена роль механорецепторів, розташованих у дихальній мускулатурі: у дослідах з ондатрою стиснення легень викликало брадикардію. З іншої сторони, настання брадикардії стимулюється також рефлекторним шляхом (відчуттям вологи у зоні ніздрів та деяких інших ділянок голови). В експерименті з різними тваринами змочування лицьової частини голови або тільки ніздрів стимулювало брадикардію навіть без наступного занурення.

Регуляція в цьому випадку здійснюється за допомогою сигналів від рецепторів, що розташовані у шкірі голови.

Пірнаючим тваринам характерна чутливість центру головного мозку до деякого підвищення рівня вуглекислого газу в крові. До того ж багато з них тимчасово депонує венозну кров у розширеннях венозних судин.

Надзвичайно істотне пристосування до економічного витрачання кисню у вигляді зміни характеру циркуляції крові в організмі.

Ще у 1940 році П. Шоландер виявив, що під час тривалого пірнання вміст молочної кислоти у крові тюленів, качок, пінгвінів підвищується всього у 2-3 рази, але в момент спливання концентрація її у 10 разів перевищує вихідний рівень (до пірнання). Виходячи з цього, він висловив гіпотезу, що молочна кислота, що утворюється в м'язах під час гліколізу, не потрапляє у кров через обмеження кровонасичення м'язів під час пірнання.

При виринанні циркуляція крові у м'язах відновлюється, і молочна кислота у великій кількості переходить у кров'яне русло. Наступні дослідження підтвердили цю гіпотезу.

Так, за допомогою ангиографії було доведено, що під час пірнання у тюленів периферичні кровоносні судини стискаються і рух крові у них

припиняється (або сильно уповільнюється). При цьому основна маса мускулатури практично відключена від забезпечення крові киснем.

Особливо показові дослідження К.Йогансена (1964), який качкам, що були занурені у воду, вводив внутрішньовенно радіоактивні ізотоп ^{86}Rb у момент прояву брадикардії. Через 2 хвилини качок забивали та досліджували розподіл ізотопу у тканинах (це слугувало надійним показником рівня руху крові у різних частинах організму). У результаті встановлено, що під час пірнання різко зменшується (аж до повного припинення) забезпечення кров'ю більшої частини мускулатури (крім м'язів голови та стравоходу, які у качок діяльно функціонують при збиранні їжі під водою), кишечнику, шкіри (крім шкіри в області голови), нирок, підшлункової залози. Мозок та серцевий м'яз, виходячи із результатів цих дослідів, забезпечуються кров'ю нормально, а у щитоподібній залозі та нирках зафіксовано підвищене кровозабезпечення.

Складна система адаптивних реакцій пірнаючих тварин контролюється ЦНС на рівні довгастого мозку. В експериментах на птахів двостороннє перерізання трийничного нерва знімала рефлекс брадикардії та зупинки дихання за звичайних для такої реакції „пускових механізмів”. Аналогічний ефект викликало перерізання або холодний блок блукаючого нерву (Andersen, 1963; Butler, Jones, 1968).

Тема 5 Теплообмін та терморегуляція у тварин

План

1. Біологічне значення температури тіла тварин.
2. Особливості терморегуляції пойкилотермних тварин.
3. Механізми температурної адаптації.
4. Адаптивна терморегуляторна поведінка тварин.
5. Особливості терморегуляції гомойотермних тварин.
6. Механізми хімічної терморегуляції.

Теплота – основа кінетики хімічних реакцій, з яких складається складний процес життєдіяльності організму. Тому температурні умови є одним з найважливіших екологічних факторів, які впливають на інтенсивність обмінних процесів.

Генеральна закономірність впливу температури на метаболізм виражається загальним для всіх хімічних реакцій правилом Вант-Гоффа: підвищення температури призводить до пропорційного зростання швидкості реакції. Різниця полягає у тому, що в живому організмі хімічні процеси завжди перебігають із участю складних ферментних систем, в результаті чого збільшується їхня швидкість і кількісно змінюється реакція на підвищення температури. Величину температурного прискорення хімічних реакцій зручно виражати коефіцієнтом Q_{10} , який показує, у скільки разів збільшується швидкість реакції при зростанні температури на 10°C .

$$Q_{10} = \frac{K_{t+10}}{K_t}$$

де, K – швидкість реакції при температурі t° .

Верхній температурний поріг життя теоретично визначається температурою денатурації білків. Необоротні зміни структури білків виникають за температури $+60^{\circ}\text{C}$, зневоднення організму може підвищити цю межу. Саме такою є температура „теплової смерті” у більшості найпростіших і деяких багатоклітинних організмів. Термальні бактерії переносять підвищення температури до $+70^{\circ}\text{C}$.

У більш складно організованих тварин загибель настає раніше через неугозженість обмінних процесів, що викликані різним значенням Q_{10} для різних реакцій.

Велике значення мають порушення діяльності НС та її регуляторних функцій. Тому у більшості тварин тепла загибель настає раніше, ніж починають коагулювати білки – при температурі тіла $+42^{\circ}$ - $+43^{\circ}\text{C}$.

Температура тіла у більшості випадків не ідентична температурі середовища. Вона встановлюється в результаті балансу притоку тепла і віддачі його у зовнішнє середовище.

Позитивна складова цього балансу включає потрапляння тепла ззовні та власну (ендогенну) теплопродукцію, яка завжди супроводжує хімічні реакції в організмі.

Тепловіддача складається із витрати тепла проведенням, конвекцією та радіацією, а також (у наземних тварин) пов’язана із випаровуванням вологи поверхнею тіла.

За принциповими особливостями теплообміну розрізняють дві великі екологічні групи тварин: пойкилотермні та гомойотермні.

Пойкілотермні тварини

До пойкилотермних (від грецьк. „poikilos”) – „мінливий”) тварин належать усі тварини, крім птахів і ссавців. Характерною особливістю теплообміну цих тварин є те, що завдяки відносно низькому рівню метаболізму головним джерелом потрапляння теплової енергії у них є зовнішнє тепло. Тому температура тіла повністю залежить від температури зовнішнього середовища (точніше, від притоку тепла ззовні). Але вона не тотожна температурі середовища через ендогенне теплотворення.

Внутрішнє теплотворення визначає собою й те, що температура тіла при нагріванні змінюється швидше, ніж при охолодженні. Швидкість змін температури тіла пов’язана зворотною залежністю з розмірами тварин, що визначається співвідношення маси й поверхні: у більших за розмірами тварин відносна поверхня тіла зменшується, що призводить до зменшення швидкості втрати тепла. Це має велике екологічне значення, визначаючи для різних видів можливість заселення географічних районів чи біотопів, що відрізняються температурним режимом. Відомо, що у великих шкірястих черепахах, спійманих у холодних водах, температура всередині тіла на 18°C вища за температуру води. Саме великі розміри дозволяють цим черепахам проникати у більш холодні райони океану, ніж це властиве іншим, меншим за розмірами групам рептилій.

За високих температур середовища температура тіла у наземних пойкилотермних тварин може бути нижчою, ніж зовнішня. Головна причина

цього – втрати тепла з випаровуванням, яке при високій температурі та низькій вологості повітря суттєво збільшуються.

Загальна активність пойкилотермних тварин суттєвим чином залежить від зовнішньої температури.

Добре відомо, що комахи, ящірки та інші найбільш активні та рухливі у теплі дні та години доби, тоді як за холодної погоди вони стають малорухливими, кволими.

Початок їх активності визначається швидкістю розігрівання організму, яка залежить від температури середовища і прямого сонячного опромінення.

У найбільш генералізованому вигляді вплив температури на обмінні процеси прослідковується при вивченні розвитку пойкилотермних тварин.

Так, тривалість розвитку ікри оселедця при $+0,5^{\circ}\text{C}$ складає 40-45 днів, а при температурі $+16^{\circ}\text{C}$ – біля 6 днів.

Тривалість розвитку ікри трав'яної жаби коливається від 30 днів при $+9^{\circ}\text{C}$ до 8 днів при $+21^{\circ}\text{C}$. Однак, в останньому випадку вже спостерігається підвищення смертності ембріонів.

Загальна закономірність виражається у вигляді правила термальної константи розвитку:

$T * (t - t^0) = K$, де T – тривалість розвитку; $t - t^0$ – ефективна температура, а K – термальна константа розвитку, яка являє собою суму ефективних температур, необхідну для перебігу всіх процесів розвитку даного виду.

Ефективними температурами називають температури вище того мінімального значення, при якому процес розвитку взагалі можливий.

Цю порогову температуру називають ще „біологічним нулем” розвитку.

Як значення „біологічного нуля” так і сума ефективних температур $t - t^0$ розвитку – величини, що різняться для різних видів і в значній мірі залежать від типового режиму температури в природних місцях проживання.

Так в дослідях ікра щуки виживає при постійних температурах в діапазоні $+2^{\circ}$ - $+25^{\circ}\text{C}$, при цьому найбільший відсоток ембріонів, що вижили відмічений при 10°C . У природних нерестових водоймах температура води коливається від $+2$ до $+23^{\circ}\text{C}$, причому найчастіше утримується температура $+9^{\circ}$ - $+12^{\circ}\text{C}$. Тобто температурні параметри розвитку цього виду дуже точно скорельовані з природним температурним режимом нерестових водойм.

Графічний зв'язок тривалості та швидкості розвитку з температурою може бути описаний гіперболічною кривою – гіперболою Блунка (вона показує тривалість розвитку за різних температур).

Закономірності розвитку, пов'язані з температурою, особливо добре встановлені для комах, що має велике практичне значення. Це дає можливість прогнозувати терміни вильоту шкідників, кількість генерацій протягом літнього сезону, тощо. Але, в принципі, ці закономірності можна екстраполювати й на інші групи пойкилотермних тварин.

При зниженні температури нижче рівня, що забезпечує активну життєдіяльність тварин, організм переходить у стан заціпеніння, що характеризується різким зниженням рівня обмінних процесів.

У такому пасивному стані пойкилотермні тварини можуть переносити достатньо сильне підвищення і ще більш виражене зниження температури середовища без патологічних наслідків.

Основа подібної температурної толерантності полягає у високому ступені тканинної стійкості, що властива всім пойкилотермним тваринам.

Механізм температурної адаптації

Відомо, що пойкилотермні тварини розповсюджені в різних кліматичних зонах, відрізняються більшою стійкістю до низьких температур і меншою до високих, і, навпаки: мешканці жарких районів виявляють зворотні реакції.

Загальна адаптація до різних температурних умов засновується на зміні тканинної стійкості, яка в більшості пов'язана з термостабільністю білків та різним термічним налаштуванням ферментних систем.

Переохолоджений стан холодноводних риб підтримується накопиченням у рідинах тіла так званих „біологічних антифризів” – білкових речовин, що знижують точку замерзання та перешкоджають утворенню кристалів льоду.

Антифризи, виявлені у антарктичної риби роду *Trematomus*, виявились глюкопротеїдами з М.М. 10500, 17000 та 21500. В їхніх молекулах білки, що містять аланін, треонін та пролін, ковалентно пов'язані з вуглеводами (галактоза та її деривати).

Механізм їхньої дії заснований на тому, що вони, абсорбуючись на поверхні кристалів, що утворилися, перешкоджають їх подальшому росту, порушуючи кінетичний обмін на поверхні стикання води та льоду.

У комах велике значення для перенесення низьких температур відіграє гліцерин, який також відіграє роль антифризу. У мурашок взимку його вміст досягає 10%, а у оси навіть 30%.

Здатність тварин витримувати як низькі, так і високі температури підвищується при зменшенні вмісту води у тілі. Курячий білок при втраті води до 25% підвищує температуру зсідання до $+74$ – $+80^{\circ}\text{C}$, а за повної дегідратації до $+160$ – $+170^{\circ}\text{C}$. Зневоднені коловертки в умовах експерименту переносили заморожування при температурі -190°C . У тварин, які взимку зазнають прямої дії низьких температур, вміст води у холодні сезони в тканинах тіла зменшується.

Адаптації пойкилотермних тварин до стійких температур супроводжуються компенсаторними змінами рівня метаболізму, які нормалізують життєві функції у різних режимах температур.

Такі адаптації виявляються при порівнянні різних видів, географічних популяцій одного виду і сезонних станів особин однієї популяції.

Загальна закономірність адаптивних змін обміну речовин полягає в тому, що у тварин пристосованих до більш низьких температур, рівень метаболізму вищий, ніж у адаптованих до високих температурних показників.

Біологічний зміст такої перебудови обміну полягає в тому, що в ідеальному випадкові у тварин, пристосованих до різних температурних режимів, рівень обміну при температурі адаптації зберігається однаковим. Це явище носить назву температурної компенсації.

Адаптивна поведінка

Найбільш загальна форма пристосування до динаміки зовнішніх температур, яка властива практично всім пойкилотермним тваринам, виражається у терморегуляторній поведінці.

Існують два головних типи поведінковою терморегуляції:

- Активний вибір місць з найбільш сприятливим мікрокліматом;
- Зміна поз.

Вибір місць з оптимальними (в межах доступного) умовами температури, вологості та інсоляції реєструється практично у всіх досліджуваних у цьому напрямкові видів.

У найпростіших ця реакція виражається простими термотаксисами, у вищих тварин – складними формами поведінки.

Більшість комах, рептилій та амфібій активно відшукують освітлені сонцем місця для нагрівання тіла.

Наприклад, прудка ящірка на сонці за 20-25 хвилин підвищує температуру до 33°-37°С.

Одержавши необхідну кількість теплоти, тварини переміщуються у затінок. Протягом активного часу доби такі переміщення можуть спостерігатися багаторазово. Їхній ритм пов'язаний з умовами погоди та інтенсивністю м'язового навантаження, яке визначає рівень ендогенного теплоутворення. Деякі тварини для підігрівання свого тіла використовують тепло, яке накопичене піском, лавою, скелями тощо. Відповідно до способу обігрівання рептилій поділяють на геліотермних (що одержують тепло від сонця) та геотермних (що використовують тепло субстрату).

У деяких водних тварин аналогічна задача вирішується шляхом переміщення між мілководними зонами, що добре прогріваються та більш глибокими і відповідно прохолоднішими ділянками (так поводить себе ваблячий краб роду *Uca*).

Відомі й більш витончені форми терморегуляторної поведінки. Наприклад, квакші *Acris crepitans* вдень обігрівуються на сонці, а вночі – на теплому ґрунті по берегах водойми. Якщо вода тепла, вони регулярно пірнають, після чого знову вилазять на берег або ж сидять напівзанурившись у теплу воду.

Деякі павуки за різної температури розташовують ловильні сітки на різній висоті: у холодні дні – біля самої поверхні землі, в умовах спеки – на деякій відстані від неї.

У теплообміні організму суттєву роль відіграє зміна поз. Помічено, що комахи та рептилії, що гринуться на сонці приймають пози, які збільшують поверхню нагрівання тіла (наприклад, „розпластана” та „припіднята” пози ігуан). У досліджах американського вченого Дж.А. Бартолом'ю, перша поза забезпечує максимальне нагрівання, а друга – максимальне охолодження тіла тварини.

Терморегуляторна поведінка пойкилотермних тварин регулюється на рівні ЦНС. Ця проблема, на жаль, на сьогодні вивчена ще досить слабо.

Гоміотермі тварини

Принципова відмінність теплообміну гоміотермних тварин від теплообміну пойкилотермних тварин полягає у тому, що пристосування до

температурних умов середовища в них розвивалися не по лінії пасивної стійкості до температурних впливів, а у напрямковій підтриманні теплового гомеостазу внутрішнього середовища за активної участі регулюючих систем на рівні всього організму.

Тобто, гомойотермія являє собою форму теплообміну, за якої біохімічні та фізіологічні процеси завжди перебігають в оптимальних температурних умовах завдяки підтриманню відносної стійкості „внутрішнього середовища”.

Гомойотермний тип теплообміну визначається, насамперед, високим рівнем обміну речовин.

Інтенсивність метаболізму птахів і ссавців на один-два порядки вища, ніж у пойкилотермних тварин при оптимальних температурах середовища.

Так, споживання кисню у дрібних ссавців при температурі 15°-20°С складає приблизно 4000-5000 см³/(кг*год); у безхребетних за цих же умов 10-20 см³/(кг*год).

При однакових розмірах тіла (близько 2,5 кг) добовий метаболізм гримучої змії складає 32,3 Дж/кг, бабака – 120,5 Дж/кг, кролика – 188,2 Дж/кг.

Високий рівень метаболізму призводить того, що у гомойотермних тварин в основі теплового балансу лежить використання власної теплопродукції. Саме тому птахів і ссавців відносять до ендотермних тварин на відміну від екзотермних (усі інші).

Ендотермія – важлива властивість, яка призводить до суттєвого зниження залежності енергообміну птахів та ссавців від температури зовнішнього середовища.

Ще одна важлива особливість гомойотермних організмів – досконалий розвиток регуляторних систем, в першу чергу – НС. Це дає можливість досконали регулювати процеси теплопродукції та тепловіддачу в залежності від умов середовища та функціонального стану організму.

Температура тіла тварин

Температура тіла досить висока й постійна у гомойотермних видів. У птахів глибока температура тіла в нормі складає 41°С (від 38° до 43,5 °С у окремих видів – дані по 400 видів).

У них також висока константність температури тіла: діапазон добових змін не перевищує звичайно 2°-4°С (цей показник відображає ритм обміну речовин). Навіть у арктичних видів при температурі середовища -20° - -50°С температура тіла коливається в тих самих межах.

Іноді у тварин жарких регіонів підвищення температури тіла носить адаптивний характер: при цьому зменшується температурний градієнт організму по відношенню до зовнішнього середовища та знижуються затрати води на випарувальну терморегуляцію. У верблюдів при відсутності води температура тіла підвищувалась від 34° до 40°С.

У ссавців температура тіла утримується на більш низькому рівні ніж у птахів, і досить суттєво відрізняється у представників різних груп цих класів.

Так, у однопрохідних ректальна температура тіла коливається в межах 30°-33°С (при температурі середовища 20°С), у сумчастих біля 34°С за тих же умов. Але для цих груп характерні помітні коливання температури тіла, пов’язані з умовами зовнішнього середовища.

У гризунів середня температура тіла коливається в межах $-34,7^{\circ}\text{C}$ - $39,5^{\circ}\text{C}$ (в середньому 36°C - 37°C). Але й у них коливання температури тіла в межах $3-5^{\circ}\text{C}$ досить звичайні за умов зміни зовнішнього коливання температур від 0°C до $30-35^{\circ}\text{C}$.

У копитних зареєстровані наступні показники - носоріг білий $35,2^{\circ}\text{C}$, свиня свійська - $39,7^{\circ}\text{C}$.

У хижих міжвидові та індивідуальні коливання температури в межах 37°C - 39°C . У зубатих китів температура $36,6^{\circ}\text{C}$ - $37,5^{\circ}\text{C}$, досить стійка.

Для багатьох ссавців характерне зниження температури під час сну (від $0,1^{\circ}\text{C}$ до $4-5^{\circ}\text{C}$).

Хімічна терморегуляція

Підтримання високої й відносно сталої температури забезпечується перш за все високим рівнем окислювально-відновних реакцій (екзотермічних).

Процес рефлекторного посилення теплопродукції у відповідь на зниження температури зовнішнього середовища називається хімічною терморегуляцією.

Але зміни теплопродукції в гоміотермних тварин не впливають на рівень функціонування основних фізіологічних систем.

Більшість дослідників вважає, що терморегуляторне теплоутворення зосереджено в основному у скелетній мускулатурі, де чітко розрізняються теплоутворення, яке пасивно супроводжує пряму скоротливу функцію м'язів, і специфічні терморегуляторні зміни м'язової теплопродукції (показано, що підвищення теплоутворення спостерігається при охолодженні і у м'язах у стані їх спокою).

Найбільш відомий такий специфічний механізм – „терморегуляторний тонус” та „тремтіння”.

Перший спосіб – це мікроскорочення, які реєструються у вигляді підвищення електричної активності ззовні нерухомого м'яза при його охолодженні. Ця форма активності м'яза супроводжується підвищенням використання кисню іноді більше ніж на 150%.

При холодovому тремтінні газообмін зростає до 300-400%. По ступеню участі у терморегуляції м'язи нерівноцінні. У ссавців велику роль відіграють – жувальні м'язи та мускулатура, що підтримує певну позу тварини (м'язи шиї, спини). Подібне спостерігається і у птахів.

У ссавців є така форма „нетримтячого” термогенезу – окислення особливої бурої жирової тканини, яка відкладається під шкірою в області міжлопаткового простору, шиї, грудної частини хребта.

Бурий жир містить більшу кількість мітохондрій та пронизаний чисельними кровонесними судинами. Під впливом холоду збільшується кровонасичення цієї тканини, дихання її інтенсифікується, виділення тепла зростає. При цьому безпосередньо нагріваються розташовані поблизу органи: серце, великі судини, лімфатичні вузли, ЦНС.

Бурий жир, очевидно, є джерелом „екстреного” теплоутворення, зокрема, при розігріванні організму тварин, які виходять із стану сплячки. У птахів бурий жир не знайдений.

Тема 6. Рух середовища. Тиск. Субстрат

План

1. Роль течій в житті водних організмів.
2. Поняття про реотаксис. Морфологічні пристосування морфологічних видів.
3. Пристосування планктонних форм та мешканців припливно-відпливної зони.
4. Роль вітру в житті наземних тварин.
5. Значення субстрату для тварин: ґрунт, сніговий покрив, вічна мерзлота та льодовий покрив.

Роль течій в житті водних організмів

Безпосереднім середовищем, що оточує тварину, можуть бути вода, повітря, ґрунт або живий організм (для паразитів). Частинки водного і повітряного середовища звичайно знаходяться в постійному русі. Він може бути просторовим переміщенням молекул - течії, припливи і відпливи, вітер, випадання опадів, або мати характер механічних коливань - звук, ультразвук. Рух середовища, незалежно від його природи відіграє важливу роль у житті тварин.

Течії у водному середовищі приносять тваринам і рослинам необхідний кисень, корм і видаляють продукти метаболізму. Вони сприяють об'єднанню чоловічих і жіночих статевих кліток, слугують для переміщення малорухливих тварин, розселення молодняку, але при великій силі можуть завдавати й шкоди. У швидкоплинних, зазвичай холодноводних струмках і річках реофільні види, що населяють їх, відрізняються рядом пристосувань. До них слід віднести сигароподібну, дещо сплюснуту з боків, форму тіла нектонних видів. Донні тварини, навпаки, сплюснуті дорзо-вентрально, а їх тіло та кінцівки озброєні гачками і зачіпками, які дозволяють утримуватися на ґрунті або на окремих занурених предметах. Із швидкістю течій пов'язана форма будиночків личинок ставковиків. Подібні ж захисні пристосування обов'язкові у всіх мешканців припливної і навіть літоральної зон.

Поняття про реотаксис. Морфологічні пристосування видів

Захисне значення має реотаксис, або рухи тварини, звичайно направлені проти течії, які дозволяють їй утримуватися на місці в струмені води. У багатьох риб ця реакція керується зором (миготіння дна) або підпорядкована тиску води. У зв'язку з тим, що швидко текучі холодноводні струмки й річки в надлишку забезпечені киснем, у їх мешканців (реофілів) дещо редуковані зябра, що усуває небезпеку кисневого наркозу.

Лімнофільні види, що населяють озера, ставки, повільно текучі річки та їх затоки, відрізняються іншою формою тіла - у риб часто сплюснutoї латерально, але не витягнутої (карась, лящ), або сплюснutoї дорзо-вентрально (сом). З гіршою забезпеченістю таких водоймищ киснем пов'язане збільшення поверхні зябер їх мешканців, набуття кров'ю буферності по відношенню до

вуглекислого газу і висока витривалість нервових центрів до його надлишку. Навіть у стоячих або повільно текучих водоймах багато тварин ведуть сидячий або малорухливий спосіб життя. Вони часто відрізняються радіальною симетрією, вигідною для отримання їжі з будь-якого боку, також для них характерна колоніальність. Сидячі тварини, як правило, ростуть швидше в місцях навіть з повільною течією, але деякі з них існують тільки на швидкій течії; в таких місцях личинки ставковиків (*Hydropsyche*) будують гнізда з орієнтованим проти течії лійкоподібним входом, куди й надходять харчові частинки.

Личинки *Chironetes*, прикріплюючись до дна головою проти течії, виставляють ніжки передньогрудей, оснащені волосками, які слугують начебто сіткою, що затримує їжу.

Приспособлення планктонних форм та мешканців припливно-відпливної зони

Особливу форму існування у водному середовищі являють собою планктонні тварини, які все життя проводять у товщі води, але (на відміну від вільноплаваючих нектонних організмів, таких як риби, більшості головоногих) не здатні долати течії, якими вони пасивно переносяться з місця на місце, здійснюючи лише обмежені власні рухи.

З таким способом пересування (флотацією) пов'язана форма багатьох планктонних тварин, додатки і озброєння яких грають роль своєрідних водяних вітрил.

Звичайно певна нерівномірність вертикального розподілу планктону нерідко може залежати від різної швидкості осідання планктонних тварин, яка пов'язана з густиною води. У результаті планктонні організми скупчуються над непроникними або малопроникними шарами: так утворюються своєрідні «кормові шари, або зони».

Як морські, так і річкові течії слугують важливою умовою існування і засобом розселення тварин. Тільки цим шляхом розселяється морський планктон. Для деяких течій окремі планктонні організми настільки постійно властиві, що присутність цих біологічних індикаторів використовують для визначення напрямку течій. Саме так в Англійському каналі (Ламанш) живе популяція щетинкощелепних *Chaetognatha*, представлена *Sagitta sagitta*. Інший вигляд, *S. elegans* характерна для змішаних океанічних вод і вод Ламанша, а *S. serratodentata* зустрічається тільки в справжніх океанічних водах. Нектонні форми також переносяться течією на величезні відстані. Саме такий характер має розселення річкових вугрів, у яких дорослі особини переселяються на місця нересту в Саргасове море за допомогою глибоководних течій, а молодь переноситься назад до берегів Європи і Америки відносно поверхневими течіями, зокрема Гольфстрімом. Транспортування водою - найважливіший засіб розселення молодняку водяних тварин. У текучих водах він відбувається завжди в одному напрямку, що може загрожувати вимиранням популяцій, які живуть вище за течією. Устриці та інші мешканці естуарію, планктонні личинки яких зносяться течією до моря, використовують для повернення припливи. Їх личинки перед переходом до сидячої стадії осідають на дно під час відпливу і знову підіймаються при черговому припливі, послідовно крок за

кроком заселяючи верхні частини естуарію.

Припливи і відпливи, які захоплюють по берегах океанів і деяких морів значну частину літоральної (прибережної) зони, обумовлюють специфічний режим цих місць існування. Їх мешканці пристосовані до періодичної зміни рівня води та існування прибою. Вони здатні довго знаходитися поза водою (балануси та інші сидячі літоральні тварини), захищені проти механічних пошкоджень під час припливу, а терміни їх розмноження прив'язані до часу максимальних припливів. Припливна зона, не зважаючи на суворість умов (почергове занурення та обсихання двічі за добу), густо заселена різноманітними тваринами і рослинами. Причинами багатства життя в ній слугує значна кількість корму, світла і кисню на мілководді. Тому тут також харчується багато мешканців суші (птахи й ссавці). Під час припливу мешканці більшої глибини мігрують у зону, що затоплюється, а потім повертаються назад (риби, деякі ракоподібні і ін.). Постійні мешканці припливної зони - тільки водні організми. Деякі з них здатні витримувати істотні втрати води. Так, морські анемони можуть знаходитися поза водою протягом 18 днів, після чого виглядають зовсім сухими, проте після занурення у воду відразу оживають. Тварини з черепашками (мушлями) щільно закривають їх стулки, і в такому стані можуть перебувати при відносно низьких температурах більше 3 місяців. Слимаки і морські зірки під час відпливу проникають між щільні субстрату, а черв'яки та інші риучі форми зариваються в ґрунт.

Для багатьох форм припливної зони почергове перебування на повітрі й у воді корисніше, ніж життя тільки у воді. Це добре знають господарі, які штучно розводять устриць: вони вважають за краще виставляти їх на повітря принаймні раз на день. Для мешканців припливної зони є велика небезпека висихання зябер. У зв'язку з цим у крабів вони розміщуються в особливій порожнині, а кількість зябер та їх відносна поверхня зменшується. Так, у тих видів, що живуть нижче за мінімальну відмітку відпливу - *Menippe mercenaria* і *Callinectes sapidus* - кількість зябер дорівнює 18 і 16, а відношення розмірів тіла до їх поверхні становить відповідно 36 : 1 і 23 : 1. У тих тварин, що живуть у припливній зоні *Uca pugilator* і *Uca minax* є 12 зябер, а відношення величини тіла до їх поверхні відповідно 49 : 1 і 40 : 1. У краба *Ocypode albicans*, що мешкає на суші, вище зони максимального припливу, є така ж кількість зябер; відношення величини тіла до їх поверхні дорівнює 67 : 1.

З припливами і відпливами пов'язана добова активність мешканців узбережжя. Так, гаги *Somateria mollissima* харчуються при середній воді, а під час припливу (близько 4 годин) і відпливу (близько 1 години) відпочивають.

Роль вітру в житті наземних тварин

Вітер. Для водних тварин значення вітру незначне, але для мешканців літоралі та амфібіотичних форм, пов'язаних з узбережжями, воно може бути досить помітним. Під час сильних і особливо тривалих штормів мешканці прибічної зони й літоралі гинуть у великій кількості. У той час сильні вітри на мілководді, аеруючи воду, запобігають задусі або ліквідують подібні явища, що вже виникли.

Значення вітру для наземних тварин набагато більше та різноманітне. Посилуючи випаровування і збільшуючи тепловіддачу, вітер впливає на

водний і тепловий обмін сухопутних тварин. У зв'язку з цим покриви птахів, ссавців і інших мешканців відкритих місць з сильними вітрами звичайно відрізняються великою щільністю. Їх пера або волосся відносно жорсткі та щільно притиснуті до тіла, що не дає можливості вітру проникати до поверхні тіла та посилювати тепловіддачу. Саме такими є пір'яні покриви пустельних рябків, голубів, білих і тундрових куріпок. Покриви лісових птахів (рябчиків, вільшанок, горихвісток, славок та інших), які все життя проводять у кронах дерев, у заростях чагарника або на землі, де сила вітру незначна, пухкі, а самі пера м'які. Цікаво, що метелики Тибету *Parnassius*, що живуть в дуже вітряних місцях, мають відносно короткі крила, а тіло їх покрите волосками. Це також характерне і для деяких інших комах подібних місць проживання. Але деякий рух повітря є навіть необхідним для наземних тварин, наприклад, деяких павуків, личинок мурашиного лева і борошняних жуки. З його допомогою краще видаляються вуглекислота та інші продукти обміну, що виділяються тваринами.

Від характеру вітрів залежить географічний і стаціональний розподіл певних видів. У районах з постійними і сильними вітрами збіднений видовий склад дрібних літаючих тварин, оскільки їм загрожує знесення вітрами. Там звичайно живуть нелітаючі види або, навпаки, дуже хороші літуні. На океанічних узбережжях і островах, у степах, пустелях, тундрі тим менше крилатих комах, чим частіше дмуть сильні вітри. На островах Кергуелен, Оклендських, Південна Георгія, де велика небезпека знесення комах у море, літаючі комахи є виключенням. На островах Крозет їх усього три роди. На островах Аральського моря майже немає метеликів. На Фрісландських островах (у Німецькому морі) не живуть такі звичні континентальні метелики, як *Pieris*, *Hippoarchias*, *Vanessa* і мухи *Emphis*, *Anthrax*, *Eristalis*.

У нижній течії Амазонки, де вітри дуже сильні, відсутні 19 родів зі 100 видами метеликів, що зустрічаються в сусідніх районах, де вітри слабкі. У пустелях з низьким травостоєм і великою сухістю повітря рідко зустрічаються метелики і мухи; серед комах там переважають жуки, прямокрилі, клопи і такі добре літаючі, як деякі перетинчатокрылі (джмелі, окремі види ос і ін.) – їм у меншій мірі загрожує небезпека надмірних втрат води і знесення в несприятливі місця. Чисельність кажанів нижча, а видовий склад їх бідніший у місцях з сильними вітрами, оскільки там нечисленні літаючі комахи. У таких місцях живуть довгокрилі види (*Miniopterini* та ін.), що володіють відносно швидким польотом, який дає можливість полювати під час вітру і облітати великі за площею ділянки. Ширококрилі кажани (підковноси *Rhinolophus*, нічніці *Myotis*, трубокони *Migona* і ін.) полюють у тиху погоду, уникаючи місць із сильними вітрами. Тому населяють переважно захищені від вітру місцини.

Інші тварини, навпаки, охоче використовують вітер для пересування, тому поширені у регіонах з його найбільшою силою. Так, фрегати, альбатроси та буревісники, що тримаються у відкритому океані, володіють здатністю годинами планувати (ширяти) над водою, користуючись висхідними потоками повітря, навіть такими незначними, які утворюються над поверхнею хвиль. У

спокійну погоду вони літають мало і в своєму поширенні пов'язані з районами постійних вітрів. Тривало планують у пошуках їжі денні хижі птахи.

Вітер слугує важливим, а для дрібних наземних видів майже єдиним засобом розповсюдження. Пасивне розселення повітрям прісноводних тварин звичайно відбувається під час висихання водою і перенесенні вітром донних або берегових осадів. Воно здійснюється настільки широко, що саме ним і пояснюють дивну однотипність прісноводної фауни безхребетних і звичайну відсутність у цих видів географічних рас. Перенесення здійснюється на всіх стадіях розвитку, що збільшує його ефективність. Зареєстровано багато випадків перенесення вітром і більших за розмірами видів, у тому числі хребетних тварин. Могутні смерчі підіймають у повітря молюсків (велику *Anodonta anatina*), жаб і риб, які потім падають у вигляді «дощу» на відстані до 20 км від місця, де вони були захоплені смерчем. Подібний «рибний дощ» (коли місцями на 100 м² знаходили близько 100 риб, частково ще живих) спостерігався під час урагану 23 жовтня 1947 року в Марксвіллі. Схожість фауни амфібій, рептилій та інших дрібних тваринних Великих Антільських островів з фауною Центральної Америки пояснюється перш за все занесенням тварин ураганами навіть через океан.

Серед сухопутних тварин повітряними масами особливо часто переносяться дрібні, добре плануючі комахи та їх личинки. Відомі факти занесення дрібних тварин із Скандинавії на Шпіцберген, приблизно на відстань 1300-1800 км. Багато павуків регулярно користуються вітром для розселення за допомогою павутин; вони звичайно «летять» при відносно слабкому вітрі; сильні вітри, на жаль, заносять їх далеко, звичайно в непридатні для життя місця. Так деяких видів павуків зустрічали, наприклад, у відкритому морі більше ніж за 400 км від берега, або на висоті близько 9000 метрів. В окремих випадках це сприяє заселенню окремими видами нових районів. Фауна павуків Гавайських островів, віддалених від американського континенту на 3700 км, складається з таких «літаючих» видів. Широко розносяться вітром комарі, після урагану знайдені в Єгипті за 47 км від найближчих місць їх існування.

Активно літаючі комахи також часто розносяться вітром. Цьому сприяє те, що багато видів (оси, бджоли, мухи) підіймаються до висоти 1000-1800 м, де потрапляють у сильні і постійні потоки повітря. Так, на Гельголанд і в Англію з європейського континенту постійно заносяться совка-гамма *Plusia gamma* і шовкопряд-монахія *Psilura monacha*. Відомі випадки занесень метелика «мертвої голови» *Acherontia atropus* на острів св. Єлени і американської совки *Egebus odora* на Трістан-да-Кунья. Зграйки бабок *Pantula flavescens* часто залітають на Кокосові острови, тобто за 900 км від о. Ява, де живе цей вид.

Так звані «зальоти» птахів часто є занесеннями їх вітром і звичайно відмічаються після сильних буревіїв. Фламінго зі степів південного Казахстану заносилися під Томськ; до Європи з Америки «залітали» близько 50 видів птахів і 37 видів європейських птахів було занесено вітром до Америки. Під Якутськом був знайдений навіть австралійський журавель *Grus rubicundus*, що веде осілий спосіб життя.

Крім випадкового перенесення тварин, вітер відіграє важливу роль у розселенні багатьох комах. Масовий літ молоді лугового метелика

відбувається, як правило, в теплому секторі циклону, а напрям льоту співпадає з напрямом вітрів. Від потужності циклону та сили вітру залежить дальність перельоту метеликів; вона може досягати 400-600 і навіть більше кілометрів. Осідання метеликів відбувається в тій частині циклонної системи, де теплий фронт насувається на холодне повітря і де у зв'язку з цим створюється підвищена хмарність, випадають дощі, знижується температура і різко падає сила вітру. Це створює сприятливі умови для розмноження комах, що осіли. Таким шляхом можуть переноситися залежно від напрямку переміщення циклону великі маси інших комах і виникати тимчасові вогнища за межами основного ареалу виду.

Вітри відіграють найважливішу роль в міграціях пустельної сарани *Schistocerca gregaria*. Її переміщення відбуваються із зони високого тиску в область барометричного мінімуму, де випадає максимум опадів, і загалом співпадають з напрямом вітрів. Вже під час вітру, силою 7 км за годину політ пустельної сарани завжди йде за вітром, навіть якщо комахи прагнуть летіти проти нього.

Особливо важливе значення для саранових мають зони зустрічей різних повітряних потоків. Така міжтропічна зона концентрації пустельної сарани лежить між мусонами і пасатами. Тут у порівнянні вузькій смузі концентруються саранові з багатьох тисяч квадратних кілометрів, що сприяє утворенню їх стадної фази. Постійність дощів у цих регіонах пояснює приуроченість до них осередків постійних спалахів розмноження саранових, а концентрація за допомогою вітрів розглядається як основний механізм утворення скупчень саранових і виникнення умов їх спалаху. Пізньозимові нальоти сарани на Середній Схід співпадають з виникаючими в окремі роки, на відміну від звичайних, масовими вторгненнями теплої повітря з півдня, яке одночасно приносить і зграї метеликів *Pugameis cardui*.

Міграції за допомогою вітру - необхідна умова для розселення та підтримки величезного і різноманітного ареалу шистоцерки, рухливість якої не порівняти з рухливістю інших саранових.

З напрямком добових вітрів (бризів) пов'язане розселення малярійних комарів. В низинах Баксанської ущелини (Кабардино-Балкарія) вони після вилуплення летять не горизонтально, у напрямку найближчих хлівів з домашніми тваринами (джерела їжі), а заселяють будинки й хліви, розташовані дещо вище, підіймаючись майже вертикально на 30-50 м над заплавою. Це пояснюється тим, що вечірній вітер дме зверху вниз, приносячи до місця вилуплювання комарів запахи з вище розташованого селища і відносячи запахи будинків та хлівів, розташованих поруч.

Для ссавців вітри, що приносять різноманітні запахи, мають значення, як засіб орієнтування.

Помічені на півострові Ямал псаді розповсюдилися у різних напрямках віялоподібно, відповідно «троянді вітрів». Це може бути пояснено рухом звірів переважно проти вітру, як завжди й роблять хижаків у пошуках здобичі.

Проти вітру кочують і північні олені, оскільки в тундрі навесні та влітку вітри дмуть переважно з моря на материк, а восени і взимку - у зворотному напрямку. У теплу пору року при появі «гносу» (дрібних кровосисних

двокрилих гедзів, деяких мух, комарів, мошок та ін.) копитні перекочують на відкриті місця, де гнус відноситься вітром і, якщо цього недостатньо, біжать на вітер. У тундрі та в горах олені, барани і козли в цей період виходять на плями снігу, до льодовиків або на гольці, де сильні вітри в поєднанні з відносно низькими температурами захищають їх від нападу паразитів. Тайгові мешканці (ведмідь, лось та інші) виходять на береги річок, де також використовують для захисту від кровососів вітер або залізають у воду. Птахи в холодних і вітряних місцях розташовують гнізда за укриттям (нерівностями ґрунту, кущами трави та ін.), а іноді навіть споруджують захист у вигляді стінки з камінчиків тощо.

Тиск. У водному середовищі тиск, нарівні з поширенням світла, відіграє роль найважливішого чинника розподілу морських мешканців. Всі надглибоководні форми володіють спеціальними пристосуваннями, що забезпечують їх існування при тиску, що досягає на глибині 10 км 1 т на 1см².

Прямий вплив тиску атмосфери на тварин пов'язаний з падінням парціального тиску кисню на великих висотах, що порушує метаболізм. Але тиск атмосфери і його зміни мають і сигнальне значення. Навіть на невеликій висоті його падіння супроводжується зміною поведінки тварин. Інтенсивність співу птахів, їх активність, рухливість амфібій, риб, комах та інших наземних і водних тварин змінюється при коливаннях атмосферного тиску, які в цьому випадку є сигналами, що передують змінам погоди. З атмосферним тиском пов'язані й періодичні явища в житті тварин. Так, перебування перелітних птахів у наших широтах співпадає з часом барометричного мінімуму, тоді як час їх відсутності (зима) відрізняється високим тиском. Терміни прильоту і відльоту птахів звичайно чітко співпадають з баричним станом. Подібним є зв'язок між змінами атмосферного тиску та коливаннями кров'яного тиску у кроликів, надою у корів і деякими іншими явищами у домашніх тварин.

Значення субстрату для тварин: ґрунт, сніговий покрив, вічна мерзлота та льодовий покрив

Значення субстрату для тварин. Тільки для тварин, які все життя проводять у зваженому стані (планктон, частково нектон), субстрат не має значення. Всі інші організми пов'язані з ним, як з місцем прикріплення (сидячі форми) і опори, джерелом їжі, поверхнею, по якій здійснюються пересування, і фоном, на якому доводиться існувати. З характером субстрату пов'язані будова і функції органів прикріплення, руху, форма тіла, його забарвлення тощо.

Субстратом для сухопутних тварин може бути ґрунт або материнські породи, сніговий і льодовий покрив, мертві і живі рослини, а для паразитів - поверхня тіла або внутрішні органи чи тканини господаря. Субстратом для водних тварин є дно (ґрунти) водоймищ, занурені у воду предмети, а для нейстону - групи організмів, що дихають атмосферним повітрям, а іноді і харчуються через водну плівку - поверхнева водна плівка. При цьому личинки комарів і деякі молоски прикріплюються до неї знизу, пророблячи в ній дірочки спеціальними пристосуваннями, а клопи-водоміри, жуки-блещанки та інші пересуваються по ній зверху, знаходячись у повітряному середовищі. Ґрунт (на суші), ґрунт (дно водоймища) і сніговий покрив можуть одночасно слугувати постійним або тимчасовим житлом (середовищем) для деяких тварин.

Більшості тварин властиві активні пошуки необхідного субстрату, вони керуються так званими сигмотаксисом - позитивним або негативним ставленням до різних субстратів. Багато комах і черв'яки рухаються, поки їх тіло не стикається із звичним для них субстратом. Гусениці метеликів можуть знаходитися в будь-якому положенні, поки їх лапки торкаються листя рослини, але коли гусінь покласти на бік або спину і відчуття прикріпленості зникає, вони починають крутитися, вигинатися, поки не знайдуть звичного субстрату.

Ґрунт є житлом для ґрунтових тварин, субстратом і фоном для наземних видів. Безпосередньо і через рослинність хімічні та фізичні властивості ґрунтів мають величезний вплив на тваринне населення, склад і багатство якого багато в чому залежать від особливостей ґрунтового покриву та вмісту в ґрунтах макро- і мікроелементів. Так, фауна молосків на вапняних ґрунтах біля м. Базеля багата та налічує 81 вид; це види, що потребують вапна для споруди черепашок. Серед них *Buliminus detritus*, *Cillostima*, *Pomatia* і *Xerophila* теплолюбиві і нормально живуть лише біля Середземного моря. У всій решті Швейцарії налічується всього 35 видів молосків. З вапняними ґрунтами пов'язано проникнення на північ таких „південних” комах, як богомоли *Manthis* і цикади *Tibicen*. Роги козуль у районах з вапняками розвиваються краще, і тамтешні тварини виявляються міцнішими і стійкішими до захворювань.

З солонцями і солончаками пов'язана своєрідна фауна безхребетних тварин-галофілів. Тільки в Середній Європі вона налічує близько 20 специфічних родів жуків, що зустрічаються винятково або переважно на солонцях або солончакових ґрунтах. Пасовища, що містять галофільні рослини в травостой, цінуються при нагулі домашніх тварин. Розповсюдження наземних молосків має помітну залежність від рН ґрунту. В Ірландії на кислих ґрунтах живе всього 4 види, на нейтральних-19, а злегка лужних - 13. Нарешті, тварини-петробіонти поширені в місцях з кам'янистими ґрунтами (скелями, осипами). До них відноситься приблизно 3000-4000 видів європейських жуків, метелики *Parnassius*, молоски *Patula* і *Clausilia*. Серед ящірок більш менш тісно пов'язані зі скелями деякі гекони - *Alsophylax pipiens*, *Gymnodactylus kotshyi*. Подібні приклади серед птахів і ссавців говорять про широту та різноманітність зв'язків між ґрунтом і тваринним населенням.

Історично ґрунт для багатьох груп тварин є тим проміжним середовищем, за допомогою якого здійснився перехід від водного до наземного способу життя.

Структура та механічний склад ґрунту визначають його основні фізичні властивості (аерацію, вологоємність і вогкість, теплоємність і термічний режим). Від структури і щільності ґрунтів залежать можливості проникнення в нього тварин, їх пересування і риття. Дрібні тварини користуються наявними свердловинами ґрунту, чому сприяє червоподібна форма їх тіла. Захист від пошкоджень досягається ущільненням кутикулярного покриву, а гнучкість – додатковим розчленовуванням тіла і збереженням передніх пар кінцівок, особливо важливих при такому способі пересування («підтягання»).

При «мінуванні» пухкого ґрунту частинки ґрунту розсуваються тілом тварини, а позаду залишається або тунель з дещо ущільненими стінками (в неспикомо ґрунті), або хід засипається і зникає. Цим способом пересування

користуються багато комах та їх личинки, земляні черв'яки, багатоніжки, деякі змії (піщаний удав), а серед ссавців - землерийки, кроти і деякі інші гризуни. Гребенепалий тушканчик *Paradipus ctenodactylus* закопується в пісок з такою швидкістю, що наздогнати його при ритті лопатою майже неможливо. Мінуюче риття часто пов'язане з періодичною зміною поперечного діаметра і довжини тіла тварини. При цьому спочатку фіксується положення заднього кінця тіла, потім шляхом подовження тіла передній кінець виноситься вперед і фіксується в новому положенні і, нарешті, підтягується задній кінець тіла. Такий тип пересування властивий тваринам з червоподібним тілом і еластичними покривами (земляні черв'яки, ґрунтові личинки типулід). Зміна форми і розмірів окремих сегментів у них відбувається за допомогою перерозподілу порожнинної рідини.

Мінування ґрунту тваринами, нездатними змінювати форму тіла, відбувається проштовхуванням тіла, яке фіксується за допомогою передніх, рідше задніх кінцівок або спеціальних утворень на боках і кінці тіла. Пристосуванням до такого пересування слугує валькувата, в передній частині клиноподібна форма тіла, добре виражена у риучих гризунів, комаходних, і спеціальне озброєння кінцівок, побудованих подібно до лопати, і в той же час важелів-розпірок, упираючись якими в бічні стінки ходу, тварина проштовхується вперед. Такі дивно схожі по зовнішній формі передні кінцівки крота, капустянки *Gryllotalpa* і багатьох ґрунтових личинок комах. Пристосуваннями є і тверді (хітинові або інші) покриви тіла, що оберігають від пошкоджень.

У мешканців верхніх шарів ґрунту і рослинної підстилки валькувата форма тіла часто змінюється плоскою (багато Мугіарода, кліщі і ін.). Ця ж форма існує і у піщаних ящірок, що зариваються в пісок бічними коливальними рухами тіла. Волоски, рогові пластинки і луски, якими озброєні кінцівки піщаних тварин (гребенепалого і мохноногого тушканчиків, вухатих і піщаних круглоголовок, напівжорсткокрилого *Stybaropus* і багато ін.), важливі як опора при ходьбі по піску і гребучий апарат при ритті піщаного ґрунту.

У більш твердих ґрунтах поширене «довбаюче» риття за допомогою могутніх кігтів кінцівок (личинки жуків-чорнотілок, серед рептилій - черепахи, серед ссавців - цокори, у меншій мірі - кроти, бабаки, ховрахи, миші і полівки) або за допомогою долотоподібних шипів-виростів на голові (личинки шелкунов). При ритті тіло тварини фіксується задніми ногами (хребетні) або спеціальними утвореннями на задньому кінці тіла (урогомфи, шпильки, «підштовхують» личинок комах), а довбаючий апарат спускає ґрунт, що відгортається кінцівками і за допомогою рухів тіла. Потім тіло підтягується вперед на передніх кінцівках і знов фіксується. При цьому за хребетними залишається викопаний тунель, яким багато разів користуються, а комахи при ритті відгортають землю назад, закриваючи викопаний хід. Гіляров (1949) вважає це важливою перевагою, оскільки по засипаному ходу хижак не може переслідувати личинку; засипання зменшує і небезпеку її висихання. Децю відособлено стоїть риття птахів, що користуються дзьобом і лапками при виготовленні своїх підчас довгих і складних нір-гнізд в земляних обривах (бджолоїдки, берегові ластівки і ін.).

Ще більш тверді ґрунти долаються за допомогою так званого «свердлячого» риття, при якому основним знаряддям спущування ґрунту служить щелепний апарат, що «вгризається» в ґрунт. Видалення окремих частинок ґрунту проводиться кінцівками (найбільш часто) або тими ж щелепами і головою в цілому. Цим прийомом, виготовляючи свої нірки гнізд, користуються бджоли і оси; так риють личинки багатьох жуків (*Carabus*, *Calosoma*, *Agriotes*, *Pleonomus* і ін.) і деяких інших комах. Всім їм властива склеротизація покривів, особливо на голові, могутній розвиток мандибул, наявність опорних утворень на задньому кінці тіла. Якнайкращі землекопи серед ссавців – сліпаки, тушканчики, степові і пустельні полівки, зазвичай користуються тим же прийомом. У них особливо підсилюється частина щелепного апарату, що розпушує ґрунт; у риючих гризунів цю роль виконують різці. Вони висунуті з ротової порожнини і збільшений кут їх нахилу по відношенню до осі черепа; для захисту ротової порожнини від проникнення ґрунтових частинок на діастему загинається вкрита хутром шкіра, створюючи своєрідний волосяний заслін і відділяюча власне ротову порожнину від різців, пристосованих до риття. У найбільш спеціалізованих видів різці служать майже виключно знаряддям подрібнення ґрунту і не беруть участь у добуванні та переробці їжі. При свердлячому ритті тварина постійно змінює положення, перевертаючись з боку на бік і навіть на спину, і начеб-то угвинчується в ґрунт.

Порівняно рідко тварини-землекопи вузько спеціалізовані, частіше вони міняють способи риття залежно від характеру ґрунту.

З технікою риття пов'язана добре відоме віддавання переваги тваринами ґрунтів певної структури. Щільних ґрунтів потребують більшість перетинчастокрилих, прямокрилі та жуки-ковалики, тоді як жуки-скакуни, перетинчастокрилі *Cerceris*, *Vembex*, *Amorphila* звичайно віддають перевагу пухким ґрунтам. До сипких ґрунтів пристосовані тварини-псамофіли, багато з яких мають кінцівки, озброєні так званими «піщаними лижами», що не тільки полегшують пересування по сипкому ґрунту, але допомагають і при його ритті або мінуванні.

Для всіх ґрунтових мешканців велику небезпеку являє собою затоплення нір або насичення ґрунту водою. У зв'язку з цим важливими є проникність ґрунтів для вологи і будова поверхні (мікрорельєф). Вхід до нірок тварин зазвичай знаходиться на схилах і рідше розташовується на горизонтальній поверхні. Відома приуроченість нір лисиць і борсуків до припiчних схилів балок, ярів і долин, де шар глинистого ґрунту звичайно буває меншим, а піщані шари ближче до поверхні. Житлові нори бабаків і ховрахів також приурочені до схилів або горбиків (курганчиків, бутанів). У тушканчиків вони часто пов'язані з колями доріг та іншими нерівностями ґрунту. Найбільш постійно жили нори полівок і мишей розташовуються по узбіччях канав, межах, валам і в інших добре дренованих місцях. Складні нори великих піщанок знаходяться в нижній третині схилів піщаних горбів, де піщаний ґрунт більш щільний, вологий горизонт близький і багатша рослинність.

Приуроченість схованок до певних елементів рельєфу пояснює нерівномірність розміщення тварин. В районах з розчленованим рельєфом

поселення багатьох видів витягнуті уздовж долин, балок, ярів або інших депресій рельєфу або представлені окремими островами і тому названі стрічковими і острівними на відміну від суцільних або дифузних поселень, що зустрічаються на рівних одноманітних поверхнях або в мозаїчному ландшафті.

Острівними колоніальними поселеннями живуть птахи, що гніздяться в земляних норах: бджолоїдки *Merops apiaster* і *M. superciliosus*, берегові ластівки *Riparia riparia*, сизоворонки *Coracias garrula* і деякі інші. Відсутність бджолоїдок у багатьох місцях рівнинного Передкавказзя пояснюється рідкістю обривів, необхідних для влаштування нір гнізд. У гірських районах велику роль відіграє потужність дрібноземлистого шару. Нею пояснюється прирученість нір бабаків і ховрахів до підніжжя і нижньої третини схилів.

Для тварин, безпосередньо пов'язаних з ґрунтом, особливості поверхні також дуже важливі, оскільки вони визначають місцеві кліматичні особливості, або мікроклімат. Виникаюча при цьому різноманітність кліматичних умов широко використовується тваринами і дозволяє в безпосередньому сусідстві мешкати видам з різним ставленням до кліматичних чинників.

Вогкість ґрунту впливає на чисельність і розміщення її мешканців; при її коливаннях тварини здійснюють вертикальні переміщення в ґрунтовому шарі. Такі періодичні міграції добре відомі для личинок-коваликів. При високому зволоженні вони підіймаються в поверхневі шари ґрунту, а при його висиханні опускаються на глибину до 1 м. Їх шкідливість більша навесні та падає влітку; вона зростає під час випадання опадів. Для відкладання яєць різні види тварин вибирають ґрунти різної вогкості.

Заповнення всіх або більшості проміжків між ґрунтовими частинками водою згубне для ґрунтових мешканців. Тому тривалі та ясні опади звичайно супроводжуються масовою загибеллю ґрунтових мешканців.

Термічний режим ґрунтів також важливий для мешканців ґрунту. Легше прогріваються легкі сухі піщані і супіщані ґрунти. Тому багато комах (озима совка, личинки європейського мармурового хруща *Polyphylla fullo*, травневого хруща і ковалика *Agriotes obscurus*) у північних частинах своїх ареалів живуть тільки на легких ґрунтах (Гіляров, 1949).

Найпівнічніші вогнища розмноження азійської сарани також приручені до пісків, тоді як південне гніздування пов'язане з різними типами ґрунтів. Поширений у Казахстані тушканчик-емуранчик *Scirtopdia telum*, що живе на твердих ґрунтах, в гирлі Дніпра знайдений тільки в Олешкінських пісках. Жовтий ховрах *Citellus fulvus*, не зовсім точно названий пісковиком, насправді тільки на півночі живе в пісках, а в пустелях Казахстану і Середньої Азії віддає перевагу твердим ґрунтам.

Для термічного режиму ґрунтів важливе значення має характер рослинного покриву. У високогір'ях Тянь-Шаню температура ґрунтів влітку значно вища в рідкотравних степах, ніж під щільним кобрезієвим покривом на луках. Краще прогрівання степових ґрунтів сприяє існуванню білх та їх великій кількості на господарях-бабаках, що, у свою чергу, забезпечує передачу серед гризунів збудника чуми та стійке існування в цих місцях природного вогнища чуми.

Загальне падіння температур при просуванні на північ або при підйомі в гори відбувається в ґрунті повільніше, ніж в повітрі. Тому у високих широтах і на великих висотах ґрунт звичайно тепліший за повітря. Так, в Альпах на висоті 1600 м над рівнем моря середня температура ґрунту перевищувала температуру повітря на 2,4°C, на висоті 1900 м - на 3,0°C, а на висоті 2200 м на 3,6°C (Берг, 1936); життя в таких районах як би тисне до землі, використовуючи її тепло. З поверхнею ґрунту і безпосередньо прилеглим до нього шаром повітря пов'язана діяльність переважної більшості комах та інших безхребетних. Більш 50% видів птахів гніздиться в цих місцях на землі, тоді як в середній смузі європейської частини колишнього СРСР вони складають меншу частину.

ґрунт - субстрат для пересування тварин. Пересування по різному субстрату вимагають різної будови кінцівок і тіла. Існує три основних типи пересувань по ґрунту: крок (рись, інохідь), галоп і біг, що рикошетить, можливі на ґрунтах різної структури і твердості. Найшвидше пересування - галоп копитних, хижаків і деяких гризунів (зайців) і біг тушканчиків, що рикошетить, на двох задніх ногах забезпечуються відносним збільшенням довжини кінцівок. Оскільки прискорення руху пов'язане з посиленням поштовху, зменшується опорна поверхня ніг і число пальців (у хребетних). Проте це зменшення можливе лише на твердій опорі, тому не дивно, що найкращі бігуни пов'язані з твердими ґрунтами. Найкращі бігуни належать до степових і пустельних видів. Швидкості пересування у водному середовищі значно менші, перш за все, у зв'язку з тим, що в'язкість води в 60 разів більша в'язкості повітря. Максимальні швидкості властиві летючим риbam і досягають при виході з води на повітря 56-80 км/годину. Швидкості пересувань блакитної акули і тунців обмежені 35-45 км/годину.

Як зазначалося раніше, пересування по пухких сипких ґрунтах полегшується спеціальними пристосуваннями типу «підпаних лиж». Досить своєрідними є пристосування до пересувань по кам'янистих ґрунтах і скелях. Гачки для чіплення за нерівності ґрунту і присоски мають комахи і рептилії, що живуть в скелях. Птахи (стінолаз), що лазять по скелях, володіють дуже гострими кігтями і нерівною шорсткою поверхнею підшов. Схожі пристосування є і у деревних форм, що лазять по стовбурам (дятли, пищухи, повзики, соні, білки і ін.). У гірських ссавців (козлів, баранів) сильне зношування копит при ходьбі по твердому ґрунту компенсується енергійним ростом їх дуже твердого рогового чохла. Центральна частина копита заповнена еластичною, губкоподібною речовиною, що зменшує ковзання ноги при ходьбі по гладкій поверхні.

ґрунти водоймищ. ґрунт у житті водних тварин відіграє ту ж основну роль - місця прикріплення, середовища існування, місця знаходження корму та субстрату для пересування.

Залежно від способу використання ґрунту розрізняється форма тіла тварин, особливості будови органів руху, характер покривів, зокрема ступінь їх склеротизації та особливості поведінки. Як і на суші, від характеру ґрунту (каміння, пісок, глини, мул), ступеня його рухливості і багатства корму в ньому і на ньому, придатного для різних видів донних тварин, залежить велика

кількість і різноманітність тваринного населення, особливо багатого на мулі та бідного на кам'янистих ґрунтах. На кожному типі субстрату поселяється властива йому флора і фауна. Мешканці нерідко руйнують свій субстрат. Так, деякі молюски в берегах з пісковика висвердлюють для себе пори-заглиблення, і місцями дно виглядає як бджолині стільники. Звичайними є зворотні процеси - створення субстрату, наприклад зростання коралових рифів і відкладення органогенних опадів.

Сніговий покрив. Значення снігового покриву в житті та еволюції наземних тварин близьке до ролі ґрунту і це питання дуже добре викладено в роботах професора А. І. Формозова (1946). Воно виявилось набагато ширшим за роль звичайного метеорологічного чинника, оскільки сніговий покрив служить також фоном і субстратом, на якому живуть і по якому пересуваються одні тварини, або покривом, під яким проводять значну частину часу інші. Закриваючи запаси корму, сніговий покрив зменшує їх доступність одним тваринам, а для тих, що живуть в ґрунті або на його поверхні видів, він відіграє роль хорошого теплоізолятора, що оберігає від великих морозів.

По відношенню до снігового покриву А. І. Формозов запропонував розрізнити пригноблених снігом тварин-хіонофобів, або «снігоненависників», і сніголюбів - хіонофілів. Перші ведуть надсніговий, а другі - підсніговий спосіб життя. Проміжне положення займають так звані хіонофори, добре пристосовані до пересування по снігу і надснігового живлення - заєць-біляк, білі і тундрові куріпки подібні до них «сніговитривалі» види. Однакові зміни глибини снігового покриву позначаються на різних тваринах по-різному. Так, малосніжної холодної зими 1944-1945 років на Південному Уралі масово гинули кроти, полівки й інші „підсніжні” та «підземні» види; але ця ж зима виявилася особливо сприятливою для копитних. Навпаки, багатосніжна зима 1940-1941 років супроводжувалася масовою загибеллю косуль, але була сприятливою для дрібних гризунів і кротів.

На сніговому фоні виникло біле забарвлення тварин «надсніжників». На зиму біліють або світлішають багато мешканців відкритих снігових ландшафтів (песці, копитні, лемінги, білі куріпки та ін.); у лісі світле забарвлення зустрічається рідше. Не біліючі на зиму тварини живуть там, де сніговий покрив відносно короткочасний і нестійкий; ласки *Mustela nivalis*, що біліють у більшості місць, зберігають коричневе забарвлення спини взимку на півдні, де снігу немає, або він лежить короткий час.

Сніговий покрив перешкоджає ходьбі і добуванню корму на землі. Високі кінцівки великих важких звірів дозволяють долати цю перешкоду. Лось вільно бігає по пухкому снігу глибиною 40-50 см. Цей потужний шар його могутні ноги пробивають до землі, але великі глибини снігового покриву перешкоджають навіть його пересуванню. Для менш довгоногих козуль, куланів, антилоп та інших 40-50-сантиметровий шар снігу вже є майже нездоланною перешкодою. У дрібних і середніх за розмірами тварин-«надсніжників» збільшена опорна поверхня кінцівок, і пересуваються вони переважно або винятково галопом, спираючись на пару або всі чотири кінцівки відразу (зайці, білки, куницеви, миші). Навантаження ваги тіла на 1 м² опорної поверхні кінцівок у хороших ходоків по снігу звичайно не перевищує 10-15 г,

навантаження в 30-40 г/см² утруднює пересування по пухкому снігу, а більша величина навантаження робить ходіння коротконогих звірів по такому снігу неможливим.

Збільшення опорної поверхні ніг до зими досягається обростанням їх жорстким волоссям, щетинами, перами або роговими щитками. Такі зимові «лижі» на сніговий час надягають багато мешканців місць з глибоким і пухким сніговим покривом. Серед оленів тільки у північного *Rangifer tarandus* опорна площа кінцівок порівняно велика. До зими вона збільшується ще й за рахунок розростання довгого пружного волосся - щіток; у копит до зими відростають краї, а м'яка частина п'яти скорочується - вони стають «скляноподібними» і набувають високої міцності. Широкі, з гострими краями і відрощеною до зими щіткою довгого і жорсткого волосся копита північного оленя - це, перш за все, знаряддя розгрібання снігу при добуванні ягелю; вони працюють, як мотиги (Тарасов, 1956). Однокопитні, антилопи, козли і барани мають малу опорну поверхню і тому мешкають в районах з неглибоким і недовготривалим сніговим покривом або в безсніжних місцях.

У окремих географічних рас північного оленя величина тварин, відносна висота кінцівок і потужність рогів нарастають із збільшенням глибини сніговою покриву в місцях їх існування. Маленький безрогий олень з вузькими гострими копитцями - кабарга *Moschus moschiferus* мешкає в малосніжних хребтах східного Сибіру. Сніг обмежує географічне розповсюдження й іншого виду дрібних оленей-козулі *Capreolus capreolus*.

Розповсюдження вузьколапих пальцеходячих кішок приурочене до малосніжних районів, і лише рись живе в тайзі, навантаження ваги на опорну поверхню кінцівки у неї в п'ять разів менше в порівнянні з тигром. Серед представників родини Собачих найбільш вузьколапими є корсак, що живе в напівпустелі й пустелі, та мешканець тундри - песець; обидві зони відрізняються неглибоким і щільним сніговим покривом. Лише трохи більше пристосовані до пересування по глибокому і рихлому лісовому снігу лисиця й вовк; але в лісовій зоні з глибоким і пухким сніговим покривом вони нечисленні. Навпаки, куніцеві, з їх відносно великою опорною поверхнею лап, досить численні в області лісового нещільного снігу. Здатність дрібних видів (ласки, горностає) мінувати сніг, просуваючись в його товщі, сприяє їх життю в лісовій зоні.

Добування «надсніжниками» їжі утруднюється як глибоким, так і невеликим, але щільним сніговим покривом. Худоба успішно розкопує сніг глибиною тільки до 20-30 см; барани і козли можуть пастися лише при снігу, товщиною 10-15 см; для північних оленів пасовища в ранньозимовий період доступні, коли сніг не глибше 40 см і ще не дуже щільний. В пізньозимовий період при більш щільному сніговому покриві олені можуть харчуватися лише на пасовищах, де його глибина не перевищує 20 см (Александрова, 1937). Тому цілорічне утримання худоби на північному кормі практикується тільки в малосніжних степах, пустелях, лісотундри і тундри; воно існує і в тайговій Якутії, де сніговий покрив неглибокий.

Багато тварин при випаданні снігу мігрують. Більшість птахів, що харчуються на землі, покидає на зиму області навіть з малим сніговим

покривом. Осілі види звірів і птахів після занесення снігом літніх кормів переходять на інші: глухарі, тетеруки, рябчики - на поїдання хвої і бруньок дерев, олені і зайці - на поїдання гілок. Змінюють живлення і хижакі; взимку вони здобувають переважно хіонофобів.

Чисельність мешканців снігових зон нерідко змінюється залежно від ступеню „сніжності” різних років; для хіонофобів і хіонофілів ці зміни звичайно протилежні. В роки глибокого снігу, з буревіями, а іноді і ожеледдю, відбувається масова загибель копитних і багатьох птахів.

Утруднене добування корму та велика небезпека загибелі від хижаків і під час щорічного утворення весняного насту і ожеледі. У суворі зими з високим і тривалим сніговим покривом навіть в Англії масово гинуть дрібні горобині птахи, які в звичайні роки успішно зимують. Глибокосніжка згубне і для хижаків, що полюють на тварин з підсніжним способом життя.

Тварини-хіонофори, які пристосовані до існування в місцях з глибоким рихлим і тривалим сніговим покривом, менше страждають від глибокосніжжя. Зайці-біляки харчуються корою і пагонами численних чагарників і молодих дерев, а біла і тундрова куріпки - пагонами і бруньками напівкущиків (чорниці, голустики), чагарників і дерев. Важче доводиться пєсцям: частина їх підходить до берегів океану та йде на льоди, а частина мігрує в лісотундру і тайгу, де пухкі сніги для них особливо несприятливі. Тільки крайня нерозбірливість в їжі та поїдання сурогатних кормів дозволяє хоча б частині популяції уникнути загибелі в сніговий період.

У дуже засніжені зими страждають від нестачі кормів навіть зайці-біляки та куріпки, оскільки сніги засипають чагарники (Попов, 1960).

Тварини-хіонофіли використовують сніговий покрив як захист від хижаків і несприятливих умов погоди. Такими є дрібні савці (гризуни і комахоїдні), що ведуть взимку підсніжний спосіб життя. Сніг унаслідок малої теплопровідності володіє високими теплоізоляційними властивостями; посилено віддаючи тепло з поверхні, він оберігає від охолодження глибше розташовані шари снігу і ґрунт. У снігу на глибині навіть 20 см при морозі помітно тепліше, ніж на повітрі, і коливання температури виражені слабше. На глибині 60 см вони позначаються мало.

Використовуючи ці властивості снігового покриву, залишаються діяльними взимку дрібні тварини з величезною відносною тепловіддачею: полівки і землерийки-бурозубки, у тому числі і вагою близько 2 г землерийка-крихітка *Sorex tscherskii*. Під снігом на поверхні землі вони прокладають численні ходи, користуючись якими шукають корм (личинок і дорослих комах, черв'яків, насіння та ін.). Звичайні полівки в підсніжних галереях влаштовують великі, з товстими стінками, теплі кубла, де в сприятливі багаті кормом роки навіть розмножуються. Зміни чисельності таких видів тісно пов'язані з потужністю снігового покриву, який визначає розлив річок в лісовій зоні.

Сніг як тимчасовий притулок під час морозів використовують птахи тетеруки, що проводять у снігових норах найхолодніший час. Навіть при лютих морозах (-40°) під снігом температура не опускається нижче -10°C. Чим менші розміри окремих особин тетеруків і відносно вище тепловіддача, тим частіше вони зариваються в сніг для зігрівання. Виключення становить лише

біла куріпка, що мешкає на відкритих місцях, де снігові нори влаштувати важко.

У малосніжні роки відмічається вимирання дрібних гризунів, землеріюк, птахів тетеруків, їжаків і багатьох інших видів, що постійно живуть взимку під снігом або використовують його як тимчасове укриття. Відсутність в Ісландії амфібій пояснюють їх вимиранням у холодну безсніжну зиму 1829-1830 р.р.

Глибина снігового покриву впливає на промерзання водоймищ і загибель риб. Після холодних малосніжних зим у дрібних струмках і річках Уралу спостерігалось різке зменшення кількості харіусів *Thymalus thymalus*.

Вічна мерзлота і льодовий покрив. З сніговим покривом пов'язане розповсюдження вічної мерзлоти ґрунтів. Вона існує в малосніжних районах з суворим континентальним кліматом. Вічно промерзлий шар ґрунту з'являється в результаті перевищення втрат тепла (випромінювання) над його поглинанням. Глибина промерзання прямо пропорційна величині теплового дефіциту і досягає під Мезенью приблизно 18 м, в Олекмінську 50 м, а під Якутськом 114 м і більше. З наявністю шару вічно мерзлого ґрунту пов'язані зимові нальоди (накопичення незамерзлої води під снігом) на багатьох сибірських річках, скупчення крижаних горбів на болотах та деякі інші явища. Серед них нальоди являють собою часом небезпечну пастку для не особливо великих за розміром тварин, здатних провалитися крізь тонкий шар сухого, не змоченого водою снігу (козулі, кабарги, лисиці, вовки та деякі ін.).

Вічна мерзлота обмежує можливості існування мешканців ґрунту. Ґрунтова фауна таких районів різко збіднена. Майже повністю зникають дощові черв'яки і личинки пластинчатовусих жуків. Більш витривалими виявляються личинки жуків-коваликів (*Elateridae*) і деякі інші тварини. Північна межа розповсюдження крота в Сибіру досить чітко співпадає з розповсюдженням суцільної вічної мерзлоти. Цей звір нечисельний і в тих районах, де вічна мерзлота має острівний характер; тут він приурочений до так званих таликів - островів талого ґрунту серед промерзлого. Нориці та землерійки, що живуть у зоні вічної мерзлоти, використовують лісову підстилку та моховий покрив, рідко і мало риючись у шарі ґрунту, що неглибоко розтає за літо. Так само поводяться й лемінги в тундрі. Проникаючі в зону вічної мерзлоти ховрахи *Citellus undulatus* і бабаки *Marmota camtschatica* для риття нір, в яких вони проводять зимівлю, обирають або острови талих ґрунтів, або припічні схили і піщані горби (Огнев, 1926), що глибоко відтаюють.

Розрізняють тимчасовий (сезонний) і постійний льодовий покрив. Перший представлений льодовим покривом річок, озер і морів в помірних і високих широтах. В арктичних морях він зберігається постійно, що дозволяє говорити про заледеніння полярного басейну. Постійний льодовий покрив на суші існує у вигляді льодовиків. Зайнята ними на земній кулі площа дорівнює приблизно 16 млн км² (11% суші).

Невеликі за розмірами континентальні й острівні льодовики не позбавлені життя, оскільки різні види тварин відвідують їх влітку більш менш регулярно, використовуючи їх для захисту від гнусу та спеки.

Льоди полярних морів заселені постійно. Історично вони грали важливу

роль у розвитку китів і ластоногих, багато особливостей будови й поведінки яких тісно пов'язано з їх існуванням саме в льодовому морському ландшафті. Вони різною мірою пристосовані до існування на льоду, і, принаймні, для деяких з них, лід сприяв переходу від сухопутного до водного способу життя.

Тюлені, хоча й вважаються вже водними тваринами, зв'язки з твердим субстратом ще не втратили, оскільки парування, народження дитинчат і линяння у них відбуваються або на морському березі (геофіли - котики *Callorhinus ursinus*; морські леви *Zalophus californicus*; сивучі *Eumetopias jubatus* і деякі ін.), або на льоду (пагофіли - гренландські і смугасті тюлені *Histiophoca groenlandica*, *H. fasciata*, лахтак *Erignathus barbatus* і ін.). Китоподібні повністю втратили зв'язок з сушею і навіть дитинчат народжують у воді.

Деякі сухопутні хижаки (лисиці і особливо песці) далеко проникають на морський лід і довго живуть тут. Ф. П. Врангель (1841 р.) зустрів лисицю на льодах більш ніж в 100 км від берега. Песці різними полярними мандрівниками спостерігалися на ще більших відстанях від суші. Далекі переходи мічених (окільцьованих) песців з материка на острови полярного басейну (з півострова Ямал на Нову Землю, на відстань більше 1000 км) і зустрічі песців дрейфуючими полярними станціями вказують, що льодовий ландшафт не відлякує цих звірів, які знаходять на льоду придатні для існування умови. На льодах песці звичайно стають супутниками білих ведмедів, залишками здобичі яких харчуються.

Білі ведмеді все життя проводять на льоду, полюють на ньому, проте дітонародження у них відбувається на суші. Ведмедиці залягають для пологів у барлоги на островах Полярного басейну, а самці й взимку продовжують вести активний спосіб життя. Нагадаємо, що у бурих ведмедів і самці, і самки залягають у сплячку на зиму, оскільки ці огрядні коротконогі звірі не можуть пересуватися по рихлому і глибокому снігу в лісі.

Льодовий покрив, що вкриває взимку в помірних і високих широтах велику частину континентальних водойм, має важливе значення в житті гідро- і амфібіонтів і таких сухопутних видів, тісно пов'язаних з водоймищами, як водоплавні птахи, кулики, деякі пернаті і чотириногі хижаки, водяні полівки і землерийки, хохулі та ін. Для гідробіонтів вплив льодового покриву пов'язаний з погіршенням постачання водоймища киснем, що іноді приймає гостру форму задухи.

Для наземних видів, що знаходять у водоймищах корм, льодовий покрив припиняє до нього доступ і змушує до дальніх міграцій або недалекої кочівлі. З цієї причини покидають наші широти багато куликів і водоплавні птахи, але окремі особини качок-крижнів, що через певні причини не відлетіли на південь, іноді зимують у середній смузі на незамерзаючих джерелах і струмках. У деяких містах, в тому числі й Москві, на незамерзаючих ставках утворилися осілі популяції крижнів та інших качок. Із замерзанням боліт, річок і озер пов'язаний перехід водяної полівки до підземного способу життя і живлення коренями, кореневищами і цибулинами рослин; звірі покидають береги водоймищ, де мешкали в теплий час, і відкочовують на поля й луки. Взимку йде подалі від водоймищ інший дрібний звір - водяна кутора *Neomys*

fodiens. Зберігають зв'язок з водоймищами норки *Lutreola lutreola* і видри *Lutra lutra*, що мешкають взимку тільки на річках, де є ополонки. Від кількості і розташування останніх залежить чисельність зимуючих звірів (Новіков, 1939; Попов, 1949). Це пояснює рідкісність видри й відсутність норки на північних сибірських річках з їх тривалим і могутнім льодовим покривом. Хохулі *Myogale moschata* і ондатри *Ondatra zibethica*, більшою мірою пристосовані до водного способу життя, не вимагають обов'язкової наявності ополонки, оскільки живуть в норах або хатинах з виходом, що відкривається прямо у воду. Проте, якщо товщина льодового покриву велика і зона прибережної рослинності промерзає до дна, існування ондатр виявляється неможливим. Існування ондатр в зоні вічної мерзлоти утрудняє нальодями, які збільшують потужність льодового покриву і заливають хатини, в яких звірі живуть взимку (Лавров, 1946, 1957). Чим могутніший і стійкіший льодовий покрив на водоймищі, тим бідніша його фауна.

Тема 7. Екологія протистів

План

1. Екологічні групи найпростіших.
2. Роль вільноживучих протистів у загальній екосистемі.
3. Фактори, що визначають поширення протистів.
4. Географічне поширення протистів.
5. Збирання та культивування протистів.
6. Використання найпростіших для біоіндикації стану природних вод.
7. Поведінка протистів
8. Визначення найпоширеніших видів протистів.

Як вільноживучі, так і паразитичні протисти зустрічаються майже у всіх вологих чи водних місцях проживання: у прісній та морській воді, у вологому ґрунті, а також всередині інших організмів та на них.

Найважливіші екологічні групи протистів це:

1. Ендозообіонти
2. Ендофітобіонти.
3. Епіфіти.
4. Ґрунтови.
5. Водні.
6. Нейстонні.
7. Планктонні.
8. Інтерстиціальні.
9. Епібіонти.
10. Наросні.
11. Бентосні

Екологія протистів вивчена досить слабо через те, що ці організми дуже дрібні, заселяють лише „мікро ектопи”, швидко розмножуються, зустрічаються хоча й з великою рясністю, але протягом короткого часу. До недавнього часу вони були майже недоступними для інтенсивних польових експериментів.

Протисти досить добре пристосовані до своїх ектопів. Наприклад, прісноводні одноклітинні мають досконалий осморегуляторний апарат, який відрізняється від подібного апарату морських протистів. Форми, які населяють часто пересихаючі місця, можуть утворювати або цисти, або, навпаки – досить рухливі стадії. Паразити та види, що живуть у тілі інших живих істот, виробили спеціальні механізми передачі від одного господаря до іншого.

Протисти можуть існувати в дуже обмежених просторах, завдяки дрібним розмірам. Наприклад, між піщинками (інтерстиціалії). Особливо багато протистів зустрічається в осадах з розміром частинок 100-250 мкм. Більшість багатоклітинних не має змоги проникати в це середовище через значні розміри тіла, тому в згаданих мікротопах відсутні природні хижаки. Подібні мікроектопи, особливо на узбережжях морів, поділяються ще й стратиграфічно, тому що найпростіші з різними потребами у кисні віддають перевагу різним зонам в межах інтерстиціалії.

Кисень проникає в глибину ґрунту завдяки дифузії та руху води. Органічний матеріал, який осаджується з верхніх шарів води, розкладається бактеріями. Починаючи з певної глибини кисню для аеробних мікроорганізмів не вистачає (окислювально-відновлювальний потенціал стає негативним). Виникають відновлювальні, безкисневі умови, та починається анаеробний розпад. Тому певні види зустрічаються при різних значеннях окислювально-відновлювального потенціалу: інфузорія плевронема коронатум віддає перевагу місцям з потенціалом $+50^{\circ}$ - $+450^{\circ}$, а Сценоморфа левандрі - -250° - $+180^{\circ}$, тобто зустрічаються в різних шарах ґрунту.

У межах цих шарів протисти займають різноманітні екологічні ніші, тому що мають пристосування до зовсім різної їжі. Одні протисти живляться в основному аеробними бактеріями, інші – анаеробними прокаріотами, треті – водоростями, найпростішими або безпосередньо детритом. Харчова спеціалізація може бути такою глибокою, наприклад, різні види інфузорій роду *Remanella*, що фагоцитують діатомові водорості, віддають перевагу харчовим об'єктам певного розміру, завдяки чому мирно живуть поряд, в одному угрупованні, уникаючи конкуренції.

Переважна більшість вільноживучих протистів належить до мікроконсументів та мікрохижаків. Їхнє положення в екосистемі в цілому аналогічне подібному положенню більших за розміром організмів. Вони можуть бути фітофагами (споживають водорості), зоофагами (харчуватися іншими протистами або дрібними багатоклітинними) чи сапрофагами (вживати відмерлі рослинні чи тваринні рештки).

У дрібних організмів відносно швидко відбуваються метаболічні процеси, тому протисти роблять великий внесок у загальний кругообіг речовин, не

зважаючи на їх невеликі розміри тіла. Багато протистів прискорюють розпад рослинного матеріалу. Деякі зменшують кількість бактерій, споживаючи їх.

Стрічання та розподіл організмів у природі визначається абіотичними та біотичними факторами середовища. Протисти досить стійкі до дій абіотичних факторів, тому й зустрічаються у найрізноманітніших екотопах. Деякі протисти здатні переносити значну нестачу води, а у стані цисти – навіть повну її відсутність. Наприклад Colpoda, що за 12 годин встигають ексцистуватися, забезпечити себе їжею, здійснити розмноження мітотичним поділом та знову ініцистуватися. Завдяки такій здатності ці інфузорії можуть використовувати нічну росу як середовище існування.

Температурний діапазон нормального існування більшості протистів лежить у межах 4°-30° С, однак деякі види можуть витримувати екстремальні температури. Протисти, що населяють гарячі джерела, витримують температури до +54°С, а деякі види Euplotes виживають у морській воді з температурою -2°С.

Для більшості протистів необхідна наявність в довкіллі розчиненого кисню. Однак, існують види, що живуть у безкисневих екотопах і навіть у середовищах з відновлювальними властивостями. Це такі інфузорії, як Metopus і Caenomonas, а також вільноживучі Diplomonadida, наприклад Teromonas. Деякі з цих одноклітинних (як і інфузорії рубця жуйних) у своїй цитоплазмі містять метаноутворюючі бактерії. У присутності вуглекислого газу бактерії цих протистів можуть перетворювати іони водню, які потрапляють із зовнішнього середовища та є досить токсичними для їхніх клітин, у метан, утворюючи при цьому кисень.

На глибині евтрофних озер досить часто виникають безкисневі умови, коли у літні місяці верхні, багаті на кисень шари води нагріваються та перестають змішуватися з холодними масами води, що лежать нижче. У відповідь на це одноклітинні, які провели зиму у складі бентосу, піднімаються до межі між безкисневими та багатими на кисень водними шарами.

Крім вищезазначених абіотичних факторів, що впливають на поширення протистів, потрібно наголосити на значенні рН, концентрації вуглекислого газу, світлі та фізичних властивостей субстрату в житті одноклітинних.

Біотичні фактори

Найважливішими біотичними факторами для поширення протистів є наявність їжі, харчові конкуренти та хижаки. Зміни цих параметрів викликають зміни чисельності та складу популяцій протистів.

Зміни популяції, що відбуваються з певною періодичністю, залежать від часу генерації тих чи інших одноклітинних. Види з часом генерації близько декількох місяців, наприклад, більшість форамініфер, можуть існувати в дуже стабільних біотопах, утворюючи в них доволі складні угруповання. Час генерації деяких інших одноклітинних вимірюється годинами, наприклад у багатьох джгутикових, саркодових та інфузорій. Ці організми до того ж здатні швидко знаходити нові джерела їжі. Їхні популяції стрімко розвиваються, але дуже скоро згасають.

Серед протистів відомі види-«піонери», з яких розпочинається заселення нових місць проживання. Вони є еврибіонтами – використовують широкий

спектр їжі, швидко розмножуються. Заселення може відбуватися дуже швидко. Досліди з створенням у ставках штучних субстратів показав, що за три тижні на них оселилися 60 видів найпростіших. Але в екстремальних умовах освоєння нових екоотпів проходить дуже повільно, особливо якщо вони дуже віддалені від потенційних мешканців. У наповнених прісною водою бочках, які були встановлені на вулканічному острові Суртсей, що виник наприкінці 1963 року біля південного узбережжя Ісландії, через два роки було відмічено тільки близько 15 видів протистів.

Першими поселенцями звичайно бувають дрібні джгутиконосці, наприклад *Bodonidae*, за якими далі йдуть саркодові та інфузорії, що повільно ростуть. Після адаптації зазначених видів змінюється безпосередньо саме місце проживання, виникають нові екологічні ніші, наприклад для хижих протистів. Видовий склад та чисельність бактерій також зазнають значних змін за рахунок споживання протистами. Види, що з'явилися пізніше, починають конкурувати з видами-«піонерами», популяції яких повільно, але невпинно знижують чисельність, поки не зникнуть зовсім. Тепер в угрупованні залишаються лише види, які найкраще пристосувалися до середовища, яке суттєво змінилося за цей час. Нагадаємо, що подібне чергування різних видів називається сукцесією.

Лабораторні дослідження показали, що угруповання найпростіших нестабільні, оскільки кількість видів та чисельність особин у них можуть різко змінюватися протягом нетривалого часу, нерідко навіть впродовж однієї доби. Ці сукцесії, найвірогідніше, відображають виснаження тих чи інших харчових ресурсів, а також збільшення ролі хижаків.

У простій системі можна наочно продемонструвати вплив хижака на популяцію інфузорій, що живляться бактеріями. Якщо в культуру *Vorticella*, яка добре росте та розвивається, внести хижку інфузорію *Hemiophrys*, популяція *Vorticella* суттєво зменшує щільність, а чисельність *Hemiophrys* досягає максимуму. Коли у *Hemiophrys* закінчується їжа, то популяція цього хижака, в свою чергу, різко скорочується, *Vorticella* знову кількісно збільшуються та фагоцитують бактерій, що також за останній час помітно розмножились. Як тільки популяція *Vorticella* досягає максимальної щільності, знову з'являються *Hemiophrys*, і цикл повторюється знову.

У природних умовах ситуація, звичайно, не така проста, тому що щільність популяцій різних видів регулюється багатьма іншими факторами. Прикладом одного з таких факторів є присутність багатоклітинних тварин. Проникнення подібних організмів у місця проживання може призводити до різких змін угруповань протистів. Деякі багатоклітинні живляться найпростішими, інші, перемагаючи їх у конкурентній боротьбі за їжу, витісняють найпростіших.

Популяції найпростіших з високими показниками щільності особин зустрічаються в екоотпах, де немає *Metazoa*. Так, наприклад, вільні простори інтерстиціалі є занадто малими для багатоклітинних. З іншого боку, багаточисельні популяції найпростіших заселяють екоотпи з екстремальними фізичними та хімічними умовами, наприклад, в анаеробних середовищах, куди майже можуть проникати лише деякі багатоклітинні. Нарешті, щільні популяції одноклітинних розвиваються в деяких штучно створених екоотпах,

наприклад в активному намулі ємностей біологічної очистки стічних вод. У таких системах забруднена вода запускається у великі резервуари, в яких органічний матеріал розкладається бактеріями. Бактерії споживаються відповідними протистами, насамперед, сидячими інфузоріями-фільтраторами. Оскільки витрати води у вищезгаданих ємностях великий, тут не формуються значні популяції багатоклітинних, які б могли завдати значної шкоди протистам.

Найпростіші виробили різноманітні стратегії, які допомагають їм вижити при настанні несприятливих умов життя. Одні форми інцистуються, залишаючись життєздатними протягом 10-15 років. Особливо легко утворюють цисти ґрунтові найпростіші (тому, що проживають в екотопах, це дуже часто змінюється вміст води). Через наявність сухих періодів стінки цист у цих форм дуже міцні та непроникні. Це ж стосується й цист паразитичних форм. Однак, відомі протисти, наприклад *Didinium*, цисти яких хоча й допомагають їм пережити несприятливі зовнішні умови, але все ж таки повинні залишатися у воді, не пересихаючи. Додамо, що до складу цист найчастіше входить хітин, і рідше, целюлоза. Відомо, що інцистування стимулюється температурними змінами, зневодненням, змінами рН, низьким чи високим вмістом кисню, накопиченням продуктів обміну речовин, занадто високою щільністю популяції, нестачею чи надлишком їжі та іншими факторами. Про внутрішні фактори, що індукують утворення цисти майже нічого невідомо.

Екцистування також може бути спровоковане найрізноманітніми чинниками довкілля. В умовах експерименту до виходу протистів із стану цисти призводить заміна культурного середовища, додовання до нього гіпер- чи гіпотонічних розчинів, певних органічних сполук чи бактерій. Оскільки екцистування викликається зовнішніми факторами, значить існує потік інформації всередину цисти, незважаючи на її щільність.

Однак деякі протисти здатні витримувати повне висихання середовища й без цисти (криптобіоз). Сидячі види можуть тимчасово ставати нерухомими та відшукувати місця з більш сприятливими умовами проживання. Деякі види переходять до голодного стану, за якого для мінімального метаболізму потрібно лише 2-4% енергії від тіого рівня, що потрібний для клітин у нормальному стані. Існує ще одна альтернатива, коли при нестачі їжі у середовище виділяються метаболіти, які гальмують ріст протистів, в результаті чого кількість особин певного виду підтримується на мінімальному рівні. Подібний ефект має й канібалізм у популяціях протистів, що настає при несприятливих умовах життя.

Загальновідомо, що щільність особин та кількість видів протистів в екотопі залежать, насамперед, від наявності відповідної їжі. Різні види віддають перевагу «своїм» харчовим об'єктам. Крайніми варіантами можна вважати, наприклад, великих „всеїдних” аміб, здатних фагоцитувати особин майже усіх видів, та таких інфузорій, як *Pseudomicrothorax*, які живляться виключно синьо-зеленими водоростями певних родів. Паразитичні протисти є високоспеціалізованими видами, оскільки мають потребу в лише конкретних видах-господарях для успішного розвитку та поширення.

Важливими джерелами їжі для вільноживучих гетеротрофних протистів є бактерії, синьо-зелені водорості, гриби, дрібні Metazoa, а також гниючі тканини рослин і тварин. Який вид може фагоцитуватися в якості їжі, залежить, головним чином, від будови ротового апарату.

Географічне поширення протистів

Численні вільноживучі протисти помірних кліматичних зон, напевно скоріше за все, є космополітами. Однак, у деяких випадках детальні дослідження довели, що певні види конкретного роду зустрічаються тільки в чітко визначених частинах світу. Цікаво, що *Tetrahymena australis* та *T. carpicornis* зустрічаються лише в Австралії. У тропіках, напевно, живуть протисти, які найвірогідніше через кліматичні умови більше ніде не зустрічаються. Ареали паразитичних форм в основному залежать від поширення їхніх господарів.

Широке розповсюдження більшості видів протистів пояснюється тим, що механізми та можливості розселення у них найрізноманітніші. Через свої дуже дрібні розміри найпростіші легко переносяться на великі відстані у найдрібніших краплинах води чи у вологому матеріалі на інших, більших за розмірами організмах. Цисти досить часто розсіюються вітром.

Зростаюча схильність людей до мандрівок на великі відстані призводить до проблем, пов'язаних з поширенням паразитів. Збудники хвороб завозяться в країни, де раніше не спостерігалися, чи в регіони, де вони досить давно були знищені в результаті успішних заходів боротьби. В Україні, на превеликий жаль, знову постала проблема поширення малярії, збудники якої потрапляють на територію країни разом з хворими нелегальними мігрантами або вояками-українцями, що деякий час провели в небезпечних з точки зору цієї хвороби місцевостях.

У результаті потрапляння у незвичні умови проживання деякі протисти стають надзвичайно небезпечними для людини. Вільноживучий представник саркодових *Naegleria fowleri* (Schizopyrenida) в теплих тропічних водах може перетворюватися на патогенну форму, яка викликає небезпечний „амебний менінгіт”, який призводить до смерті хворих за тиждень. Подібні захворювання стали поширеними в умовах помірного клімату; заразитися можна тільки у штучно нагрітих плавальних басейнах та купальнях, а також у місцях скиду нагрітої води з охолоджувальних систем електростанцій.

Місця збору найпростіших

Майже всі вологі та водні біотопи заселені одноклітинними найпростішими. Зелене або коричневе забарвлення води вказує на значну кількість джгутикових. У випадку такого водоростевого „цвітіння” кількість особин одного виду (або небагатьох видів) завжди буває значною, а кількість видів – дуже невеликим.

Найкращими місцями для взяття проб у водоймах є пологі схили берегів з гниючим рослинним матеріалом. Тут відбувається рясний розвиток та ріст бактерій, які є основною їжею для більшості протистів.

Проби потрібно брати з глибини не більше, ніж декілька сантиметрів від поверхні води, тому що саме тут, як правило, оптимальні умови життя одноклітинних. Ємностями для проб можуть бути чисті скляні банки, а також пластикові торбинки. У посуд потрібно крім води помістити також придонний осад з того ж місця водойми. У випадку взяття проб з вологого субстрату (болотяні ґрунти, купи моху) рекомендується залити їх на деякий час водою, а потім сильно відтиснути й всю рідину зібрати. Якщо потрібно з'ясувати склад одноклітинних у проточній воді чи у віддалених від берега частинах водойми, доцільно використати планктонну сітку.

Симбіотичних та паразитичних протистів можна знайти майже у всіх Metazoa. Грегарини знайдені у більшості безхребетних, наприклад у сім'яникових міхурцях дощових черв'яків та кишечнику борошняних черв'яків. Джгутикові живуть у прямій кишці термітів та тарганів, які живляться деревиною. У рубці жуйних знайдено велику кількість інфузорій. Значна кількість протистів, в основному сидячих інфузорій (Peritricha, Chonotricha, Suctoria), живуть на тілі інших тварин, наприклад риб та членистоногих.

Культивування одноклітинних

Якщо польові проби хочуть зберегти протягом деякого часу в лабораторії, їх найкраще перелити у великі чашки Петрі і додати в них декілька зерен рису чи перекип'яченої пшениці. Ця добавка стимулює ріст бактерій. Якщо частину проб поставити у помірно освітлене місце, в них будуть переважно розмножуватися фотосинтезуючі форми. Для іншої частини проб бажано вибрати затемнене місце, щоб у них переважно розвивалися гетеротрофні види. Проби не потрібно ставити у дуже тепле місце (цілком достатньо кімнатної температури).

Зазначені культури, як правило, є змішаними та містять значну кількість різноманітних видів. У таких умовах організми виживають у кращому разі декілька тижнів, а потім гинуть. Якщо ми хочемо одержати чисті культури певних видів, потрібно виводити їх з однієї особини (так звані клональні культури). Зазвичай це зробити нелегко, тому що у більшості випадків оптимальні умови життя для відповідного організму невідомі. Та все ж таки деякі види досить легко культивувати, наприклад, Paramecium. Культурним середовищем слугує відвар сіна: 15 г подрібненого сіна кип'ятять 15 хвилин у бідистильованій воді, потім фільтрують. Середовище виливають у чашки Коха (висотою 6 см, діаметром 10 см) чи у скляні банки. У кожному культуральну посудину кладуть також декілька прокип'ячених стебел сіна. На ніч посудини залишають незакритими, щоб у середовище потрапили бактерії. Потім їх щільно закривають кришками. Через 1-2 дні туди вносять парамецій, які в таких культурах зберігаються декілька тижнів. Замість бідистильованої води можна використовувати продажну негазовану воду (тобто ту, що не містить вугільну кислоту). Цією водою можна час від часу розводити польові культури.

Хижих протистів, які живляться іншими одноклітинними, наприклад амеб, можна утримувати у середовищі Чоклі: 80 мг хлориду натрію, 4 мг гідрокарбонату натрію, 4 мг хлориду калію та 1,6 мг водного гідрофосфату кальцію в 1 л бідистильованої води. Замість цього середовища, до речі, також

можна використати негазовану мінеральну воду. Приблизно 2 рази на тиждень до культур потрібно додавати кормові організми – як правило, таких інфузорій як Paramecium та Colpidium – для того, щоб хижаки не тільки залишалися живими, але й розмножувалися. Через декілька тижнів, коли кількість особин почне знижуватися, потрібно здійснити пересів у свіже середовище.

Автотрофні одноклітинні, такі як евглени, мають певні потреби, як правило у мінеральних солях і добре розвиваються при відповідному освітленні. Найпростіше використовувати рідкі добрива для квітів у концентрації 1 мл на 100 мл бідистильованої води. Такі культури надзвичайно довго живуть (декілька місяців), але, на жаль, відносно повільно розмножуються.

Для фізіологічних та біохімічних досліджень іноді необхідно вирощувати одноклітинних у масових кількостях та за умови повної відсутності будь-яких інших організмів (аксенічно). Протягом останніх десятиріч аксенічно успішно культивують інфузорію Tetrahymena та Paramecium. Культуральне середовище, яке після приготування потрібно автоклавувати, складається з 10 г протеозопептона, 5г хлориду натрію, 2г декстрози та 8г дріжджового екстракту на 1л бідистильованої води. Інокуляція середовища культивованими організмами потребує жорстких стерильних умов роботи, щоб запобігти її бактеріальному забрудненню.

Протисти як індикатори чистоти води

Протисти – біоіндикатори якості води, особливо ступеню її забрудненості. Для оцінювання стану чистоти води застосовують два методи.

1. Користуючись шкалою сапробності, виділяють серед видів, що зустрічаються у водоймі, провідні організми з точки зору індикації певного ступеню чистоти води (табл.1).

Для оцінки якості води застосовують індекс різноманітності та кількісні відношення окремих видів у угрупованні найпростіших.

Звичайно, що при використанні обох методів оцінювання поряд з протистами враховують також видовий склад водоростей, вищих рослин та багатоклітинних тварин. Разом із взяттям проб для визначення провідних організмів потрібно вимірювати також абіотичні фактори у місці дослідження (температуру, рН, вміст кисню тощо).

Рівні сапробності	Ступені трофності	Приклади провідних організмів (протистів)
Полісапробний: дуже сильне органічне забруднення, мало кисню, багато бактерій; видовий склад збіднений, чисельність особин велика.	Політрофний: сильний надлишок поживних речовин (гниюча вода)	Джг.: Hexamita, Trepomonas С.: Pelomixa Vahlkampfia І.: Caenomorphia, Colpidium, Epalxella, Lacrymaria, Metopus, Vorticella
Альфа-мезосапробний: значне органічне забруднення, мало	Евтрофний: багато поживних речовин, багато	Джг.: Bicoesa, Bodo, Chilomonas І.: Carchesium,

кисню; видовий склад багатий, чисельність особин висока	фотосинтезуючих протистів	Chilodonella, Paramecium, Urocentrum
Бета-мезосапробний: слабка органічне забруднення, багато кисню; видовий склад багатий	Евтрофний: багато поживних речовин, багато фотосинтезуючих протистів	Джг.: Dinobrion, Synura С.: Amoeba, Eshinosphaerum І.: Euplotes, Halteria
Олігосапробний: чиста вода, багата на кисень; видовий склад бідний, чисельність особин низька	Оліготрофний: мало поживних речовин	Джг.: Diplosiga С.: Acanthocystis, Mayorella І.: Dirlptus, Strobilidium, Thuricolla

Прим. Джг. – джгутикові; С. – саркодові; І. – інфузорії.

Поведінка найпростіших

Як відомо, найпростіші здатні сприймати з довкілля різноманітні подразники та реагувати на них. Звичайно, відповідь на подразнення полягає у просторовому переміщенні (таксисі). Зараз важко дати відповідь на питання, як саме протисти сприймають та проводять збудження. Однак не всі види поведінки одноклітинних можна інтерпретувати як відповідь на зовнішні подразники. В певних межах ці організми, особливо інфузорії, здатні до спонтанних поведінкових проявів.

Якщо подразнення викликає „реакцію переляку”, тобто раптовий рух без певної мети та напрямку, говорять про фоботоксичну поведінку. Якщо ж після подразнення починається цілеспрямований рух до джерела подразнення або від нього, мова йде про позитивний або відповідно негативний топотаксис. Між фобо- та топотаксисами провести чітку межу не завжди вдається.

Якщо за критерій взяти характер збудника, можна виділити наступні таксиси: фототаксис, хемотаксис, механотаксис, геотаксис, термотаксис, реотаксис, гальванотаксис.

Фототаксис

Фототаксис спостерігається у багатьох вільноживучих протистів. У автотрофних форм він позитивний при низькому ступеню освітлення, і негативний при високому. У гетеротрофних організмів найчастіше спостерігається негативний фототаксис. Існують позитивні та негативні фототаксичні реакції, які означаються термінами „step-down” та „step-up”. Перші призводять до концентрації організмів у освітленому місці, другі – до уникання ними світлової плями. Як свідчать експерименти, протисти мають таку систему сприйняття світла, яка дозволяє їм не тільки оцінювати інтенсивність освітлення, а й розпізнавати довжину його хвилі. Природа фоторецепції у протистів повністю не з’ясована. Загальновідомо, що у зелених джгутикових сприйняття світла забезпечується стигмою. Але уявлення про механізм фоторецепції дещо змінилося після того, як у прилеглих до стигми областях плазматичної мембрани був знайдений родопсин.

Досить цікавим феноменом є позитивний фототаксис гетеротрофних інфузорій, що містять всередині клітини симбіотичні водорості, наприклад, *Paramecium bursaria*. Але все-таки, це явище не можна узагальнювати, тому що в інших випадках звичайні інфузорії виявляють негативний фототаксис.

Хемотаксис

Хеморецепція реалізується в протистів у декількох формах. Хімічне подразнення не обов'язково призводить до безперечного хемотаксису. Наприклад, фаготрофні одноклітинні здатні (принаймні, у певних випадках) реагувати на хімічні особливості їжі, а в певних межах і вибирати її, не виявляючи при цьому явного хемотаксису. Відомі випадки, в яких разом з природою хімічної речовини для хемотаксису особливо важливе значення рН.

Хеморецепція, безперечно, має велике значення для протистів у природних умовах. Однак, природа хемотаксису одноклітинних еукаріот досі не встановлена до кінця. Виключенням є процес кон'югації у інфузорій. У цьому випадку відомо, що певні хімічні речовини (гамони), що діють у надзвичайно слабких концентраціях, дозволяють комплементарним партнерам по кон'югації знаходити один одного.

Інший приклад явно вираженого хемотаксису представлений органотропією у паразитичних одноклітинних. Наприклад, після свого звільнення з ооцисти спорозоїти *Plasmodium*, циркулюючи з гемолімфою по всьому тілу комара, збираються за принципом „хімічної лопушки” у слинних залозах, звідки потім без утруднення можуть передаватися іншому хазяїну.

Механотаксис

Механотаксис можна поділити на два види: тигмотаксис та реотаксис. Тигмотаксисом називається позитивна чи негативна реакція одноклітинних на твердий субстрат. Прикладом негативного тигмотаксису є реакція втечі у інфузорії тувельки, коли це найпростіше натикається на перешкоду, одержуючи при цьому механічне подразнення. Позитивний тигмотаксис властивий багатьом протистам, що живуть у наростах на підводних предметах, а також багатьом ектопаразитичним та ектокоменсальним формам (наприклад, інфузоріям ряду *Thigmotrichida*), що повзають чи ковзають по поверхні неживих чи живих субстратів.

Якщо одноклітинне виявляє негативний чи позитивний топотаксис по відношенню до потоку оточуючої рідини, говорять про реотаксис. Багатьом інфузоріям властивий позитивний реотаксис, тобто вони завжди пливають проти течії.

Війки, як правило, вважаються структурами, які сприймають механічні подразнення. В якості доказу цього положення було виявлено „комплекс дорзальних щетинок” у *Eupotrichida*. Мова йде про короткі війки, розташовані у вигляді поздовжніх рядів на дорзальній стороні тіла інфузорії. Базальні тільця цих війок, розташованих на дні неглибоких ямок, завжди оточені 8-10 видовженими ампулами, у зв'язку з чим основи війок схожі на зірочки. Вважають, що коли ці війки відхиляються токами води, то чинять неоднаковий тиск на внутріклітинні ампули. Інфузорії таким чином можуть сприймати напрям потоку і відповідно регулювати свій рух.

Геотаксис

Деякі одноклітинні можуть співвідносити свої рухи з напрямком сили тяжіння. Як правило, протисти демонструють негативний геотаксис. Вважають, що земне тяжіння може сприйматися через тиск, який чиниться на цитоплазму травними вакуолями чи вакуолями з кристалічними включеннями. Якщо парамеції нагодувати залізними стружками а потім помістити їх у магнітне поле, вони попливуть від магніту. Це доводить, що тиск травних вакуолей на цитоплазму відіграє вирішальну роль у механізмі геотаксису.

Деякі інфузорії, особливо *Loxodidae*, у цитоплазмі містять так звані мюллерівські тільця, тобто заповнені рідиною вакуолі, в кожній із яких у завислому стані знаходиться кулька, схожа на плід тутового дерева (шовковиці), з високим вмістом барію. Ця кулька пов'язана із стінкою вакуолі через мембрану. Саме у цьому місці поза вакуолею розташовані базальне тільце короткої війки та безвійкове базальне тільце. У цьому випадку спостерігається аналогія зі статистами – органами рівноваги *Metazoa*. Однак експериментальних доказів того, що мюллерівські тільця *Loxodidae* справді виконують роль статистів, поки що не існує.

Термотаксис

Без сумніву, одноклітинні здатні до сприйняття температури, однак ніяких відомостей про природу температурних рецепторів поки що немає. Ні позитивного, ні негативного термотаксису у протистів не спостерігали. Мабуть, в основному має місце фототаксис, який призводить до накопичення організмів у області оптимальних температур. Наприклад, у інфузорії туфельки температурна зона оптимуму лежить між $+24^{\circ}$ та $+28^{\circ}$ C.

Гальванотаксис

Загальновідомо, що парамеції у середовищі, через яке пропускають електричний струм, цілком спрямовано плывуть до катоду. Цей феномен, який у природі зазвичай не зустрічається, пов'язаний з тим, що війки на поверхні клітини, спрямованої до катоду, витримують реверсію биття при вмиканні струму. Це призводить (в залежності від вихідного положення щодо електричного поля) до більш чи менш сильного повороту клітин, в результаті чого вони починають плывти саме до катоду.

Не всі одноклітинні прямують до катоду в електричному полі. Так, *Opalina* та *Chilomonas*, наприклад плывуть до аноду, в той час як *Spirostomum* та *Climacostomum* орієнтуються паралельно до силових ліній електричного поля.

Тема8. Особливості та типи стосунків тварин з живими організмами

План

1. Особливості стосунків рослин і тварин.
2. Типи паразитизму. Коадаптація паразитів і господарів.
3. Приклади симбіозу та конкуренції в тваринному світі.
4. Стосунки хижак - жертва.
5. Енергетична роль тварин в екосистемах.
6. Біологічні методи боротьби з шкідниками сільського і лісового господарства.

Значення рослин в житті тварин

Рослини — необхідна їжа рослиноїдних тварин; від неї залежать їх географічне розповсюдження, розподіл за біотопами та чисельність.

В окремих ярусах рослинного угруповання створюється особливий мікроклімат, сприятливий для різних тварин. Рослинність забезпечує притулки і укриття від ворогів, а хижакам утруднює або, навпаки, полегшує полювання. В якості субстрату, місця відкладання яєць та існування личинок багато водних і сухопутних моллюсків, риби, комахи й інші тварини використовують рослини. Нижчі гриби, бактерії, віруси викликають численні й нерідко згубні захворювання тварин, але більшість з них слугують важливою їжею.

Харчові та просторові зв'язки тварин з рослинами, що склалися історично, визначили основні особливості будови багатьох груп тваринних угруповань. З цим пов'язані особливості динаміки чисельності як окремих популяцій, так і угруповань.

Залежність чисельності та розповсюдження тварин-фітофагів від великої кількості й розподілу рослин особливо чітко виявляється у тварин із спеціалізованим живленням. Так зване мереживо ареалу, або конкретне розміщення популяцій певного виду тварин усередині області його поширення відповідає розподілу кормів, але звичайно буває більш вузьким, оскільки обмежується також мікрокліматом і хімічним складом середовища, наявністю притулків, ворогами та конкурентами.

Значно частіше область незаселеного тваринами простору співпадає не з ареалами окремих видів рослин, а рослинних комплексів.

Зміни кількості та складу рослинних кормів приводять до змін у географічному розповсюдженні та чисельності пов'язаних з цими кормами тварин. Вирубка лісів, збільшення площ під посіви культурних рослин, посилений випас худоби на цілих ділянках, косовиця та культурне лувництво привели до перебудови рослинного покриву планети. Це виявилось сприятливим фактором для одних і негативним для інших тварин.

Непостійність запасів рослинного корму в природі обумовлює зміни чисельності рослиноїдних тварин. В окремі роки бувають різні врожаї насіння деревних рослин — основного корму багатьох хребетних і безхребетних тварин. Роки середнього або значного плодоношення деревних порід змінюються неврожаєм. Окремі види дерев плодоносять у різні терміни та з різною частотою рясності врожаю. Так у сосни звичайної під Москвою високі врожаї повторюються через 3-5 років. У Лапландії, вона добре плодоносить раз на десятиріччя, під широтою 68° 30' не частіше, ніж раз у 15-20 років, а на межі розповсюдження — ще рідше. В умовах середнього врожаю сосни звичайної під Архангельськом на кожний гектар випадає близько 0,5 кілограма насіння, тоді як у південних борах (Брянське лісництво, Бузулуцький бір) — 15кг на гектар. Дуб у придунайських країнах дає врожаї майже щорічно, в південній Німеччині вони бувають рясними через кожні 5-6 років, а в північній — через 8-10 років.

При масовому нападі на насіння комах-шкідників або зараженні їх

грибними захворюваннями споживання цих кормів птахами і ссавцями навіть в урожайні роки досить незначне.

Добре відома значна мінливість показників врожайності плодів, насіння трав'янистих рослин, чагарників і напівчагарників, а також і грибів. Також мінливою є маса та якість вегетативних частин трав'янистих рослин. Особливо велику роль відіграють зміни запасів та якості рослинних кормів у динаміці чисельності тварин-стенофагів. У роки неврожаїв насіння ялини та сосни шишкарі не розмножуються й ведуть переважно кочовий спосіб життя; при рясному плодоношенні хвойних відкладання яєць, насиджування кладки та вилуплювання пташенят відбуваються взимку. Збільшення чисельності білок відбуваються наступного року після врожаю насіння хвойних оскільки сезон їх розмноження закінчується до періоду дозрівання чергового урожаю насіння цих порід, який ефективно використовується лише наступного року. Дещо рідше, але під впливом оптимальної забезпеченості кормом у білок навіть з'являються пізні повторні жовтнево-листопадові виводки. Масове розмноження нориці звичайної та степової, зазвичай також бувають після теплої й вологої осені.

У всіх випадках першопричиною посиленого розмноження є велика кількість їжі та її високі кормові якості, зокрема, високий вміст вітаміну Е. У роки неврожаю кормів не тільки різко падає інтенсивність розмноження, але й через нестатки кормів зростають загибель та міграції тварин. Для видів, що харчуються різноманітними кормами (поліфагів), або тварин, запаси кормів яких в природі схильні до незначних коливань, їжа рідше відіграє роль безпосереднього регулятора чисельності, особливо в південних районах, де сніговий покрив не перешкоджає процесу добування корму.

У взаєминах рослин та тварин-фітофагів велике значення мають хімічні форми зв'язку. Для захисту, а саме, зменшення пресу споживачів, окремі види рослин накопичують отруйні, подразливі чи речовини з неприємним запахом (глікозиди, алкалоїди, терпенові та фенолові похідні, смоли та ін.). Тому у багатьох рослиноїдних тварин сформувалась вибірковість у живленні та іноді нечутливість до рослинних отрут. Відомо, що вкрай отруйними грибами мухоморами живляться слизуни. Отруйний для худоби молочай споживають нориці. З'ясовано, що гусинь молочайного бражника *Deilephia euphorbiae* має особливі залози, які виділяють назовні отруйні речовини, які потрапили у кров з їжею. Їстівні та отруйні рослини розпізнаються тваринами за специфічним запахом, який обумовлений особливими виділеннями рослин. Отруйні речовини рослин можуть впливати негативно не тільки на організми тварин, але й на нормальний розвиток у них симбіонтів (наприклад, у рубці жуйних копитних). Тварини уникають споживання таких рослин.

Вибірковість живлення у багатьох видів тварин чітко виражена. Тварини віддають перевагу не тільки окремим видам рослин, але навіть окремим екземплярам, або окремим їх частинам. Г.Б. Зонов з'ясував, що взимку глухарі для живлення хвоєю вибирають лише певні дерева, на яких споживають хвою певного віку. Було досліджено, що саме вона багатша на цукри та містить менше клітковини та смол.

Специфічні виділення рослин регулюють репродуктивні цикли деяких

тварин. Доведено, що виділення листя дуба діє як феромон, що сприяє паруванню у дубового шовкопряда (Шейфер, 1980).

Роль тварин в житті та еволюції рослин

Як еволюція, так і сучасне існування рослин тісно пов'язані з діяльністю тварин. Про це свідчать більшість морфологічних і фізіологічних особливостей рослин і, перш за все, їхні захисні пристосування. Механічним захистом рослин від споживання тваринами є шкірясте листя, волоски, щетинки, тверда кора, шпильки, колючки, клейкі виділення та інші. У дикої груші шпильки є тільки на нижніх гілках і відсутні у верхній частині крони, яку не можуть дістати навіть великі копитні. У соках багатьох рослин містяться гіркі й отруйні речовини (ефірні масла, глікозиди та алкалоїди). Захисними пристосуваннями слугують й жалкі органи. Отруйність нарцисів, традесканцій, орхідей та безлічі інших видів, неприємний смак або наявність у листі голкоподібних кристалів оксалатів, що викликають у тварин печію при їх пережовуванні та травленні, різноманітні жалкі органи й колючки захищають рослин лише відносно. Мухомор, отруйний для мух, охоче поїдається деякими слизунами. Молочай є дуже отруйним для великої рогатої худоби худоби, але його охоче споживають звичайні нориці та він складає основу живлення гусениць молочайного бражника.

Отруйні ягоди й насіння багатьох рослин без шкоди для себе споживають горобині птахи, кулики, мартини та куроподібні.

Навіть неповний захист від винищування тваринами має значення для рослин, і саме він пояснює широке розповсюдження у місцях посиленого випасання худоби таких «неїстівних рослин», як чортополохи, молочаї, вовчий корінь, чистотіл, чемериця тощо.

Дуже важливими є й інші захисні властивості рослин - імунітет проти проникнення та розвитку паразитів і шкідників, який помітно ослаблюється при існуванні рослин у несприятливих умовах. Цим пояснюються значні пошкодження рослин, що ростуть на збіднених виснажених ґрунтах: осики на підзолах, наприклад, страждають від комах сильніше, ніж дерева на мергелях. Відома чисельна група так званих «вторинних шкідників», що нападають на ослаблені рослини з пригніченими захисними реакціями. Захистом від пошкодження є здатність до швидкого відновлення втрачених частин рослин і вегетативне розмноження.

Здатністю до порослевого відновлення (від пеньків) володіють майже всі листяні дерева і чагарники, але вона відсутня у хвойних - групи, розвиток якої йшов в палеозої - середині мезозою, коли сучасні винищувачі насіння ще були відсутні. Розвитку цієї здатності у листяних порід, мабуть, сприяло знищення насіння комахами, птахами, ссавцями та іншими тваринами. Для деяких видів дерев насінніди слугують серйозною перешкодою насінного відновлення. Так, посів дуба жолудями в більшості місць майже неможливий через їх поїдання дрібними лісовими гризунами та комахами. У роки масового розмноження цих шкідників урожаї насіння майже повністю знищуються. Вище зазначена періодичність плодоношення деревних порід може розглядатися як пристосування. Врожайні на насіння роки звичайно припадають на періоди незначної чисельності тварин, які живляться насінням, оскільки в умовах

бідності кормової бази у попередній рік вони розмножувалися менш інтенсивно. Завдяки цьому в рік рясного плодоношення проростає значна частина насіння, що дозріло та розповсюдилося.

Тварини сприяють розмноженню (запилення) та розселенню (розповсюдження насіння і спор) рослин. Основними тваринними запилювачами є комахи. Менше значення належить птахам, що запилюють орнітофільні рослини (орхідні та деякі ін.). Відомі численні випадки дивних коадаптацій (взаємних пристосувань) рослин та їх запилювачів, що дозволяють проникати в квітку лише пристосованим комахам, які приваблюються яскравим забарвленням віночка, запахом та специфічним випромінюванням квіток. Рослини, запилювані нічними тваринами, частіше мають білі квітки з сильним ароматом. Денні запилювачі реагують на яскраве кольорове забарвлення. У степу й пустелі, де дмуть сильні вітри, переважають рослини з квітками без запаху. Запилювані переважно перетинчатокрылими комахами квітки відрізняються прихованими нектарниками та складним механізмом розкриття віночків. Звичайно вони червоні або фіолетові та мають спеціальні майданчики для посадки комах, що прилітає (первоцвіти, черевички, більшість губоцвітих, орхідних, бобових). Квітки, запилювані лускокрылими, мають нектар у глибоких трубчастих вмістилищах і відкрито розташований пилко (лілії, флокси, деякі гвоздики, тирлич). Квітки, запилювані двокрылими, частіше забарвлені в білі та сині кольори; вони відкриті, з легко доступним нектаром. Квітки, що видають запах падла, запилюються падловими та м'ясними мухами.

Серед птахів-запилювачів найбільше значення мають колібрі, папуги-лорі, нектарниці та інші. Однак у Великій Британії квітки акліматизованої орнітофільної рослини *Fritillaria imperialis* (природний ареал сягає від Турції до Гімалаїв), що мають солодкий нектар, активно відвідують блакитні синиці *Parus coeruleus*, після чого зав'язуються плоди.

Налічують близько 1580-1600 видів птахів, що харчуються переважно нектаром і комахами, яких знаходять у квітках. Орнітофільні рослини привертають увагу птахів червоним, рідше білим або жовтим забарвленням; вони звичайно не пахнуть. В західній Австралії птахи запилюють більше 50 видів рослин (16% флори).

У процесі запилення беруть участь і ссавці. Найбільш відомими є рукокрылі – крылани у Старому Світі та листоносі летючі миші в Америці. Усього відомо близько 130 родів „хіроптерофільних” рослин. Їхні ознаки – це наявність великих білих ароматних квіток з довгими та міцними горизонтально розташованими квітконіжками, які „виносять” їх за межі крони дерева.

Види-запилювачі мають добре розвинений зір та нюх, але, на відміну від решти рукокрылих, не здатні до ультразвукової локації. Цікаво, що рослини, квітки яких запилюються рукокрылими, мають пилко з підвищеним вмістом білку. Крім того, до його складу входять такі амінокислоти, як пролін і тирозин, що, власне, не мають значення для самих рослин, але є дуже важливими для тварин.

Близько 10 видів деревних рослин запилюються за у часті приматів.

Характерне явище синхронізації біологічних циклів рослин та їх запилювачів. У видів, які запилюються тваринами, активними вночі, віночки квіток відкриваються ввечері та закриваються ближче до ранку. Для них притаманні біле забарвлення квіток та сильний запах. Відомо, що запилювачі в свою чергу „підлаштовують” життєвий цикл до ритмів запилюваних рослин. Наприклад, юккова міль *Tegeticula maculate* не лише запилює квітки юкки, але й відкладає свої яйця у зав'язь. На цьому заснований взаємозв'язок репродуктивних циклів обох видів: міль забезпечує перехресне запилення, а її личинки, видаючи частину насіння, регулюють його кількість. Наприкінці сезону самки відкладають яйця не у квітки, а у дозрілі плоди, із пізніх квіток плоди найчастіше не утворюються.

Рознесення насіння і спор рослин тваринами — зоохорія, відіграє важливу роль у розповсюдженні рослин. Воно забезпечується певними взаємними пристосуваннями. Розрізняють перенесення насіння та спор на поверхні тіла тварин, або ектозоохорію, і перенесення їх у травному тракті — ендозоохорію. У першому випадку вони або прикріплюються до поверхні тіла за допомогою спеціальних пристосувань (гачків, зачіпок, щетинок, клейких речовин тощо.) або, маючи дуже дрібні розміри (насіння багатьох водних і болотяних рослин), з брудом прилипають до кінцівок та інших частин тіла тварин. Розповсюдження багатьох степових і лугових рослин і, особливо насіння прибережних і водних видів, відбувається переважно тваринами.

„Активною ектозоохорією” називають рознесення птахами, звірами та деякими комахами великого за розмірами насіння без спеціальних пристосувань до безпосереднього прикріплення до тіла тварин. Цей спосіб пов'язаний із запасанням тваринами корму, при якому значну частину зібраного насіння господарі або не знаходять, або через якісь причини не використовують. Розповсюдження дуба проводиться переважно сойками, що ховають жолуді в лісову підстилку, під пеньки та коріння дерев. Розповсюдження сибірськими горіхівками кедрової сосни та європейськими горіхівками ліщини відбувається таким же шляхом. У південному Прибайкаллі горіхівки заносять на ділянки загиблих від шовкопряда, вирубаних або згорілих лісів значну кількість кедрових «горішків», що коливається від 43 тисяч „горішків” за рік на 1 га (12,9 кг) до 8,5 тисяч (2,5 кг). Збитки урожаю „горіхів”, пов'язані з їх споживанням, повністю компенсуються розповсюдженням.

У той же час мишоподібні гризуни, розтягуючи ці „запаси”, шкодять відновленню кедр. У мурашниках та термітниках господарі цих споруд влаштовують своєрідні „грибні сади”, поступово споживаючи їх. Спори грибів розносяться дрібними гризунами. У США з досліджених дрібних ссавців 309 видів поширюють гриби-мікоризоутворювачі.

Насіння череди пониклої *Bidens cernua*, яке має чіпкі шипи, розповсюджує хвостата амфібія роду *Ambistoma*. Черепаха *Testudo graeca* в Іспанії живиться рослинами принаймні 50 видів, із яких три підвищують схожість після проходження крізь травний тракт.

Ендозоохорія властива ягідним трав'янистим рослинам, чагарникам та плодовим деревам, що приваблюють тварин яскравим забарвленням і смаком

(цукристістю) плодів. Тваринами засвоюється лише м'якоть плодів, тоді як насіння проходить травний тракт не пошкодженим. Процес проростання такого насіння, оболонка якого була дещо порушена соляною кислотою шлункового соку, навіть прискорюється та полегшується. З'ясовано, що схожість насіння борщівника *Heraclеum laciniatum*, вилученого з екскрементів ведмеда грізлі, досягає 65%, у того ж насіння, що перезимувало у заморожених екскрементах, становить навіть 85%. Схожість насіння, яке було зібране з рослин була відповідно 38-52% (Applegate et al., 1979).

До списку розповсюджувачів насіння рослин-орнітохорів належить багато дрібних горобиних птахів. Дрізд-омелюх активно поширює насіння паразита рослин — омели білої. Розповсюдження на Гавайських островах завезеного з Мексики чагарнику лантан, що засмічує пасовища, відбулося тільки після акліматизації на них індійського птаха майни, який охоче споживає ягоди цієї рослини.

Проте не всі види птахів, що харчуються плодами, разносять насіння. Снігурі та деякі інші в'юркові дроблять їх ще в ротовій порожнині міцним дзьобом, а остаточне подрібнення насіння забезпечується наявністю в м'язовому шлунку камінчиків. Спеціалізація живлення насінням спряжена з виробленням пристосувань, які підвищують ефективність перетравлення. Відповідно знижується роль цих видів у поширенні насіння. Типово зерноїдні птахи, наприклад, горобці, повністю перетравлюють насіння конюшини. А у всеїдних граків приблизно третина спожитого насіння виводиться з організму в стані, придатному до проростання. Поїдаючи вегетативні частини рослин насіння та плоди, тварини активно сприяють їх розмноженню та розповсюдженню, впливають на склад і структуру рослинних угруповань.

Відомо, що на екскретах тварин (сечі, екскрементах) розвивається багатша рослинність як наземних, так і водних біогеоценозів. Так біомаса планктону більша у місцях розташування колоній морських птахів та концентрації мідій: як послід, так і метаболіти моллюсків стимулюють продукцію фітопланктону так само, як і біогенні мінеральні солі (Галкіна, 1979).

Типи паразитизму. Коадаптація паразитів і господарів

Типи паразитизму. На основі харчових і просторових зв'язків тварин виник паразитизм і близькі до нього форми співжиття: мутуалізм, або обопільно корисне існування; квартирантство, або аменсалізм; коменсалізм, або нахлібництво.

Паразитами називають тварин, які живуть за рахунок особин іншого виду, будучи тісно пов'язані з ними в своєму життєвому циклі на більшому або меншому його протязі. Паразити харчуються соками тіла, тканинами або перетравленою їжею своїх господарів, причому такий паразитичний спосіб життя є специфічною видовою ознакою даного паразита. Крім того, паразити постійно або тимчасово використовують організм господаря, як територію свого проживання. Це визначення охоплює все різноманіття паразитичних стосунків, дозволяючи відрізнати від справжніх так званих помилкових, або гостьових паразитів. В останньому випадку проникнення в тіло іншого організму й навіть тимчасове живлення за його рахунок являє собою випадкове явище. Наприклад, тимчасове перебування личинок кімнатної, сірої м'ясної та

інших мух у кишечнику людини чи тварини, або падлової мухи в некротичних тканинах ран. Взаємини паразитів із зовнішнім середовищем здійснюються переважно через організм господаря.

Серед паразитів розрізняють факультативних, для яких існування за рахунок господаря не є обов'язковим, та облигатних, коли паразит обов'язково, постійно чи тимчасово, живе в організмі іншої живої істоти, або харчується за їх рахунок, звичайно не вбиваючи господарів відразу.

Паразити поділяються на ектопаразитів, що живуть на поверхні тіла господаря, і ендopазитів, що мешкають у його органах, тканинах, клітинах або порожнинах тіла. Прикладом ектопаразитів є кровосисні членистоногі (кліщі, воші, блохи, комарі та ін.), а також кільчасті черви (п'явки). Ендopазити представлені плоскими та круглими паразитичними червами, найпростішими, ракоподібними та ін. Існують паразитичні форми з перехідним способом життя.

За часом, який проводять паразити в тілі або на тілі господаря, розрізняють тимчасових та стаціонарних паразитів. Тимчасові паразити вступають в контакт з господарем тільки у процесі споживання їжі. Їх пристосування до паразитичного способу життя виражені слабо, оскільки значну частину часу вони живуть вільно й нападають на широке коло господарів. Багато бліх проводять на господарі більшу частину життя («блохи шерсті»), тоді як інші («блохи кубла») переходять на тіло господаря тільки для смоктання крові. Стаціонарний паразитизм характеризується тривалим або постійним перебуванням паразита на господарі й, зазвичай, супроводжується наявністю багатьох взаємних пристосувань.

Стаціонарний паразитизм поділять на періодичний (паразит частину часу проводить з господарем) і постійний (паразит пов'язаний з господарем протягом всього життя).

Періодичний паразитизм зустрічається частіше і може набувати різних форм.

При паразитуванні лише окремих фаз розвитку має місце личинковий або імагінальний паразитизм. Перший притаманний нематодам, личинки яких живуть у моллюсках і комах, а дорослі — вільно. Личинковий паразитизм широко розповсюджений серед паразитичних комах. Третім типом періодичного паразитизму є повторне паразитування на різних стадіях розвитку. У личинок, німф і дорослих іксодових кліщів відносно короткий період кровосисання, при чому кожного разу на новому господарі, змінюється тривалим вільним існуванням. Така зміна господарів має важливе значення в передачі кліщами бактеріальних і вірусних інфекцій.

Постійний паразит протягом усього життя живе на тілі або в тілі господаря, і в зовнішньому середовищі існувати не може. Такими є воші, пухойди, коростяні свербуни, трихіни й деякі найпростіші (лямблії, трихомонади, трипаносоми, лейшманії). Багато постійних паразитів змінюють господарів у процесі метаморфозу, наприклад, малярійний плазмодій, широкий стьожак тощо.

Коадаптації паразитів і господарів

Пристосування до паразитичного способу життя численні,

найрізноманітніші та стосуються зовнішньої та внутрішньої будови, фізіологічних особливостей і способу життя. Одночасно перебування паразита на господарі або всередині його тіла супроводжується реакціями-відповідями хазяїна Тому доцільно говорити про взаємні пристосування, або коадаптації обох організмів. Зміни будови паразита в порівнянні з предками, що вільно жили, зводяться до зникнення органів, не потрібних в нових умовах існування, і до виникнення або перетворення органів, пов'язаних з особливостями життя на поверхні або в тілі господаря.

У ектопаразитів сплющується і коротшає тіло та, у зв'язку з цим, зменшується його розчленованість. Частіше сплющення відбувається в дорзо-вентральному напрямкові, що сприяє кращому утриманню на поверхні тіла господаря (воші, клопи, паразитичні немертини, п'явки, кліщі та ін.). У біліх тіло сплюснуте в латеральному напрямку, що пов'язано з їх перебуванням у хутрі або серед пір'я та особливим типом пересування.

Кишкові паразити відрізняються подовженим тілом, у багатьох воно розчленоване. У порожнинних паразитів форма тіла кулеподібна (фіни цестод у порівнянні з дорослими формами); іноді вони набувають сплюсненої або навіть гіллястої форми, збільшуючи поверхню всмоктування їжі. Для утримання в тілі або на тілі господаря існують різноманітні органи прикріплення (гачки, присоски, клейкі нитки тощо). У травній системі ектопаразитів-кровососів, що харчуються на господарі періодично, збільшується місткість травного тракту за рахунок еластичності стінок кишечника (клопи, комарі, мухи-кровососи), або утворюються численні випинання (п'явки, кліщі). В іксодових кліщів під час кровососання продовжується інтенсивний ріст кишечника й кутикули й лише в останні 12-24 години настає період їх розтягування. Таке поєднання процесів безперервного зростання та швидкого розтягування дозволяє кліщам поглинати надзвичайно великі кількості крові.

У паразитів зростає здатність до тривалих голодувань, іноді протягом трьох і більше років (іксодові кліщі - 4-10 років). Залози кровососів виділяють секрети, що перешкоджають згортанню крові (гірудин п'явок та інші антикоагулянти). У ектопаразитів травна система спрощується, а іноді атрофується, редукуються нервова система та органи чуття.

Кращі умови живлення паразитів сприяють прискоренню їхнього розвитку, збільшують їх плодючість. Надплодючість є біологічно доцільною для паразитів, оскільки необхідність потрапляння певних стадій у організм кожного наступного господаря значно зменшує шанси виживання. Паразитичні нематоди народжують до 10 тисяч личинок, тоді як види, що вільно живуть, продукують сотні або навіть десятки яєць. За 5-6 місяців статевої зрілості людська аскарида *Ascaris lumbricoides* утворює 50—60 мільйонів яєць і їх вага в 1700 разів перевищує вагу її тіла. Бичачий ців'як *Taenia saginata* продукує щороку 600 мільйонів яєць, а за своє відносно тривале життя (до 18 років) - близько 10 мільярдів яєць. Наповнена яйцями матка паразитичної нематоди *Sphaerularia bombi*, що живе у порожнині тіла джмелів, у 15-20 тис. разів перевищує об'єм тіла самої тварини.

Яйця і личинки паразитів, які нерідко змушені тривалий час перебувати в

зовнішньому середовищі, досить стійкі проти несприятливих умов довкілля. Вони здатні до тривалого голодування, або перебувають в анабіотичному чи інцистованому стані.

Організм господаря на проникнення паразитів відповідає захисними реакціями. Імунітет, або здібність до опору хвороботворним організмам — це властивість виду, що історично склалася, результат його взаємин з паразитами. В основі імунітету лежать спеціальні захисні механізми. Першим бар'єром слугують щільні покриви тіла тварин чи рослин, що перешкоджають проникненню паразитів. Слиз механічно видаляє патогенні організми та містить бактерицидні речовини. Фагоцитоз форменими елементами крові та клітинами ретикулоендотеліальної системи є другою ланкою імунітету. Третя ланка - це захисні реакції крові, у якій уже є або при потрапленні паразитів утворюються речовини, здатні паралізувати дію отрут, що виділяються паразитами (антитоксини), загущувати чужорідні білкові речовини (преципітати) або склеювати мікроорганізми, які потрапили до крові (аглютиніни).

По відношенню до інфекційних захворювань виділяють чотири групи тваринних організмів. До першої відносять сприйнятливі, високочутливі види, які важко хворіють, майже не мають захисних пристосувань. Тому вони гинуть при потрапленні в організм навіть нікчемної кількості патогенних паразитів (всього однієї мікробної клітки). До другої групи належать сприйнятливі, але малочутливі види. Летальна доза паразитів для них у сотні й тисячі разів вища, а при зараженні незначними дозами вони хворіють хронічно й після одужання та придбання імунітету залишаються носіями інфекції, виділяючи її в зовнішнє середовище. Третя група представлена малосприйнятними та практично нечутливими до інфекції тваринними, які не інфікуються навіть величезними дозами збудника. У четвертій групі взаємні пристосування паразита та господаря наближаються до симбіотичних через глибокі коадаптації обох видів.

Для тривалого постійного існування в природі паразита гризунів — збудника туляремії – великого значення набувають лише тварини першої та другої групи .

Багато паразитів мають умовно патогенне значення для своїх господарів і не викликають захворювання у здорових тварин з достатньо міцним імунітетом. Але в організмах, ослаблених нестатком кормів або іншими впливами, такі паразити можуть інтенсивно розмножуватися й викликати їх загибель (некробацили у північних оленів). Подібне спостерігається й при підвищенні вірулентності паразитів.

Захисні реакції популяції посилюються або ослабляються залежно від стану тварин і умов їх існування.

Вірулентність паразита й протистояння імунітету господаря є видовими властивостями. Чутливість певного господаря є різною по відношенню до різних інфекцій, так само як значно відрізняється патогенність одного паразита відносно різних господарів. Обидва явища широко змінюються в широкому діапазоні залежно від впливу середовища. Мінливість патогенності та імунітету перш за все обумовлена їх тісною взаємозалежністю. Зовнішнє

середовище змінює стан господаря, посилюючи або послабляючи його здатність чинити опір паразиту.

Видовий імунітет має важливе біологічне значення як засіб боротьби та конкуренції з іншими видами. Володіючи підвищеною стійкістю польові миші в умовах поширення туляремії виживають краще за інші види. Тому після епізоотії нерідко стають найчисленнішими. Їх широке географічне поширення, принаймні частково, зобов'язане низькій чутливості до багатьох захворювань.

Симбіоз та конкуренція у тваринному світі

Симбіоз (від грецьк. symbiosis – спільне життя) – система стосунків між видами, за якої формуються тісні функціональні взаємодії. Симбіотичні взаємини досить поширені у природі.

Мутуалізм (від лат. mutuus - взаємний)— це такий тип взаємодії між видами, що приносить їм обоєпільну користь: тобто популяції кожного виду існують та відновлюються краще разом, ніж кожна окремо. Переваги обох видів можуть виявлятися в різних формах: один отримує їжу, а інший — захист чи можливість ефективнішого розмноження. Хоча кожен вид обслуговує себе, але користь від взаємин обоєпільна. Мутуалізм досить поширене явище і, практично стосується більшості організмів. Найбільш відомий приклад – мікориза, або зв'язок між грибами та рослинами, коли деякі з них, зокрема, дерева, не можуть нормально рости та розвиватися за відсутності у ґрунті гіфів грибів. Запилення квітів комахами, перенос насіння птахами чи звірами, життя мікроорганізмів в кишечнику тварин та багато інших також є прикладами мутуалістичних зв'язків між організмами.

Сучасні екологи, зокрема Одум (1986) вважають, що негативна і позитивна взаємодія між видами в природі урівноважує одна одну, й обидва ці типи однаково важливі для історичного розвитку видів та стабільного функціонування екосистем.

Мутуалізм може тривати протягом всього життя (мікориза грибів з вищими рослинами, симбіоз гриба та водорості у тілі лишайника, азотофіксуючі бактерії та рослини родини Бобові), або бути тимчасовим (на періоди запилення, перенесення плодів, побудови гнізда тощо). Такий зв'язок може бути фізіологічним або "територіальним". У залежності від вигоди виділяють: а) факультативний мутуалізм (протокооперація) — коли кожен з організмів отримує користь, але не залежить від іншого, тобто може існувати й автономно; б) облігатний для одного, а факультативний для іншого виду (коменсалізм); в) облігатний для обох видів, тобто власне мутуалізм. Чіткої межі між переліченими зв'язками провести неможливо. Найпростішим типом взаємозв'язків є протокооперація, яку можна розглядати на прикладі фітоценозу, як стосунки між едіфікаторами та асектаторами. Наприклад, під наметом сосни (*Pinus sylvestris*) зростають такі види, як чорниця (*Vaccinium myrtillus*), брусниця (*Rhodococcum vitis-idaea*), орляк (*Pteridium aquilinum*), цілий ряд мохів: левкобрії сизий (*Leucobrium glaucum*), плеврозій Шребера (*Pleurozium schreberi*), які зникають через певний час після вирубки соснових лісів. З неморальними лісами, які сформовані дубом (*Quercus robur*), пов'язана свита тіньовитривалих видів: яглиця звичайна (*Aegopodium podagraria*), маренка запашна (*Asperula odorata*), осока волосиста (*Carex pilosa*) тощо.

Трохи складнішим типом позитивних взаємодій між видами є **коменсалізм** (від. лат. *com* разом, *mensa* – трапеза) – взаємини, вигідні для одного із взаємодіючих видів та нейтральні для іншого. Типовий коменсалізм існує між нерухомими рослинами та рухомими тваринами. Прикладом коменсалізму є влаштування гнізд птахами між гілками, в дуплах дерев, серед трави, які захищають цих тварин від небезпеки. До коменсальних зв'язків слід віднести запилення рослин комахами, заселення черепашок моллюсків крабами на узбережжі океану. Риби-причепи, які прикріплюються до акули, не тільки вступають з нею у форичні зв'язки, але й живляться залишками її їжі. Гідродійний поліп *Hudrichthys cuclothoni* оселяється на шкірі риб поблизу анального отвору та живиться екскрементами. Коменсалізм часто формується у зв'язку з проживанням у загальних сховищах (синофікія). Наприклад, „співмешканці” нір гризунів, які використовують сприятливий мікроклімат та живляться залишками їжі господарів, їх екскрементами, хутром тощо. У норах великої піщанки *Rhombomys opimus* налічується принаймні 212 видів „квартирантів”: ссавці, птахи, рептилії, амфібії, моллюски, комахи, кліщі, черви.

Вищим етапом взаємодії між організмами є власне мутуалізм або облігатний симбіоз, який визначається високим ступенем спеціалізації. Прикладом мутуалізму є азотофіксація на коріннях бобових (*Fabaceae*), верескових (*Ericaceae*) чи вільхи клейкої (*Alnus glutinosa*).

Оскільки рослини не здатні засвоювати молекулярний азот (N_2), то за допомогою азотфіксуючих організмів (деяких бактерій, актиноміцетів та синьо-зелених водоростей), у результаті симбіозу вирішується ця життєво важлива проблема. До азотовіксації здатні наступні прокаріотичні організми:

- а) *Azotobacteriaceae* — *Azotobacter*, *Azotococcus*, що здатні зв'язувати азот аеробно та знаходяться на поверхні листків чи коренів;
- б) *Rhizobiaceae*, що фіксують азот у корневих бульбочках бобових рослин;
- в) *Actinomycetes* (*Frankia*), що фіксує азот у бульбочках вільхи, та *Myrsicaceae*;
- г) *Spirillaeae* — аероби, що фіксують азот на коренях трав'янистих рослин та ін.

Досить тісний симбіоз спостерігається між жуйними тваринами (коровами, оленями) та найпростішими та бактеріями, що живуть у рубцях їх шлунку при певному рН, який забезпечується виділенням слини. В анаеробних умовах вони руйнують клітковину, яку вживають тварини, забезпечуючи останніх енергією. Деякі прокаріоти *Bacillaceae* (*Desulfatamaculum*) та *Enterobacteriaceae* здатні фіксувати азот.

Високий ступінь мутуалізму відмічено для термітів, у кишечнику яких зустрічаються джгутикові мікроорганізми. Відомі приклади розведення тропічними мурахами грибів на листках, що прискорює розклад листа. У цьому випадку гриб розглядається як ферментний апарат, що розкладає клітковину. У фекаліях мурашок є протеолітичні ферменти, які відсутні у гриба, і мурахи доставляють ферменти для розкладу білків. Такий симбіоз розглядається як метаболічний альянс, що інтегрує вуглеводний та азотний обмін двох організмів.

Класичним прикладом симбіозу є мікориза, тобто взаємозв'язок грибів з рослинами через гіфи — кореневу систему, що допомагає рослинам отримувати з ґрунту ряд мінеральних речовин, а грибам — продукти фотосинтезу.

Виділяють декілька форм мікоризи: а) ектотрофна, що формується базидіоміцетами, гіфи яких проходять через кореневу систему; б) ендотрофна — формується фікоміцетами, гіфи яких проникають у клітини коренів; в) перитрофна, яка формується навколо коренів, утворюючи скупчення.

Досить тісний зв'язок мутуалізму являють собою лишайники, що є симбіозом гриба та водорості, в результаті чого виникають якісно нові функціональні та морфологічні властивості. Ця якість формує практично новий організм, не схожий ні на гриб, ні на водорості.

Нарешті, діяльність людини по відношенню до культурних рослин та тварин можна розглядати як мутуалізм. Саме людина виводить ці організми з-під конкуренції і за відсутності такої опіки вони не просто скоротили б ареал, а багато з них зникли б взагалі.

Особливості біології мутуалістів мають певні ознаки, що нехарактерні для інших організмів:

- а) дуже спрощений життєвий цикл;
- б) пригнічене статеве розмноження;
- в) в ендосимбіонтів немає вираженої стадії розселення (розселяються разом з партнером як єдина система);
- г) відсутня циклічність розвитку типу епідемій, а популяції характеризуються постійністю;
- д) у популяціях мутуалістів кількість симбіонтів досить постійна;
- е) у результаті симбіозу розширюється екологічна амплітуда обох видів, в той час, як паразит звужує екологічну амплітуду господаря;
- є) у мутуалістів жорстка спеціалізація не є правилом.

На відміну від конкурентних стосунків, мутуалізм досліджений гірше, поки що не відкриті чіткі закони, кількісні розрахунки тощо. Хоча мутуалізм досліджується на описовому рівні, але його значення в природі від цього не зменшується.

Конкуренція – це така взаємодія, при якій один організм використовує ресурс, що доступний і для іншого організму й міг би ним використовуватися також. Тобто організми мають схожі потреби, і коли один з них забирає ресурс у іншого, то останній гірше росте, розвивається, дає менше нащадків та має більші шанси загинути. Зазвичай, ресурс, за який відбувається конкуренція, досить обмежений. Таким ресурсом може виступати не тільки їжа, а й територія, біотопи, консортивні зв'язки тощо. Розрізняють внутрішньовидову конкуренцію, при якій взаємодію між особинами в межах виду можна розглядати як відносно рівноцінну, симетричну, та міжвидову, за якої взаємодія між особинами різних видів має асиметричний характер.

Внутрішньовидова конкуренція. Особини одного виду мають схожі потреби, тому при їх рості, розмноженні настає момент, коли потреби перевищують запаси певного ресурсу. Це означає, що якась частина особин не отримує його в достатній кількості і починає в конкурувати. Щоб задовольнити

власні потреби, організм має розширити коло пошуку, тобто збільшити енергетичні затрати, внаслідок чого ризик бути знищеним значно зростає.

Наприклад, для популяції зайців, які живляться капустою в полі, настає момент, коли її не вистачає, і тоді заєць для задоволення потреби в повноцінній їжі повинен обов'язково відшукати інший город. Але розширення пошуку значно збільшується ризик зустрітися з мисливцем чи його собакою. Таким чином, внутрішньовидова конкуренція в кінцевому результаті призводить до зниження життєздатності та розмноження особин популяції, зменшення внеску організму в наступне покоління.

М. Бігон зі співавторами (1989) виділяють дві форми конкуренції: а) експлуатаційну, за якої конкуруючі особини не взаємодіють безпосередньо одна з одною, але кожна отримує ту частину ресурсу, котра залишилася їй від інших; б) інтерференційну, коли спостерігається безпосередня взаємодія особин у такий спосіб, що одна активно заважає іншій використовувати ресурс (охорона "своєї" території, заселення місця, де інший організм вже не зможе існувати тощо).

Ступінь конкуренція тим вищий, чим більшою є кількість конкурентів, тобто прямо залежить від щільності популяції, яка в свою чергу впливає на народжуваність і смертність. Зі збільшенням щільності питома народжуваність знижується, а питома смертність зростає. Там, де ці криві перетинаються, встановлюється рівновага. При низькій щільності вона регулюється шляхом збільшення народжуваності, а при високій — збільшенням смертності.

Оскільки в природі крім щільності насичення популяції, рівновагу визначають зовнішні фактори та ресурси, які змінюються, то така рівновага коливається в певних межах, котрі визначаються як внутрішніми, так і зовнішніми факторами.

Внутрішньовидову конкуренцію можна також відобразити на основі даних чисельності, не знаючи швидкості росту, різниця між кривою народжуваності та смертності показує число особин, які поповнюють популяцію на відповідній стадії. Ця різниця відображає чисте поповнення, а його зміна протягом певної стадії чи проміжку часу — чисту швидкість поповнення.

Для оцінки внутрішньовидової конкуренції С.Ф. Котов (1992) застосував метод кількісного аналізу зміни біомаси.

Внутрішньовидова конкуренція впливає на: а) народжуваність; б) смертність; в) ріст і розподіл чисельності (щільності), а, отже, біомаси. Залежність між щільністю і біомасою може змінюватись з віком, бо якщо при однаковій щільності біомаса з віком збільшується, це посилює конкуренцію. Для врівноважування цих процесів має знизитися щільність популяції, тобто її саморозріджування.

Міжвидова конкуренція

При міжвидовій конкуренції на швидкість зростання однієї популяції впливає стан популяції іншого виду, що зумовлює співіснування цих видів або витіснення одного виду іншим. У даному випадку теж виділяють дві форми конкуренції: експлуатаційну та інтерференційну.

Два види, які використовують один ресурс, можуть співіснувати лише

тоді, коли вид, чисельність якого нижче, може збільшувати чисельність популяції швидше, ніж переважаючий вид. Це означає, що щільність власної популяції має більший вплив на зростання його популяції, ніж особини іншого виду. Чим подібніший ресурс споживання, тим гострішою стає конкуренція, а види, що мають схожі екологічні ніші, поряд співіснувати не можуть. Останній висновок відомий як принцип взаємного виключення, або принцип Гаузе, що був експериментально доведений на представниках Protista.

У природі оцінити конкуренцію досить важко, оскільки функціонування популяції визначається багатофакторністю середовища, завдяки чому екологічні ніші видів розмежовуються. А.Вандермейер розрахував конкуренцію багатьох видів за одним фактором. Отримати прямі докази ролі конкуренції у динаміці популяції важко, тому використовують допоміжні (непрямі) свідчення. Зокрема, прикладом міжвидової конкуренції є острівна фауна, для якої встановлено взаємовиключення одного виду іншим, хоча на материк, в інших умовах вони можуть існувати поряд (Майр, 1968). Зокрема було помічено, що при вселенні до водойм довгопалого рака (*Astacus leptodactylus*) почали скорочуватись популяції та ареал широкопалого (*Astacus astacus*)

Е. Елленберг (1952) показав, що ацидофільні види, які звичайно зростають на кислих ґрунтах, можуть рости, а інколи навіть ростуть і на лужних ґрунтах. Базифіли добре ростуть лише в лужних умовах, а в кислих відсутні. При їх сумісному вирощуванні базифіли витісняють ацидофілів, і останні гинуть. Однак реального витіснення одних видів рослин іншими не буває, оскільки конкуренція відбувається за різними факторами. З іншого боку у рослин є механізми захисту, зокрема хімічний (алелопатія), завдяки яким вони пригнічують конкурентів. Крайнім вираженням конкурентних стосунків, за якого певний вид повністю перешкоджає поселення особин інших видів у межах певної зони впливу є антибіоз., який підтримується, головним чином хімічним впливом на потенційних конкурентів. У найбільш повному вигляді притаманний багатьом видам грибів та прокариот. Наприклад, у період "цвітіння" водойм ціанобактерії виділяють більше 10 різних речовин, які пригнічують розвиток інших організмів, зокрема зелених водоростей. Відбуваються різкі зміни складу фототрофного планктону, що відбивається на стані популяцій інших організмів, в тому числі й тварин.

Нейтралізм – такий тип стосунків між видами, за якого вони не формують будь-яких відчутних форм прямих взаємодій. Види, які знаходяться саме в такій формі взаємин, не чинять один на одного помітного біологічного впливу. Але виявити на практиці нейтралізм насправді дуже важко. Складність та багатовимірність біоценогічних взаємин призводять до того, що більшість видів хоча б непрямо, але все-таки впливають один на одного. Наприклад, у лісі дрібні гризуни, землерийки, білки, дятли не пов'язані між собою безпосередніми стосунками, але усі залежать від запасу насіння хвойних порід. Тому можна говорити про те, що вони опосередковано взаємопов'язані. Найчастіше нейтралізм зустрічається у стосунках між видами, що не належать до суміжних трофічних рівнів.

Хижак та жертви

В основі стосунків хижак-жертва лежать прямі трофічні взаємини. У популяціях таких тварин виробилися протилежно спрямовані коадаптації: у жертв вони сприяють зниженню пресу хижаків, у хижаків – підвищенню ефективності полювання в врахуванням протидії адаптацій жертви.

Розрізняють наступні пристосування жертв: морфологічні (міцні покриви, шипи, колючки), поведінкові (біг, активна оборона, причаювання) чи фізіологічні (продукування отруйних або відлякуючих речовин). Остання форма адаптації для деяких видів являє собою головний спосіб протидії хижакам. У деяких асцидій у туніці міститься кислий ($\text{pH}=2$) секрет, який відлякує хижих риб та ракоподібних (було встановлено експериментально). У асцидій також є інший захисний механізм – накопичення у тілі значної кількості ванадію – до 300 мкг на 1 г сирової маси, що знижує споживання рибами покривників.

Відомо, що отруйний слиз земноводних (ропук, саламандр, кумок та інш.) знижує частоту нападу на них хижаків. Виділення отруйних хімічних речовин у комах, який поєднується із застережливим забарвленням також запобігає живленню ними птахами (сонечко, колорадський жук). У жука-бомбардира спеціальні залози продукують гідроквінон та пероксид водню, які накопичуються в особливих резервуарах. У випадку небезпеки розпочинається каталітична реакція окислення, яка призводить до утворення газоподібного квінону, який при температурі 100°C з великою силою викидається назовні. Головоногі молюски при загрозі нападу хижака випорскують „чорнильну рідину”. „Хмара” повільно розсіюється у воді, дезорієнтуючи нападника. Крім того цей секрет тимчасово паралізує нюхові рецептори. Тому хижак змушений перервати напад на моллюсків.

Пошуковій активності хижака жертви „протиставляють” стереотип причаювання, або вироблення захисного (маскувального) забарвлення. Іноді ці дві форми адаптації поєднуються.

Маскувальне забарвлення визначається різними механізмами. Наприклад, зелений пігмент гусені являє собою похідне одержаного з їжею хлорофіла. Пігмент циркулює в крові та через лялечку може переходити до яйця. Тому гусень, що виходить з нього вже має забарвлення, хоча ще не розпочала живлення. Однак, у інших видів зелений пігмент не пов'язаний з живленням та має іншу структурну основу. Наприклад, у жуків зелене забарвлення обумовлюється взаємодією жовтого пігменту та синього структурного забарвлення хітину.

У амфібій забарвлення визначається співвідношенням спеціалізованих клітин, заповнених зернами пігменту. Меланофори містять чорний та бурий пігменти, ліпофори – жовтий та червоний, а гуанофори – білий. У птахів забарвлення обумовлюється складним сполученням різноманітних пігментів та мікроструктури поверхні пер, у ссавців – майже виключно пігментами.

Деякі тварини здатні змінювати забарвлення в залежності від кольору фона. Повільні зміни забарвлення притаманні гусені деяких видів метеликів, деяким павукам. Швидка зміна забарвлення, що визначається переміщенням пігментних зерен у хроматофорах (у риб – зміною кількості хроматофорів), властива головоногим молюскам, деяким ракоподібним, риbam, амфібіям,

рептиліям. Палітра змінного забарвлення буває досить широкою. Так, африканські жаби *Phrynobatrachus plicatus* можуть набувати білого, жовтого, золотистого, помаранчевого, цеглистого, бурого, пурпурово-червоного, бузкового, рожевого, блакитно-зеленого, зеленого та сірого забарвлення (Котт, 1950).

Доведено ефективність захисного забарвлення, що у риб сягає 66%, у богомолів – 100%, у сарани - 54-66% (Котт, 1950).

Хижак використовує отруйні речовини для умертвлення своїх жертв. Яскравим прикладом є отруйні змії. Жертва зміїного укусу найчастіше не гине миттєво, і хижак повинен відшукати загиблу тварину. Доведено, що кидок на жертву в гримучої змії *Crotalus enyo* стимулює хемосенсорний пошук: після нападу та укусу частота висовування язика зростає, що пришвидшує процес відшукування жертви (Chiszar et al., 1980).

Набагато рідше отруйні речовини використовуються тільки для знерушення жертви. До складу секрету слинних залоз короткохвостой землерийки *Varina breviscauda* входить отрута уповільненої дії, яка паралізує комах, що протягом 3-5 днів ще залишаються живими. Завдяки цьому ненажерлива тваринна має запас „живих консервів”.

Паралельний розвиток протилежно направлених адаптацій у системі „хижак-жертва” призводить до того, що ні одне з пристосувань не стає абсолютним, але їх взаємодія визначає підтримання такого рівня вилучення хижаками їх жертв, за якого можливе тривале співіснування обох популяцій у складі угруповання.

Енергетична роль тварин в екосистемах

Середній відсоток використання сонячної енергії у рослин досить низький (близько 1 %) і коливається : у морських водоростей від 3-5 %, у рослин тропічних та хвойних лісів – 1-3 %, у листопадних лісах помірного клімату – 0,6-1,2 %, у сільськогосподарських культур – 0,6 %, а в пустелях – 0,01-0,02%. Далі енергія в хімічній формі передається на інший рівень – консументам, які в свою чергу трансформують її в різні форми.

Від одного до іншого трофічного рівня переноситься 5-20% енергії що відображується, як відомо, у формі піраміди.

Зокрема, ефективність асиміляції A/1 у тварин залежить від характеру їжі. У тих, що живляться листям рослин A/1 становить 10-20%, насінням та плодами — 80%, у хижаків — 60-90% і є максимальною.

У зоології біоенергетичні уявлення пов'язують з розмірами поверхні тіла тварин. Було встановлено, що однакову кількість їжі економніше використовують більші тварини, ніж дрібні, хоча ефективність метаболізму у останніх вища.

Екологічна піраміда

Вторинні хижаки
Первинні хижаки
Трав'ядні тварини
Рослини

Для оцінки енергетики популяцій М. Коуді і Р. Макартур пропонують диференційований аналіз витрат всієї сукупності функцій.

Енергетичні потреби популяції E_0 складає енергія на підтримку виживання, ріст популяції (E_p) та енергія виробництва продукції чи пристосування в конкурентній боротьбі (E_b):

$$E_0 = E_p$$

Якщо E_p знижується, то E_b зростає і навпаки. Тому розподіл між ними утворює баланс, що визначає ефективність використання енергії. Чим вище пропорція E_b/E_p , тим ефективніша система, бо шанси і в конкурентній боротьбі, і в еволюції в неї підвищуються.

Треба відмітити, що енергетика популяцій — це нова, дуже цікава і недостатньо розроблена область знань. В її основі лежить концепція енергетичного балансу, яку ми розглянули вище. Іншим аспектом досліджень є характер структурованості популяцій, зокрема розподіл "праці" між організмами в популяції й різна реакція організмів на дію певного фактора.

Як відомо, цілісність організму вища, ніж популяції, тому ентропія першого нижча. Популяція намагається знизити ентропію. Зниження ентропії і оптимізація енергетичних потоків у популяції відбуваються за рахунок:

- 1) конкуренції між організмами в межах даної популяції;
- 2) різноманітності взаємодії організмів з багатьма особинами інших видів, біоценотичних зв'язків;
- 3) розподілу "праці" чи функцій, комплементарності, групового ефекту;
- 4) неадекватної реакції окремих організмів на дію зовнішніх факторів;
- 5) різноманітності структуризації популяції як множини організмів (вікової, статевої тощо).

Тварини, які відносяться до споживачів живої органічної речовини — консументи; ті, які руйнують органічні рештки — переважно мікроорганізми — розщеплюють органічні речовини до простих мінеральних сполук — редуценти. Усі вони пов'язані ланцюгами живлення з продуцентами (автотрофними організмами). Саме ці ланцюги живлення забезпечують колообіг енергії і речовини, вони були б неефективні без консументів і редуцентів.

Коли тварини споживають рослини частина енергії, що міститься в кормах, витрачається на різноманітні процеси життєдіяльності. У середньому в різних ланцюгах живлення лише 10% енергії кормів переходить у новозбудовану речовину тіла тварин.

Біологічні методи боротьби з шкідниками сільського й лісового господарства

Для боротьби зі шкідливими комахами поряд з механічними, хімічними та агротехнічними методами все ширше використовують біологічні методи боротьби - знищення комах на певних стадіях розвитку за допомогою їхніх природних ворогів (хижаків чи паразитів). Ворогами комах є ропухи, ящірки, дикі птахи, землерийки, їжаки, кроти, кажани тощо. Тому всіх цих тварин слід оберігати та, по можливості, приваблювати на поля, городи, в сади й парки. Свійських птахів за останні роки також все частіше використовують для знищення комах-шкідників.

Приваблювання птахів на поля, у сади, парки, ліси дає позитивні результати й підвищує врожайність різних культур та продуктивність лісів. Наприклад, приваблювання шпаків на бурякові поля сприяє очищенню їх від довгоносиків. Ще в минулому столітті в Бердянському лісництві був нагромаджений досвід приваблювання шпаків розвішуванням штучних гніздівель з метою знищення ільмового ногохвоста. Цей захід коштував лісництву в 20 разів дешевше, ніж оплачування препаратів та робітників, що залучалися з такою ж метою. Відомі й інші численні приклади, коли різні види птахів рятували ліси або врожай від знищення (строкаті мухоловки ліквідували осередки соснового п'ядуна, а граки — осередки шовкопряда-недопарки, мартини рятували від метелика лучного врожай бавовнику тощо).

Багато природних ворогів є у шкідників і серед комах. Велике значення в знищенні шкідників належить їздцям та іншим комахам. Сонечка, наприклад, знищують попелиць та інших шкідників. Хижі жуки (жужелиці) полюють на гусениць непарного шовкопряда. Дослідження вчених показують, що один великий мурашник рудої лісової мурашки здатен захистити від шкідників 4 га лісу.

У спеціальних лабораторіях у великих кількостях розводять деякі види сонечок, їздців, трихограм та інших комах. Їх випускають у тих районах, де спостерігається масове розмноження шкідників. Біологічним методом боротьби з шкідниками рослин належить велике майбутнє. Адже хімічні методи, як відомо, знищують не лише шкідника, але й велику кількість інших, в тому числі й корисних та рідкісних тварин як безхребетних так і хребетних, а також завдають шкоди здоров'ю людини. Поки що приклади успішного застосування біологічних методів небагато. В основному ліквідація комах-шкідників відбувається шляхом використання паразитичних груп перетинчатокрылих комах.

У природних умовах та сільськогосподарських угіддях можна боротися з комахами-шкідниками трьома шляхами: ввезенням та акліматизацією додаткових паразитів та хижаків, випусканням у вогнищах розмноження шкідників додаткової кількості паразитів чи хижаків, що розводяться в лабораторіях, та, нарешті, створенням умов для природного збільшення чисельності корисних комах.

Найчастіше для боротьби з шкідниками використовують яйцеїдів — найдрібніших комах, що паразитують, в основному, на яйцях метеликів. Серед них широко відома трихограма. Це дуже дрібні форми з довжиною тіла менше 1 мм. Жилкування крил у самок майже зникло, а самці багатьох видів безкрилі. Звичайна трихограма здатна розвиватися в яйцях більш ніж 80 видів лускокрилих, однак у кожній раси трихограми є свій господар, якому вони віддають перевагу. Знаючи цю біологічну особливість, можна підібрати таку расу, яка відповідає потребам винищувальних заходів.

Наприклад, є раса, яка тримається в приземному просторі та заселяє переважно яйця шкідливих метеликів-совок. Інша раса трихограми віддає перевагу кронам дерев і в садах знищує яйця плодожерок. Для лісових угідь краще підходить інший вид — лісова трихограма, яка паразитує в яйцях соснового шовкопряда, соснового п'ядуна, та інших шкідників лісу.

Самка трихограми виходить з яйця метелика повністю готовою до відкладання яєць. У перший день життя вона знаходить яйця метеликів і за допомогою яйцеклада відкладає в них одно чи декілька своїх яєць. Усього кожна самка здатна відкласти 40-80 яєць, тобто знищити у середньому 20-40 яєць лускокрилих шкідників.

З яйця трихограми вже через декілька годин після відкладання народжується личинка. Заражені паразитом яйця чорніють та зовні помітно відрізняються від здорових. Розвиток трихограми завершується повністю за 9-20 діб в залежності від температури.

Для широкого практичного використання трихограму розводять у значних кількостях у спеціальних біолабораторіях чи біостанціях. Яйця для масового розведення трихограми одержують від зернової молі, яку також досить легко утримувати на зерні у потрібній кількості. Це масштабна робота, адже для знищення метеликів-шкідників на 1 га випускають 20 000-50 000 самок трихограми, які знищують 60-95% яєць шкідників. Зазвичай за сезон трихограму на вражені території випускають 2-3 рази.

Для захисту цитрусових від австралійського жолобчатого червця з Австралії до США, Північної Африки, Японії та Південної Європи завезли природного ворога цих комах – родолію. Це сонечко успішно акліматизувалося, розмножилось та фактично врятувало цитрусові культури. Для боротьби з небезпечним шкідником – кров'яною попелицею – було інтродуковано її паразита – перетинчастокрилого афелінуса.

Для боротьби з комахами-шкідниками теоретично проти них можуть застосовуватися також віруси, бактерії та паразитичні гриби. Однак з цими організмами потрібно поводитися вкрай обережно, щоб не перетворити хорошу справу на велике лихо. Важливим та перспективним напрямком біологічної боротьби з бур'янами є використання проти них комах-фітофагів – спеціалізованих шкідників цих рослин.

Зміни фауни хребетних Центрального Лісостепу під антропогенним впливом

На території України мешкає 45000 видів тварин, серед яких близько 750 – хребетні, в тому числі 200 – риб, 17 видів земноводних, 20 – плазунів, близько 416 видів птахів та 132 - ссавців. Усі вони є важливими компонентами природних екосистем, які потребують постійного моніторингу, ґрунтового вивчення та бережливого ставлення. Відповідно до Конвенції про біологічне різноманіття, схваленої на Конференції ООН з навколишнього середовища та розвитку у 1992 році збереження повинно стосуватися усіх живих істот планети. Наша країна разом з іншими 166 державами підписала її. Тому основними пріоритетами в національній політиці України в галузі охорони довкілля є:

- а) підтримка екологічних процесів у природних системах на території держави;
- б) збереження біологічного різноманіття в біогеоценозах;
- в) оптимізація користування природними ресурсами;

д) забезпечення майбутніх поколінь громадян України сприятливим для життя та підтримання фізичного і психічного здоров'я умовами.

Під впливом діяльності людини та антропогенних стресів у біосфері відбулося багато змін, які призвели до негативних наслідків різного масштабу. Вони виявляються масовим знищенням певних видів тварин та рослин, зміною чисельності окремих видів живих організмів у бік зниження чи, навпаки, підвищення.

На думку фахівців, існують три основні механізми деградації живої речовини біосфери:

1. Надмірне добування (вилучення більшої, ніж надалі може відтворитися кількості особин з популяції тварин чи рослин, які використовуються людиною для задоволення її потреб у їжі, сировині тощо).
2. Руйнування (необоротна зміна) місць проживання видів через зростання площ населених пунктів та розорювання земель для потреб сільського виробництва, забруднення середовища стійкими сторонніми речовинами, що, найчастіше є токсичними для біоти.
3. Біологічне забруднення середовища (свідоме чи випадкове вселення у природні біоценози нових видів, які за відсутності природних ворогів інтенсивно та безперешкодно розмножуються, витісняючи певні види місцевих живих організмів).

Актуальною темою – дослідженням біорізноманіття Центрального Лісостепу – займаються викладачі та студенти ННІ природничих наук ЧНУ ім. Б.Хмельницького. Зокрема, питання змін фауни хребетних тварин вивчається Максимом Гаврилюком (керівник групи), Анастасією Горбенко та Іриноєю Ігнатенко.

Особливо суттєвими є зміни іхтіофауни каскаду Дніпровських водосховищ. Так за останні сорок років у Кременчуцькому та Канівському водосховищах кількість видів та підвидів риби скоротилася на 8 таксонів. Зокрема, зі складу іхтіофауни повністю зникли прохідні риби: білуга, шип, осетр, севрюга, лосось, вугор. Немає зараз у вищезгаданих водосховищах і таких напівпровідних риби як вирезуб, шемая. У всіх водосховищах каскаду Дніпра, крім Каховського не зустрічається цінний промисловий вид – оселедець.

У результаті гідробудівництва Дніпро втратив річкові риси та перетворився на водойму з уповільненим стоком. Різко змінилися умови існування риби: розміри та характер нерестових і нагульних площ, умови розмноження, зимівлі, біологічна структура популяцій видів, темпи росту та статевого дозрівання, плодючість, характер ведення рибного господарства. Через різке зменшення водообміну та швидкості течії, збільшення глибини та широти водних акваторій чисельність популяцій реофільних видів значно зменшилася. Це стосується таких видів, як мінога, стерлядь, ялець, головень, в'язь, білизна, підуст, вусач, клепець, миньок, носар. Лімнофільні види – плітка, краснопінка, густера, лящ, сріблястий карась, сазан, судак, окунь, навпаки, збільшили свою чисельність.

У 1970 році для боротьби з надмірним заростанням водойм та підвищення їх рибопродуктивності з Далекого Сходу було привезено та штучно вселено білого амура, білого та строкатого товстолоба. Два останні види набули важливого промислового значення. Поряд з плановою інтродукцією вищезгаданих видів відбулося випадкове вселення амурського чебачка, який зазнав повної негативної акліматизації. Широке розповсюдження у Кременчуцькому та Канівському водосховищах отримали представники стародавньої понто-каспійської фауни риб – тюлька, мала південна колючка, риба-голка та декілька видів бичків.

Таким чином у наш час іхтіофауна цих водосховищ налічує по 50 видів риб. Так звані малоцінні (“смітні”) види - дніпровський бобирець, озерний та звичайний гольян, верховка, амурський чебачок, горчак, голець, щипавка, мала південна та триголкова колючки, чорноморська пухлощока голка та кілька видів бичків мають невеликі розміри та використовуються рибалками-аматорами як наживка для лову хижих цінних риб. Кількість справжніх промислових риб у водосховищах, у порівнянні з Дніпром до його зарегулювання скоротилася з 28 до 16 видів. Зараз об’єктами промислового та аматорського рибальства, в основному, є коропові, окуневі, щука, сом. Великого промислового значення набули нові вселенці - білий та строкатий товстолоби, білий амур, а також тюлька та сріблястий карась, який до створення каскаду водосховищ зустрічався у Дніпрі лише поодинокі.

На жаль, у наступні роки можна прогнозувати негативну тенденцію до зниження чисельності популяцій риб та, навіть, окремих видів через перепромисел, браконьєрство, забруднення водосховищ промисловими та комунальними стоками, що призводять до їх евтрофікації, руйнування нерестовищ, регулярні коливання рівню води через діяльність гідроелектростанцій.

Для нормального функціонування екосистем важливим є максимальне використання неживої складової середовища та підтримка трофічних ланцюгів живлення (транспорт енергії, речовин, та інформації в екосистемах). Земноводні та плазуни, таким чином, відіграють значну роль у біоценозах, у яких проживають. Амфібії є об’єктами полювання для дуже багатьох рептилій, птахів та ссавців. У свою чергу плазунами живиться також значна кількість тварин. У Центральному Лісостепу мешкає тільки один вид черепах – черепаха болотяна. Цей вид у природі має стабільно невисоку чисельність і потребує охорони. В історичні часи герпетофауна Центрального лісостепу втратила степову гадюку. На берегах річок, озер, струмків, у мішаних лісах з галявинами, на болотах проживає гадюка звичайна – *Vipera berus berus*. У Канівському заповіднику локалізована меланістична популяція великих за розмірами гадюк, яких деякі фахівці виділяють у самостійний підвид, інші вважають географічною расою. Звичайна щільність популяції становить 0,1-0,2 особини на 1 км маршруту, іноді більше. Розподіл по території нерівномірний, більший у так званих «зміїних вогнищах» зі щільністю до 90 особин на 1 га, та з повною відсутністю тварин на інших великих за

розмірами ділянках. Розташування «змійних вогнищ», зазвичай, визначається оптимальними для зимівель умовами (наявністю сховищ: нір гризунів, кротів, ходів, що утворилися на місці гнилих пеньків, пустот у торфовищах, тріщин у скелях, копище сіна тощо). В урбанізованих районах чисельність гадюк різко знижується. Окремо потрібно відзначити, що значна кількість гадюк, вужів гине на автомагістралях під колесами автотранспорту: добре прогріте за день дорожнє покриття приваблює у вечірній час холоднокровних тварин. У цих місцях також спостерігається навесні масова загибель безхвостих амфібій, які прямують у нерестові водойми.

Зниження загальної чисельності земноводних відбувається через зменшення площ водойм та їх забруднення промисловими та побутовими відходами, яке призводить до різких змін рН. Саме у забруднених нерестовищах у нейтральній воді при низьких значеннях водневого показника частіше гине ікра та пуголовки через втрату іонів Na^+ та K^+ , з'являються аномалії в будові кінцівок. Майже всі амфібії Центрального Лісостепу занесені до списків конвенції про охорону дикої фауни та флори й природного середовища існування в Європі (Берн, 1979; додаток II – «види, які підлягають особливій охороні»), а також до Червоної книги Міжнародного Союзу Охорони Природи (категорія «низький ризик зникнення / стан, близький до загрозливого»).

За останні 200 років орнітофауна Центрального Лісостепу зменшилася на 19 видів (з 274 до 255). Зникли такі види птахів як пірникоза червоношия, боривітер степовий, тетерук, журавель степовий, хохітва (стрепет), хрустан, дупель, грицик малий, дерихвіст лучний, дерихвіст степовий, мартин тонкодзьобий, крячок рябодзьобий, сплюшка, сич волохатий, сова довгохвоста, жайворонок малий, очеретянка прудка, дрізд гірський, дібровник (вівсянка лучна). В антропогенних ландшафтах, площа яких значно зросла, відбувається руйнування природних корінних біотопів та формування нових угруповань тварин та рослин, які дуже сильно відрізняються від природних. За таких умов видовий склад та рівень чисельності пташиного населення визначається комплексним впливом антропогенних та природних факторів. На видовий склад орнітофауни та чисельність популяцій птахів негативно впливає випасання домашньої худоби на заплавах та інших луках, погіршення захисних властивостей травостою, зменшення кількості сховищ внаслідок вирубок куртин дерев та чагарників на відкритих ландшафтах, а також дуплистих дерев у лісах, зниження багатства насіння у молодих насадженнях, використання отрухохімікатів у лісовому та сільському господарстві, браконьєрство, будівництво високовольтних ЛЕП.

Саме перевипас худоби та інтенсивне розорювання стали причинами зміни лучної орнітофауни: майже не стало куликів – коловодника звичайного, чайки (чібаса). Через загоплення великих площ заплавлених лук при створенні Дніпровських водосховищ, яке призвело до зниження біопродуктивності біоценозів знизилася чисельність та видова різноманітність водоплавних птахів (шилохвіст, широконоська, гоголь).

Через ганебну політику масового знищення хижих птахів як гіпотетичних ворогів водоплавної дичини, що проводилася в 60-ті роки 20 сторіччя, значно знизилася чисельність і видовий склад хижих птахів Центрального Лісостепу. Рідкісними стали балобан, підорлик великий та інші. Спостерігається постійне зниження чисельності шуліки чорного. На території Черкаської області обліковується всього 15-20 пар величного хижого птаха орлана-білохвіста.

Іntenсивно відбувається відновлення чисельності хижих птахів з великою екологічною валентністю: яструба великого, канюка звичайного. Паралельно йде процес синантропізації деяких видів – горлиці садової, дятла сирійського, сороки, чорної горихвістки, крука. Збільшилася чисельність деяких коловодних птахів, наприклад, баклана великого, мартина жовтоногого. Але все-таки, гідробудівництво негативно відбилося на видовому складі та загальній чисельності птахів. Зменшення мозаїчності середовища заплавних біотопів знизило їх здатність забезпечити птахів повноцінними кормами.

Представники класу Ссавці опанували всі середовища на Землі, стали компонентами практично усіх біогеоценозів. Проте, їхнє значення в природних екосистемах достеменно ще й досі не з'ясовано. Нагадаємо, що починаючи з палеоліту людина почала полювати на крупних ссавців, забезпечуючи себе їжею, одягом, будівельними матеріалами та знаряддями праці. Ще більше значення ссавці мали після виникнення землеробства – їх активно використовували в якості робочої худоби.

В історичні часи (17-19 століття) з території Центрального Лісостепу зникли ведмідь, рись, заєць-біляк, тарпан, тур, сайгак.

У 17-19 столітті на території України та, зокрема у Середньому Подніпров'ї було так багато ховрахів, що на боротьбу з ними залучали солдат діючої армії. Після того, як почали застосовувати хімічні методи боротьби з цими гризунами (ДДТ), а також використовувати необгрунтовано великі дози мінеральних добрив чисельність знизилася настільки, що європейський ховрах потрапив на сторінки Червоної книги України. У 1965-1975 роках у типових для малого ховраха біотопах поблизу с. с. Піщана, Гельмязів існували великі поселення цих тварин, які зараз повністю зникли. Тому мова йде про занесення ховраха малого до національної Червоної книги. З території Центрального лісостепу назавжди зникла хохла – потайний звір з характерним присмерковим способом життя, який раніше населяв призаплавні озера, річки з тихою течією, відкритим дзеркалом, з багатою водяною рослинністю та берегами, вкритими лісом. Причини зникнення – пряме винищення заради красивого хутра, конкуренція з бобром, ондатрою, вплив хижаків (лисиця, лісова куниця, норка, єнотовидний собака), забруднення водою.

Зміни фауни ссавців відбуваються і в напрямку збільшення кількості видів. У 30-ті роки 20 століття в Україну з Північної Америки було завезено ондатру, яка добре акліматизувалась і, не зважаючи на браконьєрський промисел, має досить значну чисельність. Протягом 1958-1970 р. р. було завезено плямистих та благородних оленів, які добре

приспособувалися до місцевих умов і зараз поширені у лісах Центрального лісостепу. З Воронезького заповідника у наші ліси завозили бобрів, а з Далекого Сходу був перевезений енотовидний собака, який у місцях гніздування водоплавної дичини завдає значної шкоди.

Позитивні тенденції до збільшення чисельності особин у популяціях спостерігаються у бобра, лисиці, що пов'язане зі зменшенням попиту на хутро цих звірів та зниження рівня браконьєрського промислу. Відбувається відновлення чисельності вовка у Ірдинських лісах, у Холодному Ярі, де щороку відстрілюють по 5 особин. На жаль, постійно зменшується кількість особин зайця, степового тхора, лося. Слід зазначити, що взагалі чисельність копитних ссавців у нашому регіоні регулюється людиною та залежить від підгодівлі цих тварин, особливо взимку. Невеликою є чисельність видри – красивого хижака з потайним способом життя.

Відомо, що міжнародна стратегія охорони природи виділяє такі основні фактори, що нині загрожують хребетним тваринам:

- Порушення та деградація місць проживання;
- Вплив інтродукованих видів;
- Втрата, скорочення або погіршення кормової бази;
- Знищення тварин в інтересах захисту сільськогосподарських рослин;
- Випадкове полювання

За різними оцінками, мінімальна чисельність особин виду, при якій ніякі заходи вже не можуть бути ефективними, з урахуванням найрізноманітніших причин та факторів, становить від 50 до 1000 голів.

Якщо людина не може зупинити процес природного вимирання видів тварин, який завжди відбувався, то змінити своє ставлення до природи, запобігти нерозумному втручанню в природні екосистеми – цілком посильна для цивілізованої людини задача.

ДОДАТОК 1

Класифікація водойм за солоністю (‰)

Прісні водойми – до 0,5.

Солонкуваті (мікогалінні) водойми – 0,5-30.

Морські (еугалінні) водойми – 30-40.

Пересолені (гіпергалінні) водойми – більше 40%.

Мешканців водойм із солоністю більше 40‰ поділяють на гіпергалінних (75-80‰) та ультрагалінних (більше 80‰).

Сфагнові болота – агалінні (солоність не перевищує 0,05‰).

У прісних водоймах спостерігається видова бідність – відсутні голкошкірі, тунікати, а губки та кишковопорожнинні представлені лише декількома видами. Але багато комах, веслоногих та гіллястовусих ракоподібних, амфібій. Переважно в цих водоймах живуть олігохети, коловертки, легеневі молюски.

ДОДАТОК 2

Пойкілоосмотичні – більшість морських безхребетних (за виключенням вищих ракоподібних), а також міксини, деякі земноводні. Для них характерний невеликий ступінь гіпертонії по відношенню до зовнішнього середовища. За умови слабкої гіпертонії внутрішнього середовища морські пойкилоосмотичні тварини нормально функціонують без активного споживання води. У пойкилоосмотичних безхребетних Росм внутрішнього середовища забезпечується звичайно мінеральними іонами, а у деяких хребетних Росм більше ніж на половину підтримується органічними речовинами (перш за все сечовиною).

Серед гомойосмотичних тварин в залежності від співвідношення величин Росм внутрішнього середовища та оточуючого середовища розрізняють гіпертоніків та гіпотоніків.

Гіпертоніки: всі прісноводні тварини та мешканці солонуватих басейнів. Діяльність їх осморегуляторних механізмів направлена на те, щоб протистояти обводненню тканин. Тварини мають різні адаптації для утримання солей та відновлення їх запасів у своєму тілі, це досягається зниженням проникливості покривів активною сорбцією іонів ззовні та активною їх реабсорбцією, утворенням сечі, гіпотонічної по відношенню до плазми крові. Чим вища різниця осмотичного тиску середовища та організму прісноводних тварин, тим енергійніше їм доводиться виводити воду, яка потрапляє всередину. Наприклад, Paramecium з підвищенням концентрації в середовищі хлориду натрію від 0 до 10% знижує віддачу води за 1 годину в об'ємі тіла у 30 разів.

Гіпотоніки: велика кількість морських тварин – безхребетні (мізиди, деякі десятиногі раки), кісткові риби, плазуни та савців, та мешканці всіх гіпергалінних водойм. Фізичні сили зовнішнього середовища направлені на зневоднення організму, тому осморегуляторні системи гіпотоніків працюють

як опріснювачі. Тварини п'ють воду, яка всмоктується у кров через стінки кишечника.

ДОДАТОК 3

Закон толерантності.(В. Шелфорд, 1913; Ю. Одум, 1975).

1. Організми можуть мати широкий діапазон толерантності по відношенню до одного екологічного фактора і низький діапазон по відношенню до іншого.
2. Організми із широким діапазоном толерантності по відношенню до всіх екологічних факторів звичайно найбільш поширені.
3. Якщо умови по одному із екологічних факторів не оптимальні для виду, то діапазон толерантності може звужитись і по відношенню до інших екологічних факторів.

ДОДАТОК 4

Екологічні правила - це:

1. Сукупність природних закономірностей, які визначають особливості функціонування популяцій та екосистеми;
2. Реакції живих організмів на стійкі зміни природного середовища.

Правило Бергмана (1847) – в межах роду (родини) теплокровні тварини із більшими розмірами зустрічаються в більш холодних областях (підтверджується у 50% випадках, із яких у птахів – 75-90%).

Це правило трактується так: чим більше тіло, тим відносно менша його поверхня, а це скорочує інтенсивність теплообміну.

Білий ведмідь (Арктика) – 1000 кг.

Бурий ведмідь – до 750 кг.

Малайський ведмідь – приблизно 65 кг.

Правило Аллена (1877): ті частини тіла, що виступають у теплокровних тварин (кінцівки, хвіст, вуха) тим коротші, та тіло тим масивніше, чим холодніший клімат.

Лисиця фенек (Сахара) – довгі кінцівки та величезні вуха.

Лисиця звичайна – більш приземкувата, вуха коротші.

Песець (Арктика) – коротка морда, маленькі вуха, приземкувата.

Цікаво знати, що найдовші кінцівки у гривастого вовка з родини Собаких – довжина його ніг дорівнює довжині тіла. Це допомагає тварині вправно та швидко пересуватися серед високої трави Південноамериканських пампасів, вишукуючи здобич та ховаючись від переслідувачів.

Правило Дарлінгтона – зменшення площі острова у десять разів скорочує кількість проживаючих на ньому видів (амфібій і рептилій) удвічі. (Це правило потрібно враховувати при встановленні розмірів (площі) охоронних територій).

Правило Глогера (1833) – види тварин, які проживають у холодних та вологих зонах, мають більш інтенсивну пігментацію тіла (частіше чорну чи темно-коричневу), ніж мешканці теплих та сухих областей, дозволяє акумулювати їм достатню кількість тепла.

Правило Ремане – мінімум морських та прісноводних видів тварин спостерігається в солонуватій воді.

ДОДАТОК 5

Тварини-індикатори ґрунтів

Багатоніжки – поселяються на ґрунтах з низьким вмістом вапна, калію, фосфору (але не азоту).

Вилохвістки – вказують на ґрунт з достатнім вмістом гумусу, хорошим технологічним станом, а також задовільним вмістом К та фосфатів.

Мокриці – завжди живуть в сильно зволжених місцях.

Косарики – індикатори вапнякових ґрунтів. Живуть у незабруднених, багатих на гумус ґрантах. Найчастіше поблизу садків.

Хижі кліщі – найбільш важливі для біологічної боротьби із шкідниками але вони дуже вразливі до великих доз мінеральних добрив та хімічних засобів захисту рослин.

Жужелиці (туруни) – винищують слимаків та інших садових шкідників.

Золотиста жужелиця вказує на важкі ґранти. Канальний жук, головаста жужелиця та жук-чистильник проживають у більш вологих місцях.

Ковалик – характеризує м'які ґранти, вовчок – вказує на сухий ґрунтовий режим.

Тварини-індикатори чистоти водойм

Риби: окунь, судак, йорж, щука, головень, підуст, жерех.

Безхребетні: личинки волохокрильця, личинки беззубки, личинки перлівниці, перлівниця.

КОРОТКИЙ СЛОВНИК ПОНЯТЬ ТА ТЕРМІНІВ

Абіосфера – шари земної кори (літосфери), що не зазнають і ніколи не зазнавали ніякого впливу живих організмів або біогенних речовин

Абіотичне середовище – сукупність неорганічних умов (факторів) життя організмів (хімічний склад ґрунту, води, повітря, температура, вологість, вітер тощо)

Абіотичні фактори – фактори неорганічного походження (температура, вологість, рельєф іт.д), що впливають на організм

Абісальні тварини - морські тварини , які населяють товщу води нижче межі проникнення сонячних променів (нижче 3 тис. м)

Аборигени - корінні мешканці країни, місцевості тощо. Те ж саме , що й автохтони

Авіфауна – фауна птахів. Сукупність птахів певної місцевості, середовища проживання або певного відрізка часу в історії Землі

Автоліз – самоперетравлювання, розпад тканин організмів під впливом їхніх гідролітичних ферментів. А. Відбувається в організмі, напр., при метаморфозі, автотомії , запальних процесах

Автотомія , самокалічення – мимовільне відкидання тваринами частин тіла, здебільшого при різкому подразненні

(напр.. при схопленні хижаком). А. властива багатьом безхребетним і деяким ящіркам (відкидають хвіст), супроводжується регенерацією

Адаптація – пристосування організмів до умов існування та їхніх органів до виконання певних функцій

Акселерація – прискорене проходження процесу індивідуального розвитку. При А. окремі ознаки проявляються у нащадків на більш ранній стадії, ніж у батьків

Аломони – біологічно активні речовини ,що продукують організми і викликають у представників інших видів реакції, корисні для них самих. Роль А. можуть виконувати також феромони

Алохтони - організми, які населяють не ту місцевість, де вони виникли в процесі розвитку органічного світу . Наприклад , А. Північної Америки є опосум і кілька видів колібрі, які переселились з Південної Америки .

Амбра - воскоподібна речовина, що утворилась в кишечнику китів (кашалотів) із неперетравлених решток головоногих моллюсків. Використовується як стабілізатор стійкості запаху дорогих парфумів

Амфібіонти (гідрофіли) - наземні організми, пристосовані до життя в умовах високої вологості (дошові черви, мокриці, ногохвістки, наземні моллюски, земноводні)

Анабіоз – стан організму, при якому життєві процеси тимчасово припиняються або настільки уповільнюються, що зникають видимі ознаки життя. А. – одна з форм пристосування організмів до виживання при різкому погіршенні умов існування (низька або висока температура , відсутність вологи)

Анаеробні організми (анаероби) - організми, які можуть жити та розвиватися при відсутності вільного кисню. А.о. поширені, в основному, серед прокариот
Ангідробіоз - окремий випадок анабіозу, коли організми можуть вижити без води (вивалений у круглих черв'як, коловерток, тихоходок, найпростіших)
Аносматики – тварини, у яких відсутній нюх (дельфіни).

Антибіоз – неможливість існування одного виду в присутності іншого внаслідок інтоксикації середовища

Антропічні фактори – внесені у природу діяльністю людини зміни, що впливають на живу природу. Розрізняють прямі і непрямі А.ф., позитивні й негативні

Ареал – область поширення виду або іншої систематичної групи

Атрактанти – природні та синтетичні речовини, що приваблюють тварин найчастіше специфічним запахом. А. використовують для приваблювання і наступного знищення шкідливих комах, при полюванні на хутрових звірів

Аутекологія – розділ екології, що вивчає дію різних факторів середовища на окремі популяції і види. Термін запроваджений Т. Шрєтером (1896).

Афагія – відсутність живлення на певних стадіях індивідуального розвитку. А. характерна для багатьох дорослих комах (одноденки, оводи, деякі метелики та ін.), прохідних риб в період розмноження і т.д. А. супроводжує явища сплячки, заціпеніння та діпаузи

Багатоїдність, поліфагія - живлення тварин багатьма кормами. Розрізняють фітополіфагію (живлення різними рослинними кормами – властиве гусеницям багатьох метеликів, диким гризунам та ін.) і зоополіфагію (живлення різними тваринними кормами властиве хижим комахам, хижим ссавцям та ін.) Найвищий ступінь поліфагії наз. Еврифагією, або пантофагією.

Банка – підвищення морського дна, мілина. У районі Б., як правило, дуже багатий і різноманітний тваринний світ. Трапляються Б. з величезними скупченнями моллюсків (устриць, мідій) і риб (оселедців, тріски, камбали)

Барліг, барлога - сховище, в якому ведмеді проводять холодний зимовий період у стані зимового сну

Батибіонти – морські тварини, які живуть у товщі води на великих глибинах (від 500 м до 2000 м)

Бентос - сукупність організмів, які живуть на ґрунті або у ґрунті морських та континентальних водойм. Б. поділяють на фітобентос і зообентос.

Біоіндикатори – організми, наявність або кількість яких слугують показниками природних процесів або умов зовнішнього середовища. Наприклад, тільки в чистій воді зустрічаються личинки волохокрильців; скупчення морських ртбодіних птахів свідчить про підхід косяків риби тощо

Біологічний метод боротьби – використання паразитів, хижаків і збудників хвороб для боротьби із шкідниками (гамбузії проти малярійного плазмодія, теленомуса проти шкідливої черепашки)

Біоломінесценція – видиме світіння живих істот, пов'язане з процесами їх життєдіяльності. Використовується тваринами для освітлення й приваблення здобичі, для застереження й відлякування хижаків, приваблювання особин протилежної статі. У більшості випадків зумовлена ферментативним окисленням особливих речовин – люциферинів

Біотичне середовище – сукупність живих організмів, які своєю діяльністю впливають на інші організми. Одні з них можуть служити їжею для інших, бути середовищем для життя, сприяти розмноженню тощо

Біофільтрація – фільтрація води тваринами (двостулкові моллюски, асцидії, ланцетники)

Вікаруючі види, вікарні види - близькі види тварин, що займають різні ареали або трапляються в межах одного ареалу, але в різних екологічних умовах (заміщують один одного)

Вторинноводяні тварини – у минулому наземні форми, які вторинно пристосувалися до життя у воді (китоподібні, ластоногі, крокодили)

Габітус – зовнішній вигляд тварини

Гайно – гніздо білки. Має кулеподібну форму з 1-2 вхідними отворами

Галобіонти – організми, які живуть у пересолених водоймах (озерах Ельтон, Баскунчак) і ніколи не зустрічаються в прісних водоймах (рачок артемія)

Галофіли, галофільні тварини – тварини, які пристосувалися до життя на засоленому ґрунті (личинки деяких жуків-чорнишів), а також всі морські тварини та тварини, які живуть у середовищі із збільшеним вмістом солей (солелюби)

Галофоби – тварини, які уникають засоленості середовища. Це всі прісноводні види, а з ґрунтових – дощові черви

Геліобіонти – організми, які віддають перевагу освітленому сонцем місцеперебуванню

Геліофіти – світлолюбні організми – сонцелюби

Геоксени – тварини, які використовують ґрунт для тимчасового приховання або ж як сховище (тарганоподібні, деякі клопи, гризуни та інші ссавці, які живуть у норах)

Геофіли - тварини, частина життєвого циклу яких обов'язково проходить у ґрунті (комахи, личинки або лялечки яких живуть у ґрунті)

Гібернація, зимова сплячка – стан тимчасового глибокого пригнічення життєвих процесів в організмі тварин, в якому вони перебувають в несприятливу пору року. Г. характерна для багатьох ссавців, в основному, гризунів

Гігрофоби – наземні тварини, які уникають надмірної вологості в конкретних місцях проживання.

Глибководні тварини – мешканці морських глибин від 500 м до найбільш глибководних западин (голкошкіри, ракоподібні, риби, погонофори). Г.т. переважно хижаки або детритофаги

Гніздовий паразитизм – специфічний спосіб турботи про потомство, при якому самка підкладає запліднені яйця в чужі гнізда, не насиджує кладку й не годує пташенят (зозулеподібні). Внутрішньовидовий Г.п., який носить епізодичний характер, відмічений у 32 видів гусеподібних

Гнус – збірна назва дрібних кровосисних двокрилих комах (комарів, москітів, гедзів). Може переносити різні хвороби (малярія, туляремія, сибірська язва). Рої гнусу утворюють тільки самки

Гомойоосмотичні тварини - водяні тварини, здатні зберігати більш-менш постійний осмотичний тиск крові й тканинної рідини, не відповідний

осмотичному тискові зовнішнього середовища. У збереженні рівня осмотичного тиску велику роль відіграють органи виділення

Гомойотермії, теплокровні тварини - тварини з відносно сталою температурою тіла, що може не залежати від температури зовнішнього середовища (птахи, ссавці, крім однопрохідних і деяких гризунів)

Грунтоїди - тварини, які заковтують ґрунт і живляться наявними в ньому дрібними тваринами, рослинами та частинками органічних речовин – детритом (малоцетинкові та багатощетинкові черви, личинки двокрилих)

Ґуано – масове скупчення сухих пташиних екскрементів. Найбільші поклади знаходяться в Чілі та Перу. Їх використовують як азотне та фосфорне добриво

Детрит – сукупність завислих у воді та осілих на дно водойм дрібних нерозкладених частинок рослин, тварин та їх виділень

Дефекація – виведення організмом решток неперетравленої їжі

Диморфізм - наявність у одного виду тварин, що живуть в одній місцевості, двох відмінних за морфо-фізіологічними ознаками форм . Розрізняють Д. статевий (самці відрізняються від самок) і Д. сезонний (буре літнє і біле зимове забарвлення хутра у зайця-біляка, ласки, горностая)

Діурез, сечовиділення – рефлекторний процес періодичного виділення сечі з організму тварини

Доместикація – процес приручення, одомашнення диких тварин

Еврибатні тварини – водяні тварини, які живуть на різних глибинах, при різному тискові води

Евріобіоти – тварини, які можуть жити в різноманітних умовах навколишнього середовища (бурий ведмідь), евріобіоти мають ширші ареали, ніж стенобіоти

Еврігалінні тварини – водяні тварини, здатні витримувати значні зміни солоності води (прохідні риби)

Еврігідробіотні тварини – тварини, які можуть жити при значних коливаннях вологості повітря. Більшість таких видів проживає в помірному поясі

Евритермії тварини - тварини, які пристосувались до життя в умовах значних коливань температури зовнішнього середовища (вовк, горностай, лисиця, сапсан)

Евритопні тварини - тварини, які здатні жити у місцях з найрізноманітнішими умовами середовища, що мають високу екологічну валентність (лисиця, хом'як). Е.т. з надзвичайним ступенем евритопності називають убіквістами

Еврифотні тварини - тварини, які можуть жити в широкому діапазоні освітлення

Еврехорні тварини - дуже поширені види тварин . Е.т. здебільшого є одночасно й евритопними. Іноді Е.т. називають космополітами

Едафічні фактори - сукупність фізичних і хімічних властивостей ґрунту, що впливають на життя та поширення в ньому організмів

Екологічна валентність, або пластичність – ступінь пристосованості тварин до змін умов середовища

Екологічна ніша – сукупність усіх факторів середовища, в межах яких можливе існування виду в природі. Термін запровадив Дж. Гріннел (1917)

Екологічні групи – групи тварин, у яких в певних умовах існування виробились спільні риси будови або поведінки В основу поділу тварин на Е.г. може бути покладена їжа, спосіб пересування, характерні місця проживання

Екологічні фактори – будь-які елементи середовища, що здійснюють той чи інший вплив на живі організми й на які ці організми реагують реакціями пристосування

Екскременти – тверді та рідкі випорожнення тварин

Екскрети – виділені організмом кінцеві продукти обміну речовин

Еміграція – виселення тварин з районів свого поширення, тобто за межі свого ареалу. Е. найчастіше має вимушений і масовий характер, пов'язана з масовим розмноженням і нестачею їжі (масові виселення білок, лемінгів, горіхівок, метеликів, бабок, де вони, як правило, гинуть)

Ендеміки, ендеми, ендемічні організми, ендемічні форми – види, роди, та інші таксони, поширення яких обмежене певною місцевістю (ендеміком Карпат є карпатський тритон, а річок басейну Дунаю – смугастий йорж)

Ентоїкія – одна із форм співжиття тварин різних видів – квартирантства, при якій квартирант оселяється усередині тіла хазяїна (деякі нематоди оселяються у задній кишці рослинодних черепах, живляться неперетравленими рештками їжі хазяїна)

Епібіоз - оселення одних організмів на поверхні тіла інших (сидячі інфузорії оселяються на поверхні різних живих організмів)

Епізоотія – поширення масової хвороби тварин на значній території.

Епіфауна – частина бентосу, представлена тваринами, які живуть на поверхні ґрунту, в щілинах скель, серед каміння тощо (губки, актинії, гідроїди, моллюски, голкошкіри)

Естивація – літня сплячка

Ехолокація у тварин – випромінення й сприймання відбитих звукових сигналів (переважно високочастотних) з метою виявлення об'єктів (їжі, перешкод) у просторі, а також отримання інформації про їх розміри і властивості. Характерна для рукокрилих, дельфінів, землерийок, гуахаро, саланганів

Жуйка – процес відригування і повторного пережовування та проковтування раніше спожитої їжі, властивий жуйним тваринам (бичачі, оленеві, верблюдові, жирафові)

Замор, задуха, придуха - масова загибель водяних тварин внаслідок зменшення кількості розчиненого у воді кисню або появи у воді отруйних речовин. З. частіше буває влітку та взимку (з січня до квітня)

Заціпеніння тварин - стан організму, при якому відбувається різке зниження його життєдіяльності. Спостерігається у холоднокровних тварин при зниженні температури середовища або при нестачі вологи. При заціпенінні тварини втрачають рухомість, перестають житися, уповільнюється газообмін та інші фізіологічні процеси

Защічні мішки – мішкоподібні складки слизової оболонки переддвір'я ротової порожнини у деяких сумчастих, гризунів і багатьох вузьконосих мавп.

Призначені для тимчасового зберігання їжі. Розміщені переважно в ділянці шиї, іноді простягаються до плечей

Зоонози – інфекційні хвороби тварин, на які можуть хворіти й люди, заражаючись від тварин (сказ, чума, туляремія, бруцельоз, ящур)

Імміграція – переселення тварин з їх батьківщини в іншу країну (територію). Може здійснюватися природним шляхом або штучним. Тварини, які переселились на нову територію, називаються іммігрантами

Інквілінізм – одна із форм міжвидових взаємовідносин, різновидність коменсалізму. Тварина-інквілін, проникнувши в житло іншого виду, знищує хазяїна. Наприклад, деякі мухи відкладають яйця в черепашки молюсків. Потім їх личинка живиться тканинами молюска й перетворюється на пупарій, використовуючи черепашку як сховище

Інтер'єр – внутрішня будова організму тварини

Інтерстиціальна фауна – безхребетні, які живуть у заповнених водою проміжках між твердими частинками (піску, камінців) на пляжах, літоралі та на дні водойм

Інтродукція організмів – переселення окремих видів тварин за межі їхнього ареалу та адаптація їх до нових умов існування. Початкова фаза акліматизації

Іхтіофауна – сукупність видів риб, які населяють певну водойму, район, зоогеографічну область

Кадастр тваринного світу - систематизоване зведення відомостей про фауну і тваринний світ певної території або акваторії

Каста – група особин у гуртосімейних комах, які виконують певну роль. Наприклад, каста статевих особин виконують функцію розмноження і розселення у мурашнику; каста “солдат” охороняє гніздо від ворогів

Каталепсія – тимчасова нерухомість тварин.

Катаробіонти, катароби, катаробії - мешканці холодних чистих водойм з високим вмістом кисню (струмкова форель)

Клептопаразитизм - насильне привласнення корму, здобутого іншою особиною

Коменсалізм, нахлібництво - форма взаємовідносин між двома видами тварин, коли один з них (коменсал) користується певними перевагами за рахунок другого (хазяїна), не завдаючи йому шкоди

Конкуренція – взаємовідносини між організмами одного виду (внутрішньовидова) або різних видів (міжвидова), що виявляються у боротьбі за одні й ті ж ресурси зовнішнього середовища (їжу, місцеперебування тощо)

Копрофаги - тварини, які живляться екскрементами (деякі комахи, кліщі, черви)

Кочівлі - відносно недалекі й короточасні пересування тварин в пошуках їжі, місць відпочинку тощо

Кріофіти – тварини, що живуть в умовах низьких температур. Це мешканці холодних вод у полярних морях, гірських річках і струмках; наземні тварини полярних широт і високогір'я

Ксерофіли – тварини, пристосовані до посушливих умов життя (в пустелях, сухих степах тощо). До К. належать жуки-чорнотілки, варани, яшурки, піщанки, ховрахи, верблюди

Лігвище - місце скупчення ластиногих (тюленів, моржів), де відбувається парування та народження малят

Лігво – місце довготривалого відпочинку, сплячки або народження малят у деяких ссавців (вовків, шакалів, деяких свиней), зроблене на поверхні (не в норі) переважно в затишному місці. Л. ведмедів називається барлогом.

Лімнофіли – тварини, що пристосувалися до життя у стоячих водах, в умовах нестачі кисню

Літоральна фауна – тварини, які населяють прибережну зону морів і океанів, що під час відпливів осушується. Тварини Л.ф. пристосовані до періодичного перебування на повітрі і в воді, до дії прямого сонячного проміння, до коливань температури, солоності й механічних впливів

Літофіти – морські тварини, які здатні руйнувати механічно або хімічними виділеннями гірські породи, корали, черепашки моллюсків тощо. До Л. належать деякі губки, багатощетинкові черви, ракоподібні, моллюски

Мезофіли - тварини, які живуть в умовах помірної вологості

Міграції тварин - закономірні переміщення на більш або менш значні відстані. Розрізняють М.т регулярні й нерегулярні (вимушені)

Мірмекофіли – тварини, які живуть і розвиваються у співжитті з мурашками. Відомо більше 2000 видів мірмекофільних членистоногих (стафілініди, жук-ломехуза тощо)

Монофагія – живлення тварин лише одним видом поживи

Натуралізація - повне пристосування інтродукованих організмів до нових умов існування

Нейстон – сукупність водяних організмів, які живуть у поверхневій плівці води (клопи-вodomірки, вертячки тощо)

Некрофаги, трупоїди – тварини, які живляться трупами інших тварин (жуки-мертвоїди, шкіроїди, грифи, гієни)

Нектон – сукупність водяних тварин, здатних протистояти силі течії та активно переміщуватись на значні відстані (головonoгі моллюски, китоподібні, акули)

Нерест – викидання рибами ікри і молок (статевих продуктів) з наступним заплідненням

Нори – тимчасові або постійні сховища тварин, зроблені ними в ґрунті, рідше – у твердих гірських породах, корі, деревині, снігу і донних відкладах. Н. використовуються для захисту від хижаків, як укриття від негоди, опадів, зберігання запасів їжі, як місце для розмноження і вирощування малят

Олігосапробіонти, олігосапроби – організми, які живуть у чистих або слабко забруднених органічними речовинами водах (коловертки, моховатки, стерлядь, форель, тритони)

Олігофагія – живлення тварин небагатьма видами їжі

Перифітон - поселення прісноводних організмів на підводних частинах річкових суден, свай, підводних спорудах

Печерна фауна, спелеофауна – сукупність тварин, які населяють печери

Планктон – сукупність організмів, які населяють товщу морських та прісноводних водойм і пасивно переносяться течіями

Плейстон – сукупність водяних, головним чином, тваринних організмів, які тримаються на поверхні води або напівзанурених у неї (сифонофори)

Погадки (пелетки) - неперетравлені сухі рештки їжі (кістки, пір'я, шерсть, хітин, луска риби тощо), що відригують деякі птахи (соколови, сов'ячі, круки)

Позакишкове травлення – перетравлювання їжі (здобичі, жертви) поза кишкою тварини, відригнутою або впорскнутою в неї слиною і травним соком. Властиве деяким комахам (таргани, хижі жуки-плавунці) і павукоподібним

Полісапробіоти, полісапроби - сапробіоти, які живуть у дуже забруднених та бідних на кисень водоймах (деякі джгутикові, інфузорії, личинки комах бджоловидок, трубочник звичайний). П. розкладають органічні речовини і здійснюють біологічне очищення стічних вод

Поліфагія, багатодієність - Фітополіфагія – живлення різними рослинними кормами (властива гусеницям багатьох метеликів, деяким гризунам). Зоополіфагія – живлення різними тваринними кормами (властива хижим комахам та хижим ссавцям)

Поліфідонтність – багаторазова заміна зубів у риби після їхнього зношування

Послід – пташині екскременти, випорожнення

Потамобіоти – тварини, що живуть у прісних проточних водах (річках, струмках). П. протиставляються лімnobіоти – мешканці озер

Приплід – група одночасно народжених малят

Присгінкове травлення, мембранне травлення – травлення, що відбувається за участю ферментів, які містяться на структурах клітинної мембрани. Воно характерне для більшості високоорганізованих тварин і відбувається на поверхні мембрани мікроворсинок кишкових клітин. П.т. займає проміжний стан між позаклітинним та внутрішньоклітинним травленням

Прохідні риби – риби, які для розмноження (нересту) мігрують з морів у ріки (осетр, севрюга), рідше – з рік у моря (вугор річковий)

Псамон – організми, які живуть головним чином у поверхневому шарі вологого піску поблизу берегів рік та озер, вище рівня води (черепашкові амеби, коловертки, інфузорії, в'їчасті черви, личинки хірономід)

Псамофіли – тварини, які живуть серед сипучих пісків. Вони здатні швидко рухатися (літати, стрибати, бігати), зариватися у пісок і пересуватися в ньому (піщана блоха, жуки-чорногілки, деякі круглоголовки, сірий варан, тонкопалий ховрах, деякі тушканчики)

Псевдопаразитизм – випадкове перебування в організмі тварин або людини деяких, звичайно вільноживучих, безхребетних (личинок мух в органах травлення)

Реакліматизація – розведення в будь-якій місцевості тих тварин, які там колись жили, але вимерли або були винищені. Прикладами Р. є відновлення зубрів у лісах Європи та Кавказу, бобрів в Україні

Редуценти – організми, які живляться мертвою органічною речовиною і піддають її мінералізації

Реофіли – тварини, які живуть у проточних водах. Р. є киснелюбними тваринами, потребують постійного припливу свіжої води (губки, моховатки, багато комах, ракоподібних, риб)

Репеленти – природні й синтетичні речовини, що відлякують тварин

Сапробіонти, сапроби – організми, які живуть у забруднених органічними речовинами водоймах

Сапрофаги, сапротрофи – тварини, які живляться речовинами, що розкладаються. До С. належать детритофаги, копрофаги, некрофаги

Синантропи, синантропні тварини - тварини, які живуть поряд з людиною (таргани, міль, сільська та міська ластівки, кімнатна муха, хатня миша, комірні кліщі)

Спелеофауна – сукупність тварин, які населяють печери

Стенобатні тварини – водяні тварини з обмеженим діапазоном вертикального поширення, існування яких можливе лише при певному водяному тиску

Стенобіонти – організми, які можуть жити лише в певних умовах середовища, при незначному коливанні його факторів (температури, вологості, гідростатичного тиску, хімічного складу ґрунту тощо). С., наприклад, є форель, бегемот, коала

Стенофагія – вузькоспеціалізоване живлення тварин. В С. розрізняють олігофагію – живлення небагатьма видами корму і монофагію – живлення одним видом корму. Олігофагами є шишкарі (живляться насінням хвойних порід), скопа (переважно рибою), зміїд (зміями). Монофаги нерідко використовують у їжу речовини, непридатні для інших видів (шкіру, шерсть, пір'я, віск тощо)

Стенофоти – тварини, для яких необхідні певні умови освітлення. С.т. – переважно нічні та ґрунтові тварини. Наприклад, миші та нориці (полівки) витримують пряме сонячне освітлення протягом 5-30 хвилин, а денні форми (ховрахи) – кілька годин

Телергони – біологічно активні речовини, що виділяють тварини в зовнішнє середовище. Вони діють на особин того ж (феромони) або іншого виду (гетеротелергони, алофони, кайромони)

Термофіли – тварини, які розвиваються при високій температурі, мешканці теплих кліматичних зон (тропіків) і паразити, які живуть у тілі теплокровних тварин

Трофічний рівень – сукупність організмів з однаковим типом живлення

Убіквісти – види тварин, які живуть у дуже різноманітних умовах зовнішнього середовища. У. властива широка екологічна валентність. Інша назва У. – *космополіти*.

Фауна – сукупність усіх видів тварин, які населяють певну територію або акваторію

Фенологія – система знань про сезонні явища в живій природі, терміни їх настання та причини, що визначають ці строки. Засновником Ф. вважають Р. Реомюра (1735). Термін Ф. запровадив бельгійський вчений Ш. Морран (1840)

Фотоперіодизм – реакція організму на добовий ритм освітлення – на співвідношення між довжиною дня і ночі. Ф. вперше описали амер. біологи К. Гертнер і Г. Алланд (1920).

Хижак – тварина, яка ловить і поїдає інших тварин як об'єкт живлення

Цикломорфоз – періодичні сезонні зміни в будові тіла окремих поколінь тварин, що не пов'язані з характером розмноження (властивий коловерткам, дафніям)

Програма дисципліни «Екологія тварин»

Вступ.

Мета та завдання екології тварин. Місце науки та взаємозв'язок з іншими екологічними дисциплінами. Основні методи екологічних досліджень тваринного світу. Досягнення та основні проблеми сучасних досліджень у галузі екології тварин. Розділи екології тварин: екологія особин; екологія популяцій; екологія угруповань; екологія гідробіонтів, едафобіонтів, авіабіонтів, паразитів.

Давні історичні джерела екології тварин (індійська поема "Рамаяна"; сказання "Махабхарата"; "Історія тварин" Арістотеля; екологічні погляди Теофраста; "Естественная история" Плінія Старшого; перший екологічний експеримент Р. Бойля; піонер вивчення ланцюгів живлення Антоні ван Левенгук; "Фізико-теологія І.Дерема; екологічні погляди Р. Бредлі; "Мемуари з природничої історії комах" Р.Реомюра; "Мемуари з історії прісноводних поліпів з рухами у формі рогів" Абрахама Трамбле; праці К.Ліннея та Ж. Бюффона).

Значення експедицій С. П. Крашеніннікова, І.І Лепехіна, П.С. Палласа у накопиченні екологічних знань. Російська екологічна школа ХХ ст. (С.Соколов, М.Наумов, О. Шварц, І. Шілов). Українська екологічна школа ХХ ст. (М.Воїнствєнський , В. Межерін , І Сокур , Л. Полушина).

Середовище та фактори існування тварин. Живлення тварин.

Видовий склад сучасних тваринних організмів.

Участь живих організмів у біогенному кругообігу речовин.

Середовище як фактор існування. Вплив факторів середовища на життєдіяльність тваринних організмів. Основні екологічні закони, шляхи та способи дії середовища на організм. Основні типи живлення тварин (сапрофагія, детритофагія, некрофагія, копрофагія; фітофагія, зоофагія; паразитичний спосіб живлення). Пристосування зоофагів (органофагів) та фітофагів. Способи добування їжі. Пасивне живлення у тварин. Активне живлення (випасання, виїдання, засідки, переслідування). Приклади активного добування їжі у тварин різних таксонів. Спеціалізація живлення (монофагія, олігофагія, поліфагія, пантофагія). Приклади. Поняття про вікарні та сурогатні корми.

Стенофагія та еврифагія. Потреби в їжі у тварин. Наслідки нестачі кормів та голодування. Біологічне значення живлення. Харчодобувна поведінка.

Особливості водно-сольового обміну та мінерального живлення тварин.

Загальне значення води для тваринного організму. Особливості водно-сольового обміну у водних тварин (гідробіонтів). Тварини-осмоконформери (пойкілоосмотичні) та тварини-осморегулятори (гомоїоосмотичні). Прісноводна осморегуляція. Осморегуляція у солоній воді. Механізм перебігу та гормональна регуляція водно-сольового обміну у хрящових та кісткових риб. Осморегуляція у амфібій, фізіологічна регуляція водно-сольового обміну. Водний обмін у наземних тварин. Метаболічна вода. Екстраренальні (позаниркові) втрати води. Амоніотелітичний, уреотелітичний та урикотелітичний типи азотистого обміну у тварин групи Amniota. Поняття про ниркову, кишкову та клоакальну реабсорбцію води. Особливості водного обміну пустельних тварин. Адаптивна поведінка тварин аридних (посушливих) місць проживання. Сольовий обмін у наземних хребетних. Ниркова екскреція солей. Будова та функції сольових залоз у тварин різних таксонів. Екологічні пристосування до сольової нестачі у тварин.

Газообмін та дихання у тварин. Загальне значення дихання та газообміну.

Особливості газообміну у водному середовищі. Принцип водного дихання (тварини оксифілі-стенобіонти, евріоксифіонти, оксифобі-стенобіонти) Значення розчинених у воді газів (N₂, CO₂, H₂S, CH₄). Пристосування до зміни вмісту кисню у воді. Повітряне дихання у риб. Газообмін у повітряному середовищі. Принципи повітряного дихання. Дихання у птахів. Пристосування до гіпоксії. Газообмін у пірнаючих тварин. Запасання кисню при пірнанні. Пристосування до економного використання запасів кисню.

Теплообмін, терморегуляція у тварин. Значення сонячної енергії.

Вплив видимого світла, ультрафіолетових та інфрачервоних променів на життєдіяльність тваринного організму. Світло та поведінка тварин. Значення температури середовища. Особливості терморегуляції у пойкилотермних тварин. Температурна компенсація. Адаптивна поведінка пойкилотермних тварин. Геліотермні та геотермні види рептилій. Температура тіла гоміотермних тварин. Хімічна та фізична терморегуляція. Терморегуляторна поведінка. Оборотна гіпотермія у тварин.

Рух середовища. Тиск. Субстрат.

Роль течій в житті водних організмів. Морфологічні пристосування реофільних видів. Поняття про реотаксис. Пристосування планктонних форм, видів - мешканців припливно-відпливної зони. Роль вітру у житті наземних тварин. Значення субстрату для тварин: ґрунту, снігового покриву, вічної мерзлоти та льодового покриву.

Екологія протистів.

Середовище існування та екологічні групи протистів. Вплив на одноклітинних абіотичних та біотичних факторів середовища. Поведінки протистів. Значення в природі та житті людини. Біоіндикація за допомогою протистів.

Біологічні цикли.

Добові та сезонні біологічні ритми. Добові ритми: добовий ритм локомоторної активності. Механізми та регуляція циркадних ритмів. Загальні закономірності перебігу сезонних ритмів. Цирканні ритми. Фотоперіодична регуляція сезонних циклів. Гормональна регуляція розмноження. Сезонність розмноження та фотоперіодизм. Цирканна природа репродуктивних циклів. Комплексний характер регуляції розмноження. Цикли розвитку, линяння покривів тварин як приклади цирканних ритмів

Сезонні міграції та фізіологічний контроль міграційного стану. Приклади міграцій риб, птахів, ссавців, безхребетних. Багаторічні цикли в житті тварин.

Просторова орієнтація у тварин.

Загальне поняття про орієнтацію. Світлочутливість та зір. Особливості кольорового зору у тварин. Звуки та слух у тварин. Межі та чутливість слуху. Хімічна чутливість. Шкірна чутливість. Особливості гіротермічної, електричної та електромагнітної чутливості. Аналіз часу та простору. Орієнтація тварин. Поведінкові адаптації.

Екологія угруповань.

Особливості стосунків тварин і рослин. Просторові зв'язки між тваринами і рослинами. Енергетична роль тварин в екосистемах. Оцінка енергетичної ролі тварин в екосистемах. Взаємини популяцій різних тварин в біоценозах. Взаємини популяцій суміжних трофічних рівнів. Конкуренція та симбіоз (приклади). Паразити і господарі. Типи паразитизму. Кoadаптація паразитів і господарів. Значення паразитів у динаміці чисельності їх господарів. Біологічні методи боротьби з шкідниками сільського та лісового господарства.

ПРАКТИКУМ

Практичне заняття № 1

Тема: Екологія живлення тварин

Мета: Ознайомитись з основними типами живлення тварин (сапрофагією, детритофагією, некрофагією, копрофагією, фітофагією, зоофагією, паразитичним способом живлення).

Навчитись: Розрізняти пасивне та активне живлення тварин та наводити ілюструючі приклади. Одержати поняття про вікарні та сурогатні корми. Знати наслідки нестачі кормів та голодування для популяцій тварин та окремих особин.

План

Основні типи живлення тварин (сапрофагія, детритфагія, некрофагія, копрофагія; фітофагія, зоофагія; паразитичний спосіб живлення) Приклади.

Пристосування до зоофагії та фітофагії у тварин різних таксонів.

Основні способи добування їжі у тварин.

Пасивне живлення у тварин. Приклади.

Активне живлення (випасання, виїдання, засідки, переслідування).

Поняття про вікарні та сурогатні корми.

Біологічне значення живлення. Наслідки нестачі кормів та голодування.

Харчодобувна поведінка.

Методичні вказівки

1. Визначити пристосування до живлення у 5 видів тварин-фітофагів. Записати в робочий зошит.
2. Визначити пристосування до живлення у 5 видів тварин-зоофагів. Записати в зошит приклади.
3. Описати приклади харчодобувної поведінки, пов'язаної з активним та пасивним способом живлення у 5 видів тварин.
4. Записати приклади вікарних та сурогатних кормів для *Sciurus vulgaris*, *Mus musculus*, *Merops apiaster*, *Apis mellifera*, *Emys orbicularis*.
5. Замалювати "хижий зуб" ссавця.
6. Замалювати зовнішній вигляд посліду (екскрементів): самки та самця оленя, кролика, зайця, ласки, дикого кабана, вовка, лисиці, фазана.

Завдання додому.

Підготуватись до виконання практичної роботи на папері "Аутекологічні дослідження тварин "

Література

1. Н.П. Наумов Экология животных, 2-е издание М.: 1963, - 618 с.
2. Никольский Г.В. Экология рыб. М., 1961, - 309с.
3. Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. М., 1971, - 445 с.
4. Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений животных, М., 1977, - 273с.
5. Шилов И.А. Физиологическая экология животных. М.: «Высш. школа», 1985, -327 с.
6. Дерій С.І. Екологія тварин. Посібник для шкіл з класами з поглибленим вивченням біології. - Черкаси. 1997.
7. Лабораторний та польовий практикум з екології. За ред. проф. Замостяна В.П., проф. Дідуха Я.П., Київ; - 2000, - 214с.

Практичне заняття №2

Тема: Аутекологічні дослідження тварин

Мета роботи: на основі льтературних даних та спостережень у природі, зафіксованих у польових щоденниках із зоології безхребетних та хордових, дати екологічну характеристику виду та описати його екологічну нішу.

Матеріали та обладнання: пристосування для спостереження та відлову тварин: лупа, підзорна труба, бінокль, фотоапарат, сачок, морилка; польові щоденники, літературні джерела.

Хід роботи

I. Постсперігайте за певним видом тварин у природі (водні або наземні членистоногі, земноводні, плазуни, дрібні ссавці) і складіть опис виду за запропованою схемою.

1. Систематичне положення.

Дайте повну назву та охарактеризуйте систематичне положення виду. Назвіть близькі за походженням види, а також ті, що мають морфологічну подібність та зустрічаються у даному регіоні.

2. Біологічні особливості виду:

а) будова дорослої особини, характерні морфологічні ознаки, розмір та маса тіла;

б) спосіб пересування;

в) спосіб живлення, чим живиться (вікарні та сурогатні корми); морфологіч

ні пристосування для даного способу живлення;

г) особливості розмноження; кількість нащадків;

д) особливості життєвого циклу (середня тривалість життя однієї особини, наявна чи відсутня стадія личинки тощо);

е) особливості поведінки (реакція на зовнішні подразники, особливості спілкування та сигналізації з особинами свого виду).

3. Умови місцєперебування виду: середня температура, умови зволоження в місцях проживання; яке значення в житті тварини відіграє освітлення.

4. Екологічні особливості виду:

а) спосіб життя (окремо (поодинок), зграями, сім'ями, гуртами; денний, нічний чи присмерковий);

б) чисельність на досліджуваній місцевості;

в) які види рослин трапляються на цій території, які рослини слугують

мом, місцем схованки тощо.

г) які види тварин зустрічаються поруч, які взаємини з іншими видами, чи є вид хазяїном, паразитом, симбіонтом тощо;

д) ступінь конкуренції з іншими видами, визначити об'єкти конкуренції;

е) положення виду в трофічних ланцюгах біоценозу, при можливості оцініть його біопродуктивність.

Завдання

1. Переглянути відеофільми "Летючі миші", "Орел" та описати харчодобувальну поведінку згаданих у них видів.
2. Повторити теоретичний матеріал про Protozoa.
3. Кожному студентові взяти по одній пробі води з трьох різних відкритих прісних водойм.

Література:

[1] [4] [7][3] [6]

Практичне заняття № 3

Тема: Особливості водно-солевого обміну та мінерального живлення тварин.

Мета: З'ясувати значення та особливості перебігу водно-солевого обміну у тварин різних таксонів і екологічних груп. Провести дослідження на тему "Протисти як індикатори води".

План

1. Підготувати сповіщення на теми:
 - а) Особливості водно-солевого обміну у тварин гідробіонтів на прикладі найпростіших, кісткових та хрящових риб, амфібій.
 - б) Порівняння прісноводної осморегуляції та осморегуляції у солоній воді
 - в) Типи азотистого обміну у представників Amniota.
 - г) Водний обмін у пустельних тварин. Адаптивна поведінка тварин аридних місць проживання.
 - д) Солевий обмін у наземних хребетних. Екологічні пристосування до сольової нестачі у тварин.
2. Провести лабораторне дослідження №1 "Протисти як індикатори чистоти води".

Мета: навчитись застосовувати біоіндикаційний метод для визначення якості води.

Матеріали і обладнання: мікроскопи, піпетки, предметні та накривні скельця, проби води, визначники видів найпростіших.

Протисти (найпростіші) є досить точними індикаторами якості води, особливо ступеню її забруднення.

Найчастіше для визначення якості прісної води у водоймі застосовують такі методи:

1. Користуючись шкалою сапробності, виділяють серед видів найпростіших, що зустрічаються у водоймі, провідні організми для встановлення ступеню чистоти води.
2. Для оцінювання якості вади застосовують індекс різноманітності та чисел співвідношення окремих видів в угрупованнях найпростіших.

Рівні сапробності та трофності вод

Рівні сапробності	Ступені трофності	Приклади провідних організмів (тільки протистів)
-------------------	-------------------	--

<p>Полісапробний: дуже сильне органічне забруднення, багато бактерій.</p> <p>Альфаезосапробний: значне органічне забруднення, мало O₂, видовий склад протистів багатий, чисельність особин висока.</p> <p>Бетамезосапробний: слабке органічне забруднення; багато O₂; видовий склад багатий.</p> <p>Олігосапробний: чиста, збагачена O₂ вода; видовий склад протистів збіднений; чисельність особин низька.</p>	<p>Політрофний: дуже великий надлишок поживних речовин, загниваючі води.</p> <p>Евтрофний: багато поживних речовин; багато фотосинтезуючих протистів.</p> <p>Евтрофний: багато поживних речовин.</p> <p>Евтрофний: багато поживних речовин; багато фотосинтезуючих протистів</p>	<p>Джгутикові: Hexarina, Irepomonas, Sarcodina: Pelomina, Valcampphia; Infusoria: Colpidium, Celomapha, Lacrimaria, <u>Metopus, Vorticella.</u></p> <p>Джгутикові: Bodo, Chilo-monas, Bicocca. Infusoria: Chilodonella, Paramecium, Urocentrum, Corshezium.</p> <p>Джгутикові: Dinobriont, Sinura, Sarcodina: Amoeba, Echinospheerium; Infusoria: Euplotes, Galteria, <u>Stentor, Spirostomum.</u></p> <p>Джгутикові: Diplosiga; Sarcodina: Acanthocystys, Mayorella; Infusoria: Dileptus, Strobelarum, Turicola.</p>
--	--	---

Виконання роботи

1. Дослідити за допомогою мікроскопа видовий склад протистів із даного зраз (5 повторень), ідентифікуючи види за визначником найпростіших.
2. За наведеною таблицею встановити рівень сапробності та ступінь трофності водойми, з якої було взято пробу води.

3. Записати в зошит висновок.

Завдання додому.

1. Підготуватись до виконання роботи "Визначення трофічних зв'язків у екосистемі" (на прикладі міського парку Перемоги, ділянки лісового масиву Черкаського бору, прибережної смуги Кременчуцького водосховища, присадибної ділянки в межах міста Черкаси).
2. Скласти і записати у зошит екологічну небувальщину.

Література:

[1],[2],[3], [4], [5], [6], [7]

8. Новиков Г.А. Очерк истории экологии животных, - Л.:Наука, 1980.- с.253.

Лабораторна робота №2

Тема: Оцінка чисельності популяції методом вилучення.

Мета роботи: опанування на практиці одним із методів оцінки розміру популяції тварин.

Матеріали та обладнання: пастка для комах, банки для збору комах, сачки, пінцети, ексгаустери.

Хід роботи.

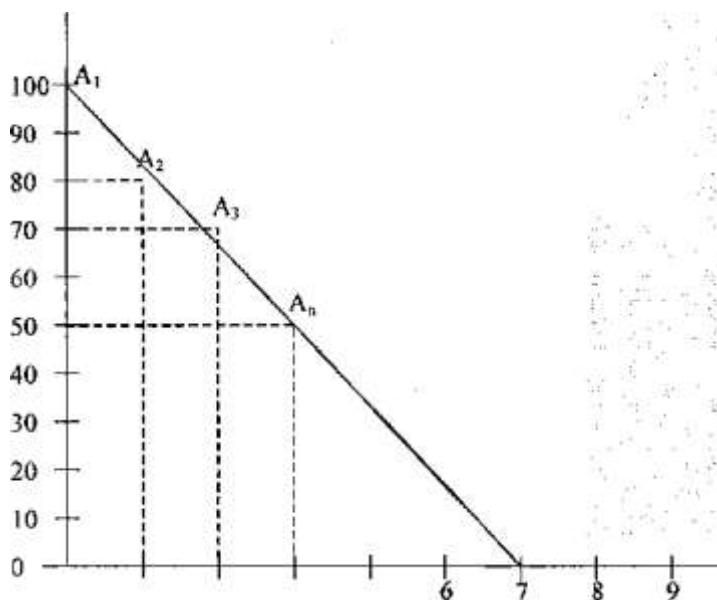
Оберіть за об'єкт дослідження не дуже рухливих членистоногих. Оберіть певну місцевість для проведення роботи (ділянку галявини, луки, поля, городу). На цій ділянці зберіть тварин одного виду і складіть у спеціальну банку або пастку. Збір повтор кілька разів. Результати дослідження запишіть у таблицю:

№ зразка	Число спійманих тварин	Сукупний розмір зразкі
1	A_1	0
2	A_2	A_1
3	A_3	A_1+A_2

n	A_n	$A_1+...+A_{n-1}$

На основі даних таблиці побудуйте графік.

Кількість спійманих тварин



Сукупний розмір зразка

Вважаємо, що повна чисельність популяції дорівнює сукупному розміру зразка на момент, коли кількість тварин у відлові дорівнюватиме 0 (всі спіймані). Значення X на графіку відповідає чисельності популяції на даній території. Пійманих тварин зважте (дані використовуються при виконанні наступних робіт). Після дослідження тварин відпустити. Робота виконується протягом одного дня.

Лабораторна робота №3

Тема: Оцінка чисельності популяції методом повторних відловів.

Мета роботи: Опанування на практиці одним із методів оцінки розмірів популяції.

Матеріали та обладнання: пастки для комах, кольоровий маркер або липка стрічка (скотч).

Хід роботи.

Метод зручний для оцінки чисельності популяцій риб та членистоногих невеликої водойми, популяції членистоногих на певній ділянці суші.

Для початку відловіть деяку, бажано велику, кількість особин обраного виду.

На кожній тварині поставте мітку, яка буде деякий час (не менше доби) помітна (фарбою, липкою стрічкою, чорнилом) і не зашкодить тварині. Після цього всіх тварин випустіть на те ж саме місце. Зачекайте, поки ці особини рівномірно перемішаються з іншими особинами популяції (одну добу) і знову проведіть відлови. Чисельність популяції оцініть за формулою:

$$X = \frac{N_1 \times N_2}{N_2M}$$

де X - загальний розмір популяції (індекс Лінкольна)

N₁ - чисельність тварин у 1-му відлові

N₂ - чисельність тварин у 2-му відлові

N₂M - чисельність тварин з міткою у 2-му відлові.

Тварин зважте для подальших досліджень екосистеми і відпустіть.

Для виконання роботи потрібно два дні.

Лабораторна робота №4|

Тема: Дослідження функціонування, структури, трофічних зв'язків популяції мурашника.

Мета: проаналізувати характер будови мурашника, поведінку і характер життя мурашок.

Матеріали та обладнання: лупа, щоденник, олівець.

Хід роботи.

1. Знайдіть мурашник, опишіть його розміри (висоту, діаметр), матеріал з якого він складений.

2. Визначте кількість і напрям потоків мурашок, їх інтенсивність. Для цього на різних потоках проведіть лінію довжиною 0.5 чи 1 метр і обрахуйте, скільки мурашок її перетнуло в один та інший бік за певний період.

3. Досліди повторіть через 3-4 години (бажано за різних погодних умов).

4. На основі цих даних обрахуйте інтенсивність функціонування мурашок в цілому. Встановіть, як інтенсивність і напрямок руху залежать від зовнішніх чинників, часу доби. Водночас, оцініть характер решток, які переносять мурашки (шматочки рослин, насіння або плоди, тваринну їжу і т.д.).

5. Повторивши такі досліді в мурашниках, розташованих в різних типах екосистем оцініть вплив екосистеми на функціонування та трофічні зв'язки мурашника.

6. Проведіть відповідні математичні розрахунки і дайте характеристику впливу зовнішніх факторів на ці процеси функціонування мурашника.

Практична робота №4

Тема: Газообмін та дихання у тварин. Загальне значення дихання та газообміну

Мета: З'ясувати роль і значення дихання та газообміну у тварин, механізм перебігу цих процесів у тварин різних екологічних груп.

План

I. Підготувати сповіщення на такі теми:

1. Особливості газообміну у водному середовищі. Вода як екологічне середовище.
2. Принципи водного дихання. Тварини оксифіли-стенобіонти, евриоксифіонти, оксифоби-стенобіонти. Пристосування до зміни вмісту кисню у воді.
3. Газообмін у повітряному середовищі. Принципи повітряного дихання.
4. Дихання у птахів.
5. Газообмін у пірнаючих тварин. Запасання O_2 при пірнанні.
6. Пристосування до економного використання O_2 .

II. Замалювати схему протитоку води та крові у зябрах кісткових риб (за Шмідт-Ніельсен, 1982, та Ноаг, 1966).

III. Виконати роботу "**Визначення трофічних зв'язків у екосистемі**".

Мета: Визначити мережу трофічних зв'язків у межах одного екоїда або екосистеми.

Матеріали та обладнання: лупа, підзорна труба, фотоапарат тощо.

Виконання роботи.

1. В межах обраної екосистеми вибрати та записати видовий склад автотрофів.
2. Визначте основних споживачів рослинності (травоїдних тварин). Запишіть склад консументів 1-го порядку.
3. Встановіть консументів 2-го, а можливо, й вищого порядків.
4. Складіть характерні для даної ділянки трофічні ланцюжки, зазначивши їх тип (пасовищний, детритний, паразитарний).
5. Оберіть будь-який екоїд (дуб, 2-3 екземпляри сосни, повалений стовбур дерева, пенюк з грибами тощо).
6. Спостереженням встановіть і накресліть основні трофічні ланцюжки,

- пов'язані з цим екоїдом.
7. Зробіть висновки.

Практична робота №5

Тема: Теплообмін, терморегуляція у тварин. Значення сонячної енергії.

Мета: Визначити вплив видимого світла, ультрафіолетових та інфрачервоних променів на життєдіяльність тваринного організму, з'ясувати особливості терморегуляції у пойкилотермних та гомойотермних організмів.

План

I. Підготувати сповіщення на такі теми:

1. Світло та екологічний фактор. Його вплив на поведінку тварин.
2. Значення температури середовища в житті тварин.
3. Особливості терморегуляції у пойкилотермних тварин. Температурна компенсація.
4. Гомойотермні тварини. Хімічна та фізична терморегуляція.
5. Суть оборотної гіпотермії у тварин.

II. Переглянути відеофільми "Білий ведмідь", "Амфібії та рептилії" та дати відповіді на запитання:

1. В чому полягає адаптивна поведінка пойкилотермних тварин, пов'язана з терморегуляцією? Навести приклади.
2. Назвати види рептилій геліотермних та геотермних.
3. Якою може бути t° тіла гомойотермних тварин?
4. Якою буває терморегуляторна поведінка білого ведмеда, ведмеда грізлі?

III. Записати в зошит умови появи у процесі філогенезу комплексу терморегуляційних реакцій (за І.О. Шиловим).

Література.

[1], [2], [3], [4], [5], [6], [7].

Практичне заняття №6

Тема: Біологічні цикли. Просторова орієнтація у тварин.

Мета: Ознайомитись із циркадними та цирканними ритмами у тварин, механізмами їх регуляції; особливостями просторової орієнтації у представників різних таксонів.

План

I. Підготувати сповіщення на такі теми:

1. Причини формування у тварин біологічних ритмів.
2. Добові цикли локомоторної активності.
3. Циркадні ритми. Приклади.
4. Механізми та регуляція циркадних ритмів.
5. Цирканні ритми, їх регуляція.
6. Фотоперіодизм та сезонність розмноження тварин.
7. Циклічний характер линьки у птахів. Механізм їх регуляції.
8. Сезонні міграції у тварин та цикли розвитку.
9. Загальні поняття про орієнтацію. Розвиток сенсорних систем у тварин різних таксонів. Приклади.

II. Описати добовий цикл леопарда, вовка, крокодила (переглянувши відеофільми).

III. Описати приклади міграції риб, птахів, ссавців, безхребетних. Пояснити причини їх виникнення.

IV. Записати частоти коливань звуків, що сприймаються різними тваринами (комахи, риби, амфібії, рептилії, птахи, ссавці – не менше 20 видів).

V. Описати особливості зору у медоносної бджоли, свійської кішки, собаки.

VI. Пояснити, як відбувається аналіз часу та простору у тварин.

Література.

[1], [2], [3], [4], [5], [6], [7],

8. Биологические ритмы под ред. Ю. Ашоффа, в 2-х томах, М.: Мир, 1981. Т.1-412 с., Т.2-262 с.

9. Биология лесных птиц и зверей /под общ. ред. Проф. Г.А. Новикова Высш.шк.-1975,-382с.

Теми рефератів

1. Фізіологічні та екологічні механізми пристосування тваринних організмів до умов низьких температур.
2. Роль безхребетних тварин у процесах ґрунтоутворення.
3. Значення членистоногих у перенесенні збудників хвороб людини.
4. Роль членистоногих у перенесенні збудників хвороб диких та свійських тварин.
5. Екологія прісноводних молюсків (на прикладі 3-х видів).
6. Екологічні особливості багатоніжок (на прикладі 3-х видів).
7. Екологія шкідників лісу (5 видів).
8. Екологічні особливості найважливіших шкідників саду (5 видів).
9. Екологічні особливості шкідників сільськогосподарських агроценозів (5 видів)
10. Екологія паразитичних перетинчастокрилих (5 видів).
11. Екологічні особливості паразитичних двокрилих (5 видів).
12. Екологічна характеристика збудників малярії.
13. Екологія павуків-синантропів (5 видів).
14. Екологічні особливості рудого та чорного тарганів.
15. Екологічні особливості хижих перетинчастокрилих (5 видів).
16. Екологія прісноводних риб-фітофагів.
17. Екологія хижих прісноводних риб.
18. Гельмінти прісноводних риб.
19. Екологія ропух України.
20. Екологія зелених жаб України.
21. Екологічні особливості звичайного, гребінчастого тритонів та саламандри плямистої.
22. Екологічні особливості болотяної та степової черепах.
23. Екологія представників ряду Squamata, які мешкають в Україні.
24. Екологія птахів родини Воронових.
25. Екологічна характеристика дятлів.
26. Екологічні особливості хатнього та польового горобців.
27. Роль хижих птахів у лісових біогеоценозах.
28. Значення хижих птахів - мешканців агроценозів.
29. Екологія сорокопудів.
30. Екологія синиць.
31. Екологічні особливості білого та чорного лелек.
32. Екологія дрібних мишовидних гризунів лісу.
33. Екологія пацюків.
34. Екологія ховрахів.
35. Екологія хижих ссавців.
36. Механізм та значення сплячки у ссавців.
37. Приклади міграції у хребетних тварин, їх значення.
38. Екологічні пристосування до життя на значних глибинах.

39. Екологія копитних тварин України.
40. Основні причини раритетності хребетних тварин в Україні, світі.
41. Механізми та значення міграцій у амфібій та рептилій.
42. Приклади та значення запасання їжі тваринами.
43. Побудова та використання сховищ та укрить хребетними тваринами.
44. Сезонні та добові зміни в угрупованнях.
45. Екологія комахоїдних тварин України.

Самостійна робота

Тема 1. Рух середовища. Тиск. Субстрат

План

1. Роль течій в житті водних організмів.
2. Поняття про реотаксис. Морфологічні пристосування реофільних видів.
3. Пристосування планктонних форм та мешканців приливно-відпливної зони.
4. Роль вітру в житті наземних тварин.
5. Значення субстрату для тварин: ґрунт, сніговий покрив, вічна мерзлота та льодовий покрив.

Методичні рекомендації

- I. Прочитати матеріал розділів 7 та 8 підручника "Екологія животных" (М.П.Наумова) дати письмові відповіді на запитання з наведенням прикладів.
- II. Замалювати зовнішній вигляд представників зоопланктону солоних водойм.
- III. Навести приклади тварин, які мігрують за допомогою вітру.
- IV. Замалювати опорну поверхню кінцівок деяких птахів і ссавців, які взимку вимушені пересуватися по сніговому покриву.
- V. Зобразити сліди на вологому ґрунті чи снігу 5 видів птахів і 5 видів ссавців, які зустрічаються в нашій місцевості.

Література

[1] [3], [4], [5], [6], [7], [8].

9. Долейш К. Следы зверей и птиц. М.: Агропромиздат, 187-224 с.

Тема 2. Екологія угруповань

План

1. Особливості стосунків тварин і рослин.
2. Енергетична роль тварин в екосистемах.
3. Приклади конкуренції та симбіозу в тваринному світі.
4. Типи паразитизму. Коадаптація паразитів і господарів.
5. Біологічні методи боротьби з шкідниками сільського та лісового господарств

Методичні рекомендації

1. Описати в зошиті найяскравіші приклади тісних взаємин між рослинами та тваринами.
2. Описати роль тварин у житті та еволюції рослин та у функціонуванні фітоценозів.
3. Навести приклади просторових зв'язків між тваринами і рослинами.
4. Замалювати схему потоку енергії в організмі птахів (за Дольником В.Р., 1982) та навести приклади сезонних змін енергетичного бюджету тварин.
5. Описати приклади конкуренції та симбіозу в тваринному світі.
6. Пояснити, в чому полягає суть коадаптації паразитів в господарстві. Навести приклади.
7. Запропонувати заходи біологічних методів боротьби з шкідниками сільського та лісового господарства (для 5 видів шкідників).

Література

[1], [2], [3], [4], [5], [6], [7], [8], [9].

ВИЗНАЧНИК

деяких найпоширеніших прісноводних протистів.

За допомогою визначника можна визначити найпоширеніших представників прісноводних протистів. Передбачена ідентифікація до роду. Для визначення на видовому рівні потрібна спеціальна література.

Розміри протистів варіюють від декількох мікрометрів до декількох міліметрів. У наведеному ключі визначника організми оцінюються словами „дрібні”, „середнього розміру”, „великі”. При цьому приймаються до уваги наступні доволі великі межі:

„дрібні ” – менші 15 мкм,

„середнього розміру” – 15-50 мкм,

„великі” – більші 50 мкм.

1. Одноклітинні організми з рухливими війками, джгутиками чи псевдоподіями. Ці органели в нормі використовуються для пересування (локомоції) чи для створення потоків води (наприклад, для захоплення їжі). Клітини поодинокі чи входять до складу колоній, сидячі чи вільно рухливі. Форми з хлоропластами чи без них.....2

- Існують численні організми, які через свої невеликі розміри та вільну рухливість схожі на протистів. До них відносяться, наприклад, діатомові та синьо-зелені водорості, бактерії та нижчі багатоклітинні: коловертки, гастротрихи та турбеларії.....Див. спеціальну літературу про ці організми.

2. Клітини з джгутиками. Джгутики відносно довгі в порівнянні з розмірами клітини; їх кількість звичайно невелика (1,2 або 4). Клітини невеликі або середні за розмірами, можуть утворювати агрегати або великі колонії.....3

- Клітини без джгутиків; укріті відносно короткими багато чисельними війками або здатні утворювати псевдоподії..... 21

3. Клітини прикріплені до субстрату, поодинокі або у вигляді колоній. Види з хлоропластами рідкісні.....4

- Клітини не прикріплені, а плавають або ковзають.....7

4. Клітини без хлоропластів.....5

- Клітини з хлоропластами. Організми утворюють середні за розмірами або великі колонії, при чому кожна клітина мешкає в окремій органічній хатинці. Хатинки вставлені одна в одну, завдяки чому виникають деревоподібні колонії.

Клітини дрібні.....Dinobrion (рис. 1.)

5. Клітини з одним апікальним джгутиком, який оточений тонким цитоплазматичним комірцем. Поодинокі або колоніальні форми. Клітини прикріплені до субстрату безпосередньо або за допомогою тонкої органічної ((або складеної з кремнеземних голок) оболонки. Нерідко зустрічаються стебельця.

Клітини дрібні: Choanoflagellida (комірцеві джгутиконосці).

Salpingoeca (рис.2а); Monosiga (рис. 2б).

- Джгутиконосці без комірця, зазвичай з двома джгутиками.....6

6. Поодинокі джгутиконосці, які живуть у тонких бокалоподібних хатинках з органічного матеріалу. Один з двох джгутиків виглядає з хатинки і використовується для наближення харчових об'єктів. Інший джгутик направлений всередину хатинки і кріпить до неї клітину. Клітини здатні раптово скорочуватися. Дрібні форми. Вісоеса (рис.3).

-Колоніальні організми, які утворюють кулеподібні агрегати на кінцях гілок позаклітинного стебельця. Стебельце м'яке, гранулярне, біля основи нерідко коричневого кольору. Клітини дрібні, колонії середнього розміру або великі.

Anthophysa (рис. 4).

7 (3). Клітини утворюють колонії (зазвичай є хлоропласти).....8

- Клітини поодинокі. Види з хлоропластами або без9

8. Забарвлені в золотистий колір кулеподібні колонії. Окремі клітини пов'язані одна з одною задніми кінцями. У кожній клітині два однакових за довжиною, але різних за будовою джгутика. Клітини середнього розміру.

Synura (рис.5).

- Колонія яскраво-зеленого кольору: джгутиконосці ряду Volvocida. Кожна Клітина має стінку та однакові за довжиною джгутики. Розміри колоній варіюють від дрібних клітинних агрегатів до великих сфер. Клітини занурені у слиз.

Pandorina (рис.6a), Volvox (рис.6б).

9(7).Клітини з хлоропластами.....10

-Клітини без хлоропластів.....16

10. Клітини з яскраво-зеленими хлоропластами.....11

- Клітини з хлоропластами іншого кольору.....12

11. Клітини з двома або чотирма джгутиками на одному з полюсів. Клітина оточена прозорою стінкою, яка надає їй міцність. Зазвичай є один хлоропласт і одне вічко (стигма) в хлоропласті: джгутиконосці ряду Volvocida. Клітини дрібні або середніх розмірів.

Chlamydomonas (рис.7a), Carteria (рис.7б).

- У клітині, як правило, тільки один добре помітний джгутик.

Багато пластид та одна стигма, яка розташована поза хлоропластом.

Організми з досить мінливим за формою тілом: джгутиконосці ряду

Euglenida. Клітини середніх розмірів або великі.

Euglena (рис.8a), Phacus (рис.8б).

12 (10). Клітини червоного кольору з товстою клітинною стінкою. Дрібні форми.

Naematococcus (рис.9).

- Клітини з зеленими, помаранчевими чи золотистими хлоропластами...13

13. Клітини здаються забарвленими у кольори від помаранчевого до синьо-чорного. Кожна клітина розташована у гладенькій чи шипуватій хатинці з вузьким отвором, з якого на зовні виглядає єдиний джгутик. Пластиди зелені. Загальне забарвлення організму залежить від кольору стінок хатинки. Розміри клітин середні.

Trachelomonas (рис.10).

- Джгутикові з хлоропластами іншої будови.....14

14. Клітини сталої форми. Поверхня гола або вкрита панциром з окремих пластинок. Два джгутики, один з яких розташований у жолобі, який знаходиться на екваторі клітини, а інший у поздовжньому жолобі, спрямованому назад. Види середнього розміру або великі: ряд

Dinoflagellida.

Gymnodinium (рис.11a), Ceratium (рис.11б).

- Будова клітин іншої форми15

15. Клітини постійної форми. Два джгутики однакової довжини. Виходять із скошеного заглиблення на передньому кінці клітини. Декілька поздовжніх рядів світлозаломлюючих часточок (ежектосом) розташовані нижче джгутиків. Звичайно з двома зеленими, золотистими іноді оливково-зеленими, червоними або синіми пластидами. Клітини дрібні або середніх розмірів: ряд Cryptomonadida.

Cryptomonas (рис.12).

- Клітини не жорсткі або з панциром із силікатних лусочок чи голок.

Два джгутики різної довжини на передньому полюсі клітини. У деяких видів можливий фагоцитоз. Дві пластиди золотистого кольору. Дрібні форми: ряд Chrysomonadida.

Ochromonas (рис.13a), Mallomonas (рис.13б).

16 (9). Клітини постійної форми. Два джгутики однакової довжини виходять із скошеного заглиблення на передньому кінці клітини. Декілька поздовжніх рядів ежектором розташовані нижче джгутиків. Дві пластиди зеленого, золотистого, червоного або синього кольору.

Клітини дрібні або середніх розмірів: ряд Cryptomonadida.

Cryptomonas (рис.12).

- Клітини мінливої форми.....17

17. Клітини ковзають по субстрату.....18

- Клітини плавають.....19

18. Дрібні клітини з двома джгутиками: одним тонким, спрямованим назад, та одним, направленим звичайно вперед: підряд Vodonina. У Rhynchomonas передній джгутик вкорочений та перетворений на „хоботок”. Клітини переважно ковзають по субстрату. Однак Vodo saltans може деякий час прикріплюватися заднім джгутиком до субстрату і виконувати тоді стрибкоподібні рухи. Дрібні форми.

- Bodo (рис. 14).
- Види з одним або двома джгутиками, з яких один спрямований назад.
- Клітини можуть виконувати перистальтичні рухи (метаболія): ряд Euglenida. Іноді наявні паличкові апарати, які слугують для живлення.
- Дрібні або форми середніх розмірів.
- Paranema (рис.15a), Entosiphon (рис.15б).
- 19 (17). Гнучкі, хоча нерідко оточені стінкою клітини з двома-чотирма джгутиками на одному з полюсів: безбарвні Volvocida. Дрібні форми.
- Polytomella(рис.16).
- Клітини несталої форми.....20
1. Один помітний джгутик. Клітини плавають повільно, по спіралі: Euglenida. Форми середніх розмірів.
- Astasia (рис.17).
- Дрібні коротенькі клітини з декількома тонкими джгутиками, які беруть початок від передньо-бокового краю клітини і в деяких випадках спрямовані назад: Diplomonadida.
- Trepomonas (рис.18a), Hexamita (рис.18б).
- 21 (2). Клітини пересуваються та захоплюють їжу за допомогою псевдоподій.
- Хлоропласти відсутні: ряд Amoebida.....22
- Клітини не пересуваються за допомогою псевдоподій (головним чином інфузорії та сонцевики).....34
22. Організми живуть у жорсткій мушлі з одним, іноді з двома отворами, через які виходять псевдоподії.....23
- Організми не живуть у мушлі.....25
23. Мушля повністю органічного складу, з віком стає коричневою. Дрібні або середнього розміру форми.
- Arcella (рис.19a), Centropyxis (рис.19б).
- Мушля складається переважно з часточок, що виділені чи захоплені клітиною.....24
24. Мушля з вмонтованими сторонніми частками, наприклад, стулками діатомей, піщинками. Дрібні або середнього розміру форми.
- Diffflugia (рис.20).
- Мушля з силікатних часточок правильної форми, що виділені клітиною.
- Дрібні або середнього розміру організми .
- Nebela (рис.21a), Trinema (рис.21б).
- 25 (22). Амеби з дуже гнучкою оболонкою з дуже тонких лусочок. Дрібні чи середнього розміру форми.
- Cochliopodium (рис.22)

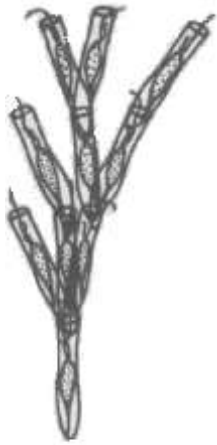
-	Амеби іншої будови.....	26
26.	Клітини з ниткоподібними псевдоподіями. Дрібні чи середнього розміру форми.....	27
-	Клітини з широкими заокругленими псевдоподіями. Розміри від дрібних до великих.....	28
27.	На поверхні знаходяться часточки, захоплені з середовища або ж виділені самим організмом. Дрібні або середнього розміру форми. <i>Elaeothanis</i> (рис.23а), <i>Pinaciophora</i> (23б).	
-	Поверхня тіла гола. Деякі види захоплюють водорості. Форми середнього розміру. <i>Nuclearia</i> (рис.24а), <i>Vampyrella</i> (рис.24б).	
28 (26).	Амеби з численними широкими заокругленими псевдоподіями. Форми великих розмірів.....	29
-	Будова амеб інша.....	30
29.	Амеби з одним великим складчастим ядром. Форми великих розмірів. <i>Amoeba</i> (рис. 25).	
-	Амеби з великою кількістю маленьких ядер. Форми великих розмірів. <i>Chaos</i> (рис. 26).	
30 (28).	Амеба рухається як єдина лобоподія. Розміри від дуже дрібних до великих.....	31
-	Клітини іншої будови.....	33
31.	Клітини очевидно заповнені зернами піску. Уроїд (задній кінець) складчастий. Великі форми. <i>Pelomyxa</i> (рис. 27).	
-	Амеби іншої будови.....	32
32.	Пересування спокійне, подібне до рівномірного перетікання. Дрібні або середнього розміру форми. <i>Thecamoeba</i> (рис.28а), <i>Saccamoeba</i> (рис.28б).	
-	Амеби трубчастої форми з однією псевдоподією, яка може раптово збільшуватися в одному напрямку. Дрібні форми. <i>Naegleria</i> (рис.29).	
33 (30).	Форми з конічними короткими багато чисельними псевдоподіями. Форми середнього розміру. <i>Mayorella</i> (рис.30).	
-	Амеби з тонкими ниткоподібними субпсевдоподіями, що відходять від однієї широкої псевдоподії. Дрібні форми. <i>Acanthamoeba</i> (рис.31).	
34 (21).	Клітини з жорсткими розташованими у вигляді променів аксоподіями чи щупальцями: <i>Heliozoae</i> і <i>Suctorioria</i>	35

-	Клітини з війками, які виконують функцію пересування та (чи) захоплення їжі.....	36
35.	Клітини з жорсткими, розташованими у вигляді променів аксоподіями. Безпосередньо по поверхні клітини рухаються дрібні гранули. Деякі види несуть на тілі лусочки або шипи. Дрібні або середніх розмірів форми: Heliozoae. Actinophrys (рис.32а), Acanthocystis (рис. 32б).	
-	На кінцях щупалець головчасті потовщення. Здобич (переважно інфузорії) „висмоктується” за допомогою цих щупалець. Рухливі личинки з війками утворюються в результаті брунькування. Дорослі організми звичайно прикріплені до субстрату стебельцями чи хатинками. Тіло відносно постійної форми. Організми середніх чи великих розмірів: Suctoria. Discophrya (рис.33а), Tokophrya (рис.33б).	
36 (34).	Сидячі інфузорії, прикріплені до субстрату за допомогою виділеного ними самими стебельця. Час від часу утворюють рухливих бродяжок. У препараті під накривним скельцем дорослі форми часто від’єднуються від стебельця і починають вільно плавати.....	37
-	Інфузорії, які вільно пересуваються.....	40
37.	Бокалоподібні клітини з цитоплазматичними комірцями на апікальному полюсі. Війки знаходяться у жолобку всередині комірця і за життя тварини погано розрізняються. Ектобійоти на ракоподібних. Форми середнього розміру. Spirochona (рис.34)	
-	Будова інша.....	38
38.	Клітини трубчастої форми. Апікальна поверхня оздоблена добре розвиненою смугою війок. Тіло з рівномірною ціліатурою. Як правило яскраво забарвлені форми (зелені, блакитні, червонясті). Клітини добре скоротливі; легко від’єднуються від субстрату. Форми значних розмірів Stentor (рис.35)	
-	Клітини конічної форми з апікальним віночком війок, але без ціліатури на тілі (в крайньому разі є війчастий поясок позаду). Звичайно тіло та (чи) стебельце скоротливі: ряд Peritrichida	39
39.	Колоніальні форми; клітини великих розмірів: Carchesium (рис.36а), Zoothamnium (рис.36б).	
-	Поодинокі форми: клітини великих розмірів. Vorticella (рис.37).	
40 (36)	Види, що повзають по субстрату; за несприятливих умов можуть від’єднуватися від субстрату та плавати.....	41
-	Вільно плаваючі форми, здатні у пошуках їжі повзати по субстрату.....	48

41. Клітини з добре розвиненими циррами, що дають їм можливість „бігати” по субстрату: ряд *Hypotrichida*.....42
- Цирр немає.....44
42. Ротовий апарат малопомітний. Форми середнього розміру.
Aspidisca (рис. 38).
- Розвинена аморальна зона мембранел, яка тягнеться потілу від переднього краю клітини до ротової області, розташованої вентрально.....43
43. Форма тіла стала. Цирри, як правило, розвинені добре. Форми середніх розмірів.
Euplotes (рис.39a); *Stylonichia* (рис. 39б).
- Тіло гнучке. Форми середнього розміру.
Oxytricha (рис.40a); *Holosticha* (рис. 40б).
- 44 (41). Клітини з ендобіонтними водоростями. Тіло рівномірно вкрите війками, є аморальна смуга мембранел. Форми великого розміру.
Climacostomum (рис. 41).
- Будова інша..... 45
45. Рот розташований у серпоподібному заглибленні біля переднього кінця клітини. Цитоплазма сильно вакуолізована. Інфузорії середнього розміру. *Loxodes* (рис.42).
- Будова інша..... 43б).
- Війки для захоплення їжі не використовуються..... 47
46. Рот розташований в середній частині вентральної сторони тіла та підсилений паличковим апаратом з тонких паличок. Форми великих розмірів.
Chlamydon (рис.44a); *Nassula* (рис. 44б).
- Рот без паличкового апарату, але з багатьма токсичними, які використовуються для ловлі та умервщення здобичі. Форми великих розмірів.
Nomalozoon (рис.45a); *Litonotus* (рис.45б).
- 48 (40). Клітини без рівномірного війчастого покриву. Можуть мати декілька цирр в екваторіальній області, однак пересуваються переважно за допомогою добре розвиненої аморальної зони мембранел. Характер руху „стрибаючий”: ряд *Oligotrichida*. Форми середнього розміру.
Halteria (рис.46a); *Strombidium* (рис.46б).
- Будова інша.....49
49. Клітини з досить жорсткою поверхнею, на якій є шипи та складки.....50
- Клітини без помітних шипів та складок.....51

50. Конусоподібні клітини із спіралеподібною щілиною, спрямованою до хвостового шипа. Форми середнього розміру.
Caenomorpha (рис .47).
- Дрібні сплюснені клітини з війчастим покривом, редукованим до декількох пучків війок.
Epalxella (рис. 48).
- 51 (49). Клітини з рівномірним війчастим покривом на тілі та аморальною смугою мембранел: ряд Heterotrichida.....52
- Види з рівномірним війчастим покривом на тілі, але без аморальної смуги мембранел53
52. Помітно скоротливі клітини нерідко розміром до декількох міліметрів.
Spirostomum (рис. 49); Stentor(рис. 35).
- Клітини не скоротливі, іноді помітно пігментовані. Форми середнього розміру або великі.
Elepharisma(рис.50a); Metopus(рис.50б) .
- 53 (51). В основному витягнуті в довжину клітини з ротовою порожниною, в якій за допомогою густо розташованих війок створюються токи води. У результаті з доквілля відфільтровуються харчові частинки.....54
- Клітини без ротової порожнини, або вона слабко виражена55
54. Коли клітини нерухомі та живляться, в них помітна „вуаль” з війок, що оточують рот з однієї сторони. Форми середніх розмірів.
Cyclidium (рис. 51a); Pleuronema (рис. 51б).
- Ротовий апарат без війчастої „вуалі”. Їжею, як правило, є бактерії. Форми середніх розмірів або великі.
Paramecium(рис.52a); Colpidium(рис. 52б).
- 55 (53). Діжкоподібної форми клітини з численними дрібними пластинками в кортексі. Форми великих та середніх розмірів.
Coleps (рис.53).
- Будова інша.....56
56. Тіло діжкоподібної форми.....57
- Тіло іншої форми. Ротовий апарат, розташований на передньому кінці тіла чи поблизу нього, оточений токсостистами, які використовуються для ловлі здобичі. Форми середніх розмірів або великі.
Lacrymaria(рис. 54a); Dileptus(рис.54б) .
57. Рот на передньому полюсі, нерідко з паличковим апаратом і токсистами навколо ротового отвору. Форми середнього розміру або великі.
Didinium(рис. 55a); Prorodon(рис.55б)
- Рот не на передньому полюсі, а збоку або поблизу заднього кінця

тіла, погано помітний. На дорзальному боці тіла пучок
війок, за допомогою якого клітина часом може прикріплюватися до субстрату.
Форми середнього розміру.
Urocentrum (рис. 56).



1



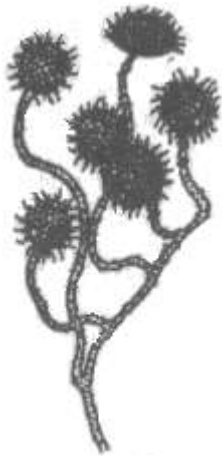
2a



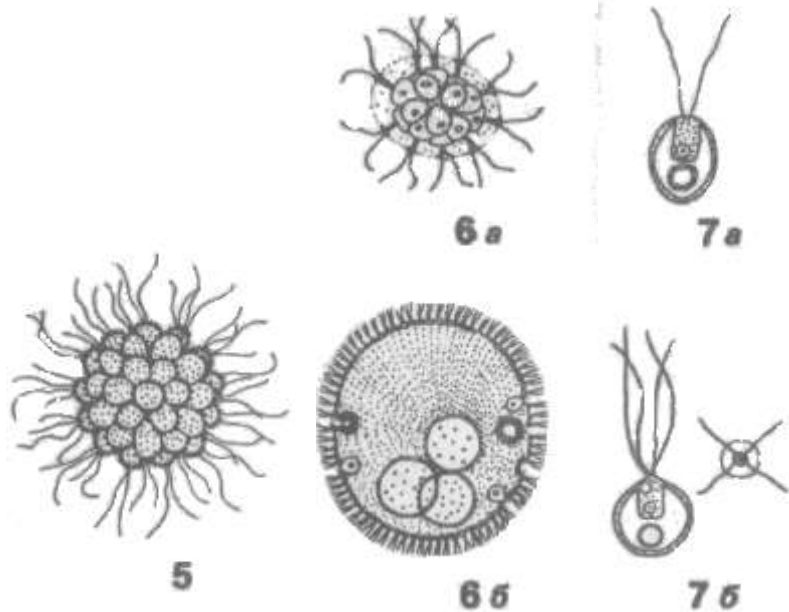
2b



3



4





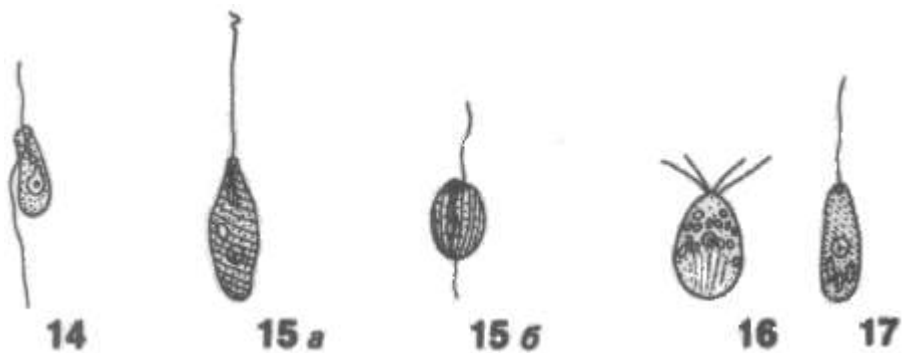
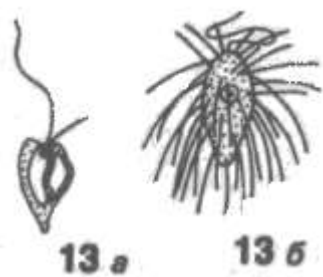
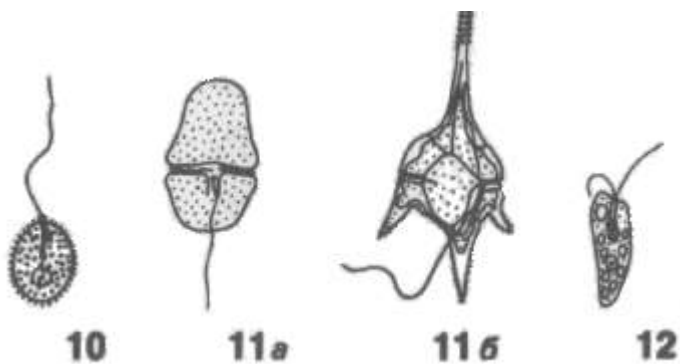
8a

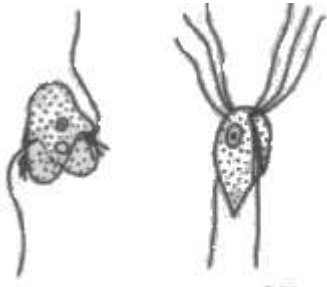


8b



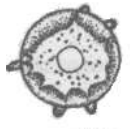
9





18 a

18 b



19 a



19 b



20



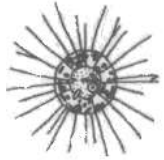
21 a



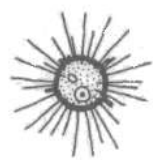
21 b



22



23 a



23 b

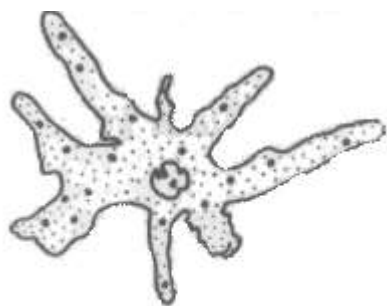


24 a

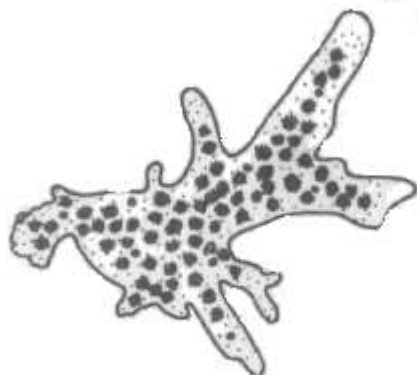


24 b





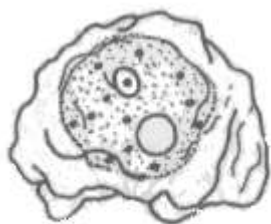
25



26



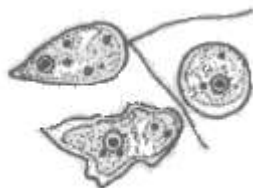
27



28 a



28 б



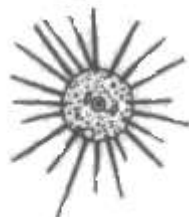
29



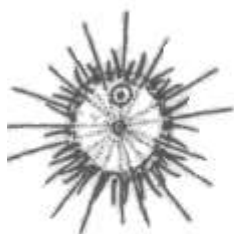
30



31



32 a



32 б



33 a



33 б



34



35



36 a



36 б



37



38



39 a



39 б



40 a



40 б



41



42



43 а



43 б



44 а



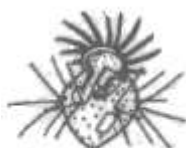
44 б



45 a



45 b



46 a



46 b



47



48



49



50 a



50 b



51 a



51 b



52 a



52 b



53



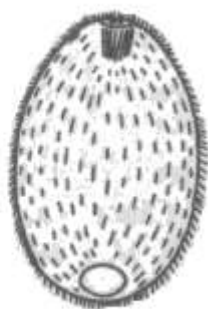
54 a



54 b



55 a



55 b



56

Методика фенологічних спостережень за тваринами

Фенологія – наука, що вивчає закономірності сезонної ритміки життєдіяльності живих організмів у залежності від умов середовища. Назва «фенологія» походить від грецьких слів, що означають «явище» та «наука». Тобто, дослівно фенологія – наука про явища, сукупність знань про зовнішні прояви річних змін в природі, строках їх настання та причинах, які визначають ці строки. У системі біологічних наук фенологія визначається як розділ популяційної екології, що розглядає сезонні аспекти виду, річні цикли розвитку рослин і тварин, строки їх настання та тривалість у залежності від сезонних змін погодних та інших умов довкілля у різних кліматичних зонах.

Фіксування строків настання сезонних фаз розвитку живих організмів входить до змісту польових екологічних досліджень. Основним інформаційним елементом фенологічного вивчення природи є фенологічна дата (фенодата) – календарна дата настання сезонного явища у році, що триває. Фенологічні спостереження - необхідна постійна ланка у вивченні екології як окремих видів тварин, рослин, так і їх угруповань. Сенс фенологічних спостережень полягає в точному визначенні фактичних дат настання сезонних явищ протягом значного періоду досліджень для одержання статистично достовірних та придатних для порівняння у часі та у просторі даних.

Знання особливостей річних циклів розвитку різних видів тварин і рослин необхідні для планування сезонних робіт у сільському та лісовому господарстві, в організації рекреації та туризму, у справі охорони здоров'я. Промислові та біотехнічні роботи у мисливських господарствах також спираються на знання строків настання періодичних явищ у житті промислових звірів та птахів. Для проведення ефективних заходів з профілактики різних захворювань та зниження чисельності масових шкідників лісового та сільського господарства необхідно знати строки та швидкість проходження різних фаз розвитку тих чи інших видів організмів. Застосування у лісовому господарстві біологічних методів боротьби, наприклад, з сосновим п'ядуном, передбачає знання строків проходження фази яйця для використання паразитів яйцеїдів, а для застосування авіа хімічних способів необхідно знати строки масового виходу гусени першого віку.

Матеріали фенологічного моніторингу мають значення для організації біоіндикації стану біоти. Фенологічний моніторинг забезпечує вихідну інформаційну основу оперативної організації популяційних досліджень. Постійні довготривалі фенологічні спостереження дозволяють виявляти просторову та часову динаміку прояву в регіоні глобальних кліматичних тенденцій через зміни у хронології сезонних циклів життєдіяльності місцевих популяцій тварин та рослин. На початку 21 століття фенологічні дані набули особливої актуальності в зв'язку з помітною тенденцією очевидного зміщення

строків настання сезонних явищ і з'ясування особливостей реакцій-відповідей тварин і рослин на кліматичні зміни. Фенологічний моніторинг дозволяє виявляти можливі відхилення часових параметрів життєдіяльності окремих видів. Наприклад, репродуктивних циклів, синхронності настання фенофаз екологічно взаємозалежних організмів, зокрема, між окремими видами рослин та їх запилювачами, між консументами різних порядків. Тому особливу наукову цінність мають дані по строкам настання сезонної ритміки не джмелів, мух, гусей, качок, летючих мишей, верб взагалі, а конкретних видів тварин і рослин. Екологізація фенологічних спостережень передбачає обов'язкове встановлення видової приналежності біологічних об'єктів спостереження.

Фенологічний моніторинг може здійснюватися тільки за наявності чітко налагодженої регіональної системи, яка включає постійно діючу мережу спостерігачів у репрезентативних за кліматичними факторами географічних пунктах регіону, регіональний науково-аналітичний центр, співробітники якого організують діяльність фенологічної мережі, накопичують, узагальнюють та аналізують інформацію, що поступає, джерело фінансування в особі зацікавленого відомства.

Об'єктами загальних фенологічних спостережень є поширені, чітко виявлені явища, які легко і точно визначаються візуально, мають протягом року чіткі циклічні зміни.

В атмосфері – перші та останні весняні приморозки, що пошкодили теплолюбні рослини, перші та останні снігопади, поява перших та останніх клубових хмар, перші та останні грози.

На поверхні ґрунту – встановлення та руйнування снігового покриву, окремо – на відкритих місцях, у лісі, в ярах; приморозки перед встановленням снігового покриву та після сходу снігу; перший та останній іній.

У гідросфері – озера та ставки: замерзання восени та скресання криги навесні, річки: перший рух криги навесні, початок та кінець суцільного льодоходу; льодостав: можливість переходу чи переїзду по льоду на конях, автомобілях через річку, озеро чи болото, руйнування зимових шляхів через водойми.

У живій природі – різноманітні сезонні прояви життєдіяльності окремих видів організмів та їх угруповань.

Сезонні явища у світі тварин

Сезонні цикли тварин досить різноманітні та специфічні для представників різних класів. Через власну рухливість та досить потайний спосіб життя тварини менш доступні для спостережень, ніж рослини. Відносно легко проводити спостереження за масовими (фоновими) видами – птахами під час перельоту, рибами при їх масовому відлові, жабами, комахами, наприклад комарами, бджолами, різними видами метеликів, жуків та ін.

Основні сезонні явища у ссавців – весняні та осінні линьки, парування, поява молодняка, початок і кінець сезонних міграцій (кочівель), у видів з періодом зимового сну чи зимової сплячки (гібернації) – залягання восени та пробудження навесні, у лосей, козуль, оленів – зміна рогів.

У житті птахів можна спостерігати наступні явища:

- Відліт зимуючих птахів навесні (останні зустрічі снігурів, омелюхів);
- Початок весняного прольоту – відмічають перші та останні зграї пролітних (у північному напрямку) гусей, качок, журавлів;
- Приліт гніздових птахів – окремо фіксують поява перших птахів, а потім їх масовий приліт на місця гніздування (граки, шпаки, ластівки, серпок рильці);
- Перша весняна пісня та крик: у польового жайворонка, зозулі, соловейка, деркача, перепілки);
- Початок токування: вальдшнепа, баранця, глухаря, тетерука;
- Початок та завершення кладки яєць, вилуплювання пташенят, початок вигодовування пташенят батьками, початок самостійного польоту у пташенят, виліт молоді з гнізд, осінній збір у зграї (грак, шпак, ластівки, серпокрильці);
- Осінній відліт - фіксується зникнення особин певного виду, який до цих пір зустрічався у місцях спостереження;
- Осінній відліт – фіксуються всі зграї, що летять на південь, потім визначаються початок прольоту, масовий проліт, кінець прольоту;
- Поява зимуючих птахів (чижів, снігурів, пуночок).

Для плазунів (змій, ящірок) характерне зимове заціпеніння, розмножуються вони шляхом відкладання яєць (виключенням є живородна ящірка). Спосіб життя плазунів доволі потайний, тому вони досить рідко використовуються в якості фенологічних об'єктів для характеристики сезонної динаміки екосистем. Для південних районів (через їхню більшу видову різноманітність та значнішу чисельність) вони мають більше значення для фенологічних спостережень. Зимове заціпеніння характерне також для земноводних (жаб, ропух, тритонів). У їхньому житті фіксують: першу появу тварин, початок шлюбної активності, початок ікрометання.

У житті комах та представників інших класів безхребетних для характеристики сезонної динаміки екосистем використовують 3 групи явищ:

1. Індикаційні явища, що свідчать про настання певних етапів річного циклу природи: першу появу навесні мух, мурашок, цикад, кобилок, метеликів (траурниці, лимонниці, білана капустяного тощо), великих жуків (травневого хруща, жука-олена), виліт бабок (із родини libellulidae наприкінці травня, *Aeshna grandis* в середині червня), початок стрекотання коників, виліт метеликів осінньої генерації (осіннього та зимового п'ядуна), початок льоту павутини восени. Індикатором відтавання та прогрівання ґрунту є поява на поверхні дощових черв'яків. Це явище фіксують за купками екскрементів на ділянках оголеного ґрунту.

2. Поява в масовій кількості паразитів (кровососів) людини та домашніх тварин: перші укуси, масовий виплід та помітне зменшення чисельності гнусу: комарів, мошок, мокреців, гедзів, мух (жигалки осінньої).

3. Поява масових шкідників сільськогосподарських культур та лісу: метеликів біланів, шовкопряда-недопарки, соснового п'ядуна, травневого хруща.

Наукову та практичну цінність фенологічних даних визначає правильність їх збору. В основі організації фенологічного моніторингу лежать наступні методичні принципи:

- принцип локальності – чітка приуроченість спостережень до конкретної місцевості;
- принцип постійності – щорічна повторюваність спостережень в одній тій самій місцевості за тими самими об'єктами;
- принцип регулярності – достатня для точного визначення дат настання та розвитку сезонних явищ частота спостережень;
- принцип співставності – забезпечується уніфікацією методики визначення строків настання сезонних явищ та єдиним розумінням певних етапів розвитку (початок, розпал, закінчення) фенологічних фаз;
- принцип тезаврації – централізоване накопичення фенологічної інформації за регіоном;
- принцип статистичної достовірності – забезпечується відповідними прийомами перевірки результатів фенологічних спостережень та порядком їх математичної обробки;
- принцип об'єктивності – полягає в дублюванні спостережень в тому самому географічному пункті декількома спостерігачами.

Сезонне (фенологічне) явище – зовнішній прояв певного етапу сезонної динаміки природного об'єкту. Як зафіксований момент сезонного стану об'єкту фенологічне явище відмічається тільки однією календарною датою.

Кожне фенологічне явище характеризує якісний стан об'єкту в певній фенологічній фазі.

Фенологічна фаза (фенофаза) – етап, стадія в процесі розвитку об'єкта, сезонний стан, в якому він знаходиться певний час. На відміну від фенофази сезонне явище той же сезонний стан, але лише в його вираженні в конкретний момент. Якщо сезонне явище фіксується тільки однією датою, то для характеристики фенофази потрібно не менше двох дат, які дають уяву про її тривалість: дата вступу об'єкта в певну фенофазу та дата закінчення його перебування в ній. Фенофаза зазвичай характеризується трьома явищами, які вказують на її початок, кульмінацію та закінчення. Наукову цінність мають повні дані, які фіксують усі ці три явища. З фазами розвитку рослин тісно пов'язана поява різних стадій перетворення комах-фітофагів.

Організація фенологічних спостережень починається з вибору ділянки та маршруту спостережень. При виборі постійних ділянок спостереження чи фенологічних маршрутів керуються наступними критеріями:

- доступність для регулярних відвідувань;
- репрезентативність за набором та оптимальною кількістю об'єктів спостереження;
- відсутність антропогенного впливу факторів на сезонну ритміку явищ, який суттєво викривляє результати.

Постійні об'єкти фенологічних спостережень повинні знаходитися в природних чи близьких до природних умовах. Потрібно враховувати, що під загальні фенологічні спостереження не повинні потрапляти об'єкти, що знаходяться в нетипових для них умовах існування (насипи залізниці та автомобільних доріг, дамби, техногенні водойми). У населених пунктах це стосується також ліній теплотрас, над якими через постійне нагрівання сніг починає танути значно раніше, ніж в природних умовах, і квіти підбілу розпускаються аномально рано. Із загальних фенологічних спостережень потрібно виключити також екстремальні ділянки природних ландшафтів – заплави річок, болота відкриті південні та північні схили.

Дотримуючись принципу співставності фенологічних результатів, необхідно розрізнити показники спостережень у природних умовах з результатами спостережень в умовах міста.

У містах фенологічні дослідження зазвичай проводять на околицях, у парках, скверах, на добре озеленених вулицях. Клімат міста дещо відрізняється від клімату сільської місцевості, тому цей факт впливає на строки початку та швидкість проходження фаз розвитку рослин і тварин, що проживають у ньому. Тому вивчення фенології міста є досить цікавою і потрібною справою. Як правило, у містах бувають представлені найголовніші види деревних та чагарникових рослин, характерні для регіону в цілому, зустрічаються також багато трав'янистих рослин, комах, птахів, ссавців.

Дуже важливо дотримуватися умов постійності об'єктів спостережень, тому що строки настання сезонних явищ визначаються не тільки загальною сезонною динамікою погодно-кліматичного режиму, але й мікрокліматичними, ґрунтовими умовами, впливом рельєфу та інших місцевих абіотичних та антропогенних факторів.

Наукова та практична цінність фенологічних спостережень залежить від того, наскільки точно визначені дати настання сезонних явищ. Величина помилки особливо залежить від інтервалу спостережень. За умови інтервалу в 5 днів 80% зареєстрованих фенодат можна поставити під сумнів, а при інтервалі у 7 днів лише 14,3% одержаних фенодат заслуговує на довіру.

Найбільш точно дати настання сезонних явищ реєструються при щоденному спостереженні. Однак не завжди це можливо. Тому доводиться дотримуватися певної регулярності з урахуванням того, що у різні пори року темп сезонного розвитку природи неоднаковий.

Навесні сезонні явища змінюються швидко, тому спостереження необхідно проводити якомога частіше – не рідше одного разу на 2-3 дні. Влітку допускаються дещо більші перерви. Наприкінці літа та восени, особливо при реєстрації дат дозрівання насіння, плодів та ягід чи відльоту птахів, виникає необхідність у частіших виходах у природу. По можливості постійним має бути і час доби, коли проводяться фенологічні спостереження.

Фітофенологічні спостереження краще спостерігати вранці, коли у більшості рослин розкриваються квіти.

До масових фенологічних спостережень ставляться дві головні умови:

- а) спостереження, незалежно від того, де і в які роки вони проводилися, повинні бути цілком спів ставні;
- б) спостереження повинні відповідати справжньому ходу сезонного розвитку природи.

У відповідності до цих вимог у фенології відпрацьовані методичні прийоми стандартного (уніфікованого) визначення строків настання сезонних явищ. Вони являють собою систему загальних та виняткових правил констатації сезонних явищ, які враховують особливості розвитку конкретних об'єктів, ступінь розпізнання явищ та можливість їхнього зв'язку з певною датою.

Настання біофенологічного явища потрібно реєструвати за станом не одного екземпляру рослини чи тварини, а їх сукупності, тобто за умови загального прояву фенофази у багатьох екземплярів (особин), що знаходяться в однаково оптимальних умовах. Особливо це важливо враховувати за аномальних відхилень погоди (наприклад, у посушливе літо пожовкле листя на окремих деревах може з'явитися навіть у липні, що, зрозуміло, не реєструється як сезонне явище).

Особливо потрібно звертати увагу на обов'язковість реєстрації порогових фенологічних явищ, які знаменують початок певного періоду.

Природні сезони природи лісостепової (лісової) зони

(За Г.Е. Шульцем)

Сезон	Підсезон	Фенологічні індикатори початку
Весна	1. Схід снігу	Поява перших прогалин на рівних місцях, приліт граків
	2. Пожвавлення	Початок дозрівання пилку вільхи сірої та ліщини, початок квітування підбілу
	3. Розпал весни	Початок розпускання листя берези, кінського каштану, клена гостролистого, горобини; початок дозрівання пилку

		берези
	4. Передліто	Початок квітування горобини звичайної, сосни, бузку звичайного
Літо	1. Початок літа	Початок квітування шипшини, малини; початок опадання дозрілих плодів в'язу
	2. Повне літо	Початок дозрівання чорниці, моршки, ранніх сортів червоної та чорної смородини
	3. Спад літа	Повне дозрівання озимого жита, дозрівання вишні, журавлини
Осінь	1. Початок осені	Поява першого пожовклого листя у липи дрібнолистої, берези, в'язу
	2. Золота осінь	Поява пожовклого на 50% листя у берези, липи, початок пожовтіння листя у модрина сибірської
	3. Глибока осінь	Кінець валового листопада у берези, в'язу, осики
	4. Передзимок	Кінець листопада у бузку, тополі, перший сніговий покрив
Зима	1. Першозима	Встановлення стійкого зимового покриву
	2. Середньозима	
	3. Передвесна	

Правила реєстрації фенологічних спостережень повинні забезпечувати накопичення безпомилкових фенологічних записів, які оформлюються таким чином, щоб пізніше не виникали труднощі при їх використанні. Потрібно уникати як передчасної реєстрації дати настання сезонного явища за поодинокими проявами, так і запізнилої реєстрації, коли фенологічне явище вже давно перейшло у фенологічну фазу (наприклад, зацвітання – у квітування).

Помилкова дата прильоту граків може виникнути при реєстрації грака, що зимував у місті, як передового прилітного. Щоб уникнути помилок, не позначати місяці римськими цифрами, а назви місяців писати словами («квітень», а не IV). У щоденнику спостережень після зазначення дати та часу спостереження реєструють: стан погоди та явища в неживій природі; явища в рослинному світі; явища у світі тварин. Результати спостережень відправляють у регіональний феноцентр. Фенологічні показники, які потрапили студи до 1 грудня, вносять у річний огляд сезонних явищ у регіоні. Після завершення перевірки та відновлення пропущених дат для кожного сезонного явища вираховується його середня багаторічна дата шляхом підрахунку середнього арифметичного значення числового ряду зафіксованих дат.

За результатами спостережень тривалістю більше 10 років складається календар природи – основний документ, що характеризує сезонну ритміку місцевої природи.

Достатньо точно уявлення про норму та відхилення фенологічних термінів дає обробка рядів спостережень за 15 років та більше, які гарантують високу вірогідність того, що протягом такого періоду враховуються майже всі можливі варіанти перебігу сезонного розвитку місцевої природи.

Розроблена на основі багаторічного ряду спостережень фенологічна періодизація дозволяє використовувати не тільки сигнальну, але й прогнозуючу функцію календаря сезонних явищ.

На знанні циклічних закономірностей та причинно-наслідкових зв'язків в екосистемах засноване наукове біофенопрогнозування.

Фенологічний (природний рік) починається в середині зими. Весняне пожавлення організмів починається разом з встановленням середньодобової температури повітря вище 0 °С, а наступні цикли їх життєдіяльності визначаються поступовим зростанням суми біологічно ефективних температур та збільшенням, а потім зменшенням тривалості світлового дня.

Сукупність сезонних явищ, які приурочені до певного діапазону середньодобових температур, складає *термічну групу*, що відповідає певному фенологічному періоду. Відрізок часу, який характеризується відносно стійким станом атмосферних процесів та загального аспекту ландшафтів, сукупністю близьких за фазами розвитку сезонних явищ, визначається як *фенологічний період (субсезон)*.

Окремі фенологічні періоди складають природні, або *фенологічні, сезони* – якісно відмінні етапи річного циклу природи з однотипними взаємозв'язками між його компонентами та характерним переліком сезонних явищ та об'єктів. Позатропічним територіям властива чотири сезонна структура річного циклу розвитку природи, яка охоплює два відносно статичні сезони (зима та літо) та два динамічні перехідні сезони (весну і осінь).

Існують певні температурні межі, пороги переходу природних процесів з одного якісного стану в інший. Термічними межами етапів сезонної ритміки природи, що змінюють один одного є стійкі переходи середньодобових температур повітря вище (в першу половину року) та нижче (в другу половину року) -10°, -5°, 0°, +5°, +15° С. Фенологічна структуризація річного кола природи складає основу як наукового пізнання особливостей сезонної циклічності екосистем, так і ужиткового використання цих знань.

Фенологічні сезони та їх періоди, чи *субсезони*, виокремлюються за загальноприйнятими індикаційними явищами: **зима** – з встановленням снігового покриву; **весна** – з початку інтенсивного танення снігу; **літо** – з початком зацвітання шипшини. За початок фенологічної **осені** звичайно приймають появу пожовклого листя у більшості лип та берез.

Але точніше настання осені можна визначити за появою «жовтих пасм» у берези, тобто поява жовтого листя на окремих гілках. Фенологічні сезони у певній мірі співпадають з кліматичними, але вони не тотожні.

Програма фенологічних спостережень

№	Об'єкт – сезонне явище	20__	20__	20__	20__	20__	Середнє
	Зима						
	Глухозима						
1	Дятел звичайний – перший барабанний дріб						
2	Синиця велика – Заспів («ці-ці») Перша повна пісня («ці-ці-фі»)						
	Передвесна						
3	Танення бурульок – вперше у морозний день						
4	Липа - масове осипання насіння						
5	Крук – початок весняних ігор						
6	Ялина – масове осипання насіння						
7	Верба (вид) – поява «котиків»						
8	Сосна – масове осипання насіння						
9	Лійки біля стовбурів дерев – поява						

10	Вівсянка звичайна – перша пісня						
11	Грак – приліт перших особин Масовий приліт						
12	Поява біля гнізд Хмари клубові – поява перших						
13	Ворона сіра – Початок побудови гнізд Початок насиджування кладок						
	Весна Снігова весна						
14	Сніговий покрив – Початок інтенсивного танення снігу Перші прогалини на південних схилах						
15	Шпак – початок прильоту						
16	Галка – початок побудови гнізд						
17	Мухи – поява на вулиці						
	Строката весна						
18	Сніговий покрив – перші прогалини на рівних місцях						
19	Кропив'янка – перший виліт						
20	Зеленяк – перша пісня						
21	Жайворонок польовий – перша пісня						
22	Чайка – початок прильоту						
23	Припугень – початок токування						
24	Підбіл – початок квітання						

25	Масове квітання						
26	Комарі-дзвінці – поява						
27	Мартин озерний – початок прильоту						
28	Мартин сизий – початок прильоту						
29	Зяблик – перша пісня						
30	Крижень – початок прильоту						
31	Плиска біла – початок прильоту						
32	Руда лісова мураха – поява (пожвавлення мурашників)						
33	Сніговий покрив – Поля звільнилися наполовину						
34	Сніг зійшов повністю						
35	Бджола медоносна – перший обліт квіток						
36	Коноплянка – перша пісня						
37	Кроншнеп великий – початок прильоту						
	Гола весна						
38	Річка (назва) – початок скресання криги						
	Початок льодоходу						
39	Стояча водойма (озеро, став) – крига скресла повністю						
40	Лимонниця – виліт						
41	Вільха сіра – початок квітання						
42	Береза (вид) – початок сокоруху						
43	Шуліка чорний – початок прильоту						
44	Чикотень – приліт перших						
45	Дрізд білобровий – приліт перших						
46	Дрізд співочий – приліт перших						
47	Гуси – перші зграї						

48	Журавель сірий - перша зграя						
49	Смородина чорна – Набубнявіння бруньок Розкривання бруньок Озеленення кущів						
50	Кліщі іксодові – поява						
51	Дощові черви – поява на поверхні ґрунту						
52	Черемха звичайна – Набубнявіння бруньок Озеленення кущів						
53	Джмелі – виліт						
54	Бузок звичайний – Набубнявіння бруньок						
55	Озимина – озеленіння (початок вегетації)						
56	Агрus – набубнявіння бруньок Розкривання бруньок Озеленення кущів						
57	Баранець – початок токування						
58	Бузина червона – розкривання бруньок						
59	Верба козяча – квітування						
60	Тополя (вид) – набубнявіння бруньок						
61	Клоп-солдатик – поява						
62	Осика – квітування						
63	Горобина звичайна – набубнявіння бруньок						
64	Береза (вид) – набубнявіння бруньок						
65	Ряст щільний – початок квітування						
66	Медунка – початок квітування						
67	Жаба трав'яна – початок «урчання» Поява ікри						
68	Акація жовта – набубнявіння бруньок						

69	Тополя (вид) – розкриття бруньок						
70	Луки суходільні – початок озеленіння						
71	Луки заплавні – озеленіння						
	Зелена весна						
72	Черемха звичайна – озеленіння куща						
73	Бузок звичайний – розкриття бруньок						
74	Береза (вид) – квітування Озеленіння						
75	Гроза – перша						
76	Горобина звичайний – розкриття бруньок Озеленення куща						
77	Сніговий покрив – зійшов у лісі						
78	Анемона жовтецева – початок квітування						
79	Кульбаба лікарська – початок квітування						
80	Білан капустяний – Виліт весняних Масовий виліт весняних						
81	Фіалка пагорбова – початок квітування						
82	Травневий хрущ – виліт Масовий виліт						
83	Зозуля звичайна – перший крик						
84	Акація жовта – Розкриття бруньок Озеленення куща						
85	Липа дрібнолиста – набубнявіння бруньок Розкриття бруньок Озеленення куща						
86	Ластівка сільська – приліт перших						
87	Селезіночник – початок						

88	квітування Калюжниця болотна – початок квітування						
89	Яблуня (сорт) – озеленення						
90	Соловейко – перша пісня						
91	Мошки (Simuliidae) – виліт Масова поява						
92	Смородина червона – початок квітування						
93	Колорадський жук – Поява на поверхні ґрунту Поява яйцекладок Поява личинок першого віку Поява дорослих літнього покоління						
94	Агрис – початок квітування						
95	Комарі-кровососи (Aedes) Перші укуси Масова поява						
96	Ластівка міська – початок прильоту						
97	Ластівка берегова – початок прильоту						
98	Серпокрилець – приліт (перші крики)						
99	Смородина чорна – початок квітування						
100	Підбіл – початок дозрівання насіння						
101	Суріпка звичайна – початок квітування						
102	Приморозки – останні в повітрі Останні на ґрунті						
103	Кислиця звичайна – початок квітування						
104	Суниці лісові – початок квітування						
105	Бузина червона, звичайна – початок квітування Чорниця – початок						
106	квітування						
107	Яблуня (сорт) – початок						

108	квітування Вишня (сорт) – початок квітування						
109	Деркач – перший крик						
110	Купальниця європейська – початок квітування						
111	Жаби зелені - початок квакання						
112	Сосна звичайна – початок «пилування»						
113	Іволга (вивільга) – перший крик						
114	Чечевиця – перша пісня						
115	Перепілка – перший крик						
116	Бузок звичайний – початок квітування						
117	Ворона сіра – поява поршків						
118	Акація жовта – початок квітування						
119	Горобина звичайна – початок квітування						
120	Бабки справжні – виліт						
121	Качки-крижні – Поява перших виводків Перші польоти молодих птахів						
	Літо						
	Першоліто						
122	Шипшина (вид) – початок квітування						
123	Кульбаба лікарська –початок плодоношення						
124	Гедзі – виліт Масова поява						
125	Бджола медоносна – Перший рій						
126	Шпак звичайний – Виліт пташенят Утворення зграй						
127	Жовтець їдкий –						

128	Пожовтіння лук						
129	Калина – початок квітування						
130	Грак – поява поршків						
131	Бояришниця – виліт						
132	Конюшина повзуча – початок квітування						
133	Конюшина лучна – початок квітування						
134	Галка – виліт пташенят						
135	Синиця велика – поява поршків						
136	Смілька клейка – початок квітування						
137	Ромашка непахуча – початок квітування						
138	Малина лісова –початок квітування						
139	Маслюк – перший збір						
140	Бабки великі (коромисла) – виліт						
141	Латаття біле – початок квітування						
142	Тополя – початок появи «пуху»						
143	Осика - початок появи «пуху»						
144	Тимофійка лучна – початок квітування						
145	Королиця – початок квітування						
146	Волошка синя – початок квітування						
147	Глечики жовті – початок квітування						
148	Суніці лісові – початок дозрівання						
149	Сінокос – початок						
150	Коники – початок стрекотання						
	«Червоне літо»						
151	Липа – початок квітування						
152	Петрів батіг – початок						

153	квітування Смородина червона – початок дозрівання ягід						
154	Пижмо – початок квітування						
155	Смородина чорна – початок дозрівання						
156	Білий гриб – перший збір						
157	Малина лісова – початок дозрівання						
158	Береза (вид) – початок осипання насіння						
159	Білан капустяний –виліт літніх Масовий літ літніх						
160	Гедзі – зникли						
161	Мошки – помітне зменшення чисельності						
162	Комарі-кровососи – помітне зниження чисельності (рід Aedes)						
163	Грузді – перший збір						
164	Рижики –перший збір						
	Спад літа						
165	Ластівка (вид) – утворення зграй масовий відліт остання зустріч						
166	Муха-жигалка осіння Stomoxys calcitrans – перші укуси						
167	Береза (вид) – перше пожовкле листя						
168	Приморозок – перший на грунті						
169	Липа –перше пожовкле листя						
170	Серпокрилець – останній крик						
	Осінь						
	Початкова осінь						
171	Береза (вид) – поява жовтих «пасм»						

172	Черемха – перше жовте листя						
173	Тополя (вид) – перше жовте листя						
174	Горобина звичайна - перше жовте листя						
175	Осика - перше жовте листя						
176	Приморозок – перший у повітрі						
177	Береза (вид) – початок листопаду						
178	Журавель – перші зграї						
179	Дерева та чагарники – поява осіннього забарвлення листя на більшості						
180	Осика – початок листопаду						
181	Тополя (вид) - початок листопаду						
182	Липа – початок листопаду Повне осіннє забарвлення листя						
183	Павутина у повітрі (літаюча) – поява						
184	Черемха звичайна - початок листопаду						
185	Тополя (вид) - повне осіннє забарвлення листя						
186	Качки (вид) – перші зграї на прольоті						
187	Гуси – перші зграї Горобина звичайна –						
188	Початок листопаду						
189	Повне осіннє забарвлення листя						
	Золота осінь						
190	Береза – повне осіннє забарвлення листя						
191	Осика – повне осіннє забарвлення листя						
192	Черемха - повне осіннє забарвлення листя						
193	Дерева та чагарники -						

	повне осіннє забарвлення листя у більшості						
194	Омелюхи – поява						
195	Журавель сірий – остання зграя						
196	Липа – закінчення листопаду						
197	Сніг – перший						
198	Тополя (вид) – закінчення листопаду						
199	Черемха - закінчення листопаду						
200	Осика – закінчення листопаду						
201	Горобина – закінчення листопаду						
202	Шпак – закінчення відльоту						
	Глибока осінь						
203	Береза (вид) – закінчення листопаду						
204	Дерева та чагарники – закінчення листопаду у більшості						
205	Гуси – остання зграя						
206	Сніговий покрив – перший						
207	Бузок – початок листопаду закінчення листопаду						
208	Велика рогата худоба – закінчення випасання у полі						
209	Дрібна рогата – закінчення випасання у полі						
210	Грак – закінчення відльоту						
	Передзима						
211	Бузок звичайний – закінчення листопаду						
212	Хмари клубові – остання поява						
213	Стояча водойма (озеро, став) – замерзання						
	Зима						
	Першозима						
214	Сніговий покрив –						

215	встановлення постійного Річка (назва) – Замерзання Початок пішохідної переправи по кризі						
216	<p style="text-align: center;">Глуха зима</p> Річка (назва) – початок автомобільної переправи по кризі						

Весняний приліт та осінній відліт перелітних видів птахів відбувається в певній послідовності, що обумовлена, насамперед, появою та зникненням доступних кормів, якими живиться певний вид птахів. Строки та інтенсивність прильоту та відльоту визначаються при регулярному огляді водойм, лук, полів, південних галявин лісу та інших характерних стацій перебування птахів під час міграцій. Початок прильоту відмічають датою появи перших птахів певного виду (візуальна чи звукова фіксація), масовий **приліт** відмічають датою, коли птахи даного виду у відповідності до їх звичайної чисельності починають зустрічатися в більшості відповідних стацій. Масовий **проліт** реєструють датою, коли спостерігалась найбільша кількість пар.

Додатковими об'єктами фенологічних спостережень серед тварин є комахи (бджоли, метелики), риби, земноводні, плазуни, птахи. Окремо слідкують за строками шлюбної активності птахів, строками настання фаз гніздового циклу, для ссавців – строки настання гну, початок весняної та закінчення осінньої линьки.

Додаткові об'єкти спостереження

Метелики

Географічний

пункт _____

Спостерігач _____

Вид	Дата вильоту				
	20__ г.	20__ г.	20__ г.	20__ г.	20__ г.
<i>Махаон</i>					
<i>Подалірій</i>					
<i>Аполон</i>					
<i>Мнемозина</i>					
<i>Переливниця велика, вербова</i>					
<i>Переливниця мала, тополева</i>					
<i>Стрічкарка тополева</i>					
<i>Павичеве око денне</i>					

Бджоли (*Бджола медоносна - Apis mellifera*)

Географічний пункт _____

Спостерігач _____

Види робіт, явища	Дата				
	20 __ р.	20 __ р.	20 __ р.	20 __ р.	20 __ р.
Виставляння вуликів з омшаника					
Перший виліт з вуликів					
Перший обліт квіток					
Початок взятка					
Період головного взятка (від—по)					
Поява першого рою					
Вигнання трутнів з вуликів					
Закінчення льоту					
Прибирання вуликів на зиму					

РИБИ

Географічний пункт _____

Спостерігач _____

Вид	Початок весняного нересту				
	20 __ р.	20 __ р.	20 __ р.	20 __ р.	20 __ р.
<i>Щука</i>					
<i>Карась</i>					
<i>Ляц</i>					
<i>Окунь</i>					

Підкриговий відлов риби	Початок восени	Закінчення навесні
На озері (ставку)		
На річці		

ЗЕМНОВОДНІ (20 _____ р.)

Географічний пункт _____

Спостерігач _____

Вид	Дата			
	першої появи	ікрометання	поява пуголов.	зникнення
<i>Ропуха звичайна</i>				
<i>Ропуха зелена</i>				
<i>Жаба трав'яна</i>				
<i>Жаба гостроморда</i>				
<i>Жаба озерна</i>				
<i>Жаба ставкова</i>				
<i>Тритон звичайний</i>				
<i>Тритон гребінчастий</i>				
<i>Квакша</i>				

ПЛАЗУНИ (20_ р.)

Географічний пункт _____

Спостерігач _____

	Дата
--	------

Вид	першої появи	зникнення
<i>Ящірка прудка</i>		
<i>Веретільниця ламка</i>		
<i>Вуж звичайний</i>		
<i>Мідянка</i>		
<i>Гадюка звичайна</i>		

ПТАХИ (20_ р.)

Географічний пункт _____

Спостерігач _____

Вид	Початок весняного прольоту	Закінчення весняного прольоту
<i>Журавель сірий</i>		
<i>Лебеді (вид)</i>		
<i>Гуси (вид)</i>		
<i>Качки (вид)</i>		

Строки шлюбної активності

Географічний пункт _____

Спостерігач _____

Вид	Початок токування	Кінець токування
------------	-------------------	------------------

<i>Глушець</i>		
<i>Тетрук</i>		
<i>Вальдинен</i>		
<i>Бекас(баранець)</i>		

Вид	Дата				
	прильоту	початок гніздування	виліт молоді	повторна кладка	масовий відліт
<i>Крячок річковий</i>					
<i>Шилохвіст</i>					
<i>Чирок-тріскунець</i>					
<i>Чирок-свистунець</i>					
<i>Боривітер</i>					
<i>Канюк звичайний</i>					
<i>Ластівка міська</i>					
<i>Ластівка сільська</i>					
<i>Ластівка берегова</i>					
<i>Вивільга</i>					
<i>Бджолоїдка звичайна</i>					
<i>Рибалочка голубий</i>					
<i>Горлиця звичайнана</i>					
<i>Горлиця садова</i>					
<i>Зозуля звичайна</i>					
<i>Жовта плиска</i>					
<i>Біла плиска</i>					
<i>Вівчарик жовтобровий</i>					
<i>Вівчарик-ковалик</i>					
<i>Чекан луговий</i>					
<i>Кам'янка звичайна</i>					

<i>Горихвістка чорна</i>					
<i>Вільшанка</i>					
<i>Шпак звичайний</i>					

Строки настання фаз гніздового циклу

Вид птаха _____

Месцезташування

гнізда _____

Біотоп _____

Розташування гнізда _____

Фенологічне явище	Дата
Початок гніздобудування	
Закінчення гніздобудування	
Відкладання 1-го яйця	
Відкладання останнього (вказати к-кість) яйця	
Початок насиджування	
Поява першого пташеняти	
Поява останнього (вказати к-кість) пташеняти	
Пташенята покинули гніздо (гнездо порожнє)	

Примітка. Спостереження за гніздовим життям птахів проводяться з максимальною обережністю, бажано на відстані. Одиночні гнізда потрібно навідувати якомога рідше, не порушуючи рослинний покрів, не привертаючи уваги ворон, не позначаючи підходи до гнізда, за якими його можуть знайти собаки чи коти.

ССАВЦІ (20_ р.)

Географічний

пункт _____

Спостерігач _____

Вид	Строки гону	Початок весняного линяння	Закінчення осіннього линяння
<i>Заяц-русак</i>			
<i>Горностай</i>			
<i>Ласка</i>			
<i>Лисиця</i>			

Чисельність мишовидних гризунів (*мишей, полівок*) восени (висока, середня (звичайна), низька) _____

Незвичайні явища (масові міграції, великі скупчення, масова загибель, тощо) _____

Список використаної літератури

1. Дольник В.Р. Миграционное состояние птиц. М., 1975 -396с.
2. Калабухов Н.И. Спячка животных. 3-е изд. Харьков, 1956 - 267с.
3. Наумов Н.П. Экология животных. 2-е изд. М., 1963 - 618с.
4. Никольский Г.В. Экология рыб. М., 1961-309с.
5. Одум Ю. Основы экологии. М., 1975-445с.
6. Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. М., 1971 - 445с.
7. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980-277с.
8. Шилов И.А. Физиологическая экология животных. М.: Высш. шк., 1985 - 328с.
10. Шилов И.А. Экология: Учеб. для биол. и мед. спец вузов. М.: Высш. шк., 1998 - 512с.
11. Дерій С.І. Екологія тварин. Черкаси, 1997- 101с.
12. Аманова М. Эколого-морфологические й физиологические адаптации водного обмена птиц Каракумов. Ашхабад, 1982-200с.
13. Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. М., 1977-269с.
14. Промптов А.Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.-Л., 1956-310с.
15. А.А. Максимов, Л.Н. Ердаков. Циклические процессы в сообществах животных /биоритмы и сукцесены/, Новосибирск: Наука, 1985-234с.
16. Биологические ритмы /под ред. Ю. Ашоффа, пер. с англ. В 2-х томах, М., Мир, 1984-Т.1-412с., Т.2-262с.
17. Биология лесных птиц й зверей/ под ред. проф. Г.А. Новикова. М.: Высш шк., 1975-383с.
18. Соловьев А.Н., Сезонные наблюдения в природе. Программа и методика регионального фенологического мониторинга. – Киров, 2005, - 96 с.: ил., цв. вкл.
19. Талпош В.С. Зоологія. Словник-довідник. Поняття, терміни. – Тернопіль: Навчальна книга – Богдан, 2000. – 240 с.
20. К.А. Татаринцов, Д.В. Владышевский, И.В. Марисова. Лесные птицы, звери и охотоведение. Львов, Изд-во при львовском ун-те, 1975-231с.
21. К. Долейш. Следы зверей и птиц/ пер. с чешск., М.: Агропромиздат. 1987-224с.
22. Хаусман К. Протозоология: Пер. с нем. – М.: Мир, 1988. – 336 с., ил.

Тест для перевірки знань з екології тварин

1. Із запропонованого списку живих організмів складіть пари, які в природі можуть конкурувати між собою (назви організмів можна використовувати тільки оди раз).

Ялина звичайна, вовк, волошка синя, гадюка звичайна, польова миша, олень європейський, пшениця, американська норка, ворона сіра, лисиця звичайна, грак, європейська норка, хом'як звичайний, горностай, лось, береза повисла.

2. Із переліченого списку живих організмів складіть пари, які в природі можуть знаходитись в мутуалістичних стосунках (назви організмів можна використовувати тільки один раз).

Бджоли, гриб підберезовик, актинія, дуб, береза, рак-самітник, осика, сойка, конюшина, підосичник, липа, бульбочкові азотофіксуючі бактерії.

3. Із запропонованого списку живих організмів складіть пари, між якими в природі можуть утворюватись трофічні зв'язки (назви організмів можна використовувати тільки один раз).

Чапля, верба, попелиця, амеба, заєць-русак, мурашки, водні бактерії, кабан, жаба, смородина, росичка, мурашиний лев, комар, тигр.

4. Назвіть тип біологічних стосунків, які найчастіше виявляються в природі при взаємодії наступних пар організмів:

вовк - заєць, корова - жук-гнойовик, лісова миша - дуб(жолудь), ялина - гусінь сибірського шовкопряда, дятел - личинка короїда, руда лісова полівка - лісова миша, руда мурашка - гусениця п'ядуна, ондатра - водяний пацюк (полівка), сойка - руд мурашка, доросла ялина - проросток берези, гриб пеніцил - бактерії, людина - аскарида, вовк - дощовий черв'як, бабка - мурашка, бабка - муха, карась - лин, шакал - лев, вовк - крук.

б. Назвіть типи біологічних стосунків, які можуть виявлятися в природі при взаємодії пари організмів:

а) корова - людина; б) великий строкатий дятел - короїд; в) кишкова паличка - людина; г) риба-ремора - акула; д) попелиця - руда мурашка; е) їздець-трихограма—яйця білана капустяного; є) ктир - кімнатна муха; ж) корова - кровосисний комар; з) піщанка - саксаульна сойка; і) лось - білка; ї) рудий тарган - чорний тарган.

6. Скласти список організмів, з якими може взаємодіяти сокіл-сапсан.

7. Складіть список організмів, з якими може взаємодіяти заєць-біляк.

8.Складіть список організмів, з якими може взаємодіяти крук.

9.Складіть список організмів, з якими може взаємодіяти сіра ворона.

10.Визначте, які типи біотичних взаємодій існують між грибами та комахами?

11. Згідно до правила Уоллеса:

а) видова різноманітність збільшується по мірі просування від полюсів до екватору;

б) видова різноманітність збільшується при русі із сходу на захід;

в) видова різноманітність збільшується при наближенні до полюсів;

г) видова різноманітність приблизно однакова.

12. Між якими парами видів у місцях їх спільного проживання існує харчова конкуренція:

а) орел-могильник - стрепет;

б) імператорський пінгвін - великий поморник;

в) шпак — чорний дрізд;

г) рись – росомаха?

13. Вставте пропущене слово.

Згідно правила мінімум морських та прісноводних видів тварин спостерігається в солонуватій зоні.

14. 1. Великий баклан. 2. Польовий лунь. 3. Мухоловка строката.4. Яструб великий (тетерев'ятник).

А. Ентомофаг. Б. Іхтіофаг. В. Орнітофаг. Г. Міофаг.

Визначте відповідність. Обкресліть правильну відповідь.

15. За класифікацією В.М. Беклемішева міжвидові стосунки в біоценозі поділяються на 4 типи зв'язків. Які з наведених прикладів відповідають цим типам стосунків:

1. Трофічні. 2.Топічні. 3. Форичні. 4. Фабристичні.

А. Перенос тваринами насіння. Б. Лишайники на стовбурах дерев.

В. Жук-гнойовик. Г. Личинки поручайника будують будиночок (хатку) із гілочок, кори, піску, черепашок.

16. Для ялинових лісів України характерні наступні види тварин:

а) сіра куріпка;

б) чиж;

в) синьошийка;

- г) золотомушка жовточуба,
- д) жовта плиска;
- е) сільська ластівка.

17. Серед перелічених видів тварин визначити детритофагів:

- а) ховрах плямистий;
- б) муха хатня;
- в) дощовий черв'як;
- г) сліпак;
- д) бурозубка мала;
- е) слимак.

18. Визначити, для яких тварин характерна копрофагія:

- а) кролик; в) лисиця звичайна;
- б) крук; г) гнойовик лісовий; е) заєць-русак.

19. Визначити тварин - некрофагів :

- а) горобець хатній
- б) крук;
- в) слон індійський;
- г) дикий кабан;
- д) соя лісова;
- е) американський гриф;
- е) рак широкопалій;
- ж) сокіл-сапсан.

20. Для яких тварин характерна пантофагія:

- а) ворона сіра; б) тарган рудий ; в) грак; г) окунь звичайний ; е) шакал.

21. Визначити вікарні корми для єнотовидного собаки:

- а) суніці плоди; в) яйця шеврика лісового;
- б) лісова миша; г) жаба сіра; д) плоди ожини.

22. "Глоткові зуби" характерні для :

- а) щуки; в) плітки; д) карася; б) сома; г) коропа; с) линя.

23. Назвати тварин осмоконформерів:

- а) актинія; б) акула біла в) голотурія;
- г) скат-лисиця ; д) оселедець атлантичний; е) тридакна.

24. У личинки міноги функціонує:

- а) головна нирка; в) тазова нирка;
б) тулубова нирка; г) задня нирка.

25. "Хлоридні" клітини риби розміщені :

- а) у латеральній лінії; г) у зябрах;
б) у нейрогіпофізі; д) у роті.
в) у аденогіпофізі;

26. Назвати стеногалінних тварин :

- а) скат-пила; в) морська голка;
б) форель; г) окунь річковий;
д) лящ; е) червоний благородний корал.

27. Ректальна залоза є у:

- а) жаба та ропух; в) вугра; д) дельфіна-білобочки;
б) міноги річкової; г) ската-хвостокола; е) акули катрана

28. Яким тваринам властиве явище уреотелії:

- а) жаба ставкова; б) голуб сизий; в) дельфін;
г) ропуха зелена; д) сазан; е) ящірка звичайна.

29. Пристосування до змін вологості, які спостерігаються у тварин пустель:

- а) наявність колірного зору; б) швидкий і тривалий біг;
в) різноманітність забарвлення.

30. Який фактор є головним у регуляції сезонних циклів:

- а) сезонні зміни температури; б) зміна тривалості дня; в) зміна вологості середовища.

31. Тварини степів і пустель, які впадають у сплячку:

- а) гадюка; б) ховрах; в) миші; г) сайгак; д) заєць.

32. Тварини, що живуть у широкому діапазоні умов навколишнього середовища:

- а) бурий ведмідь; б) форель; в) аскарида; г) річковий рак; д) вовк.

33. Пристосування до нестачі вологи у тварин посушливих місць:

- а) інтенсивне утворення води в організмі внаслідок окислювальних реакцій;

- б) впадання у літню сплячку;
- в) накопичення в організмі білків та вуглеводів;
- г) накопичення жирів.

34. Розкрийте зміст терміну "адаптивна зона":

- а) сукупність усіх факторів середовища, за яких можливе існування виду в природі;
- б) певний тип середовища існування з характерною сукупністю специфічних екологічних умов, в якому можуть існувати різні групи організмів, які набули певних пристосувань.

35. Екологічна сукупність тварин, які пасивно плавають у товщі води :

- а) бентос; б) епіфітом; в) планктон; г) епінектон; д) нектон.

36. Екологічна сукупність тварин, які активно плавають в товщі води :

- а) бентос; б) епіфітом; в) планктон; г) епінектон; д) нектон.

37. Екологічна сукупність організмів, що існують на дні водоймищ:

- а) бентос; б) епіфітом; в) планктон; г) епінектон; д) нектон.

38. Який екологічний чинник обмежує розповсюдження сучасних плазунів:

- а) абіотичний; б) біотичний; в) температура; г) освітленість; д) вологість.

39. Як називають стан організму, коли живі процеси тимчасово припиняються або так уповільнюються, що зникають видимі ознаки життя:

- а) анабіоз; б) діпауза; в) менопауза;
- в) всі відповіді правильні;
- г) всі відповіді неправильні.

40. Вкажіть, які хвороби викликають найпростіші;

- а) СНІД; б) сонна хвороба; в) аскаридоз; г) гепатит; д) ангіна; е) малярія.

41. Вкажіть, які хвороби спричиняють членистоногі:

- а) лямбліоз; б) педикульоз; в) аскаридоз; г) короста; д) теніоз.

42. Газообмін у птахів відбувається:

- а) у бронхіолах; б) в альвеолах;
- в) в альвеолярних мішках; г) у повітряних мішках.

З М І С Т

1. Місце екології тварин у системі біологічних наук. Короткий нарис історії екології тварин.....	3
2. Середовище та фактори існування тварин. Живлення тварин.....	11
3. Особливості водно-сольового обміну та мінерального живлення тварин.....	28
4. Газообмін та дихання у тварин.....	45
5. Теплообмін та терморегуляція у тварин.....	55
6. Рух середовища. Тиск. Субстрат. Значення в житті тварин.....	62
7. Екологія протистів.....	79
8. Особливості та типи стосунків тварин з живими організмами.....	89
9. Додатки.....	108
10. Словник понять та термінів.....	117
11. Програма навчальної дисципліни «Екологія тварин».....	126
12. Плани лабораторно-практичних занять.....	128
13. Теми студентських рефератів.....	142
14. Визначник найбільш поширених прісноводних протистів.....	145
15. Методика фенологічних спостережень за тваринами.....	168
16. Список використаної літератури.....	196
17. Тест для модульної перевірки знань з екології тварин.....	198

591.5 УДК

28.681 ББК

Ігнатенко І.А. Екологія тварин: Навчальний посібник. – Черкаси.: ЧНУ імені Б.Хмельницького, 2009. – 103 с.

Друкується в авторській редакції