

# ***ЕКОСИСТЕМОЛОГІЯ***

## **КУРС ЛЕКЦІЙ**

### **ДЛЯ СТУДЕНТІВ ІІІ КУРСУ СПЕЦІАЛЬНОСТІ ЕКОЛОГІЯ**

Укладач: доцент кафедри біології та екології, к.б.н. Шумська Н.В.

## **ВСТУП.**

*ПРЕДМЕТ І ЗАВДАННЯ ЕКОСИСТЕМОЛОГІЇ. КОНЦЕПЦІЯ*

*ЕКОСИСТЕМИ.*

*СТРУКТУРА ЕКОСИСТЕМИ.*

Живі організми і неживе (абіотичне оточення) нероздільно пов'язані між собою. Будь-яка одиниця – *біосистема*, що складається з усіх організмів, які функціонують сумісно на даній території, і взаємодіє з фізичним середовищем таким чином, що потік енергії створює чітко визначені біотичні структури і кругообіг речовин між живою і неживою частинами, є **екологічною системою** або **екосистемою**.

**Екосистема** – основна функціональна одиниця в екології, оскільки до неї входять і організми і неживе середовище – компоненти, що взаємно впливають один на одного, і необхідні для підтримання життя в тій його формі, яка існує на Землі.

Для комплексного вирішення екологічних проблем на рівні біосфери і біомів необхідно спочатку вивчити екосистемний рівень організації живого.

*Екосистема складається з двох основних компонентів: **біотоп** (екотоп), тобто певна територія природного середовища з її екологічними умовами і **біоценоз**, тобто сукупність всіх живих організмів, які функціонально пов'язані між собою. Перший*

компонент ще називають *абіотичним компонентом*, а другий – *біотичним*..

До **абіотичних компонентів** відносяться температура; випромінювання, світло; іонізуюче випромінювання; вода (опаді, вологість повітря, поверхневі води, ґрунтові й підземні води); атмосферні гази (CO<sub>2</sub>, окисли азоту й сірки, CO, кисень); біогенні елементи: макроелементи і мікроелементи (для живих організмів важливими є майже половина з існуючих хімічних елементів); тиск і течія, рух повітря й води, вітер; ґрунт (поживність, вологість, механічний склад, кислотність, геологічне середовище; пожежі, стихійні явища тощо).

**Біотичні компоненти** поділяють на три групи: 1) **продуценти (автотрофи)** – зелені рослини, що вловлюють сонячну енергію і перетворюють її в енергію хімічних зв'язків; 2) **консументи (гетеротрофи)** – тварини, які живляться рослинами або іншими тваринами; **деструктори (редуценти)** – гриби й бактерії, які розкладають відмерлі органічні рештки на простіші компоненти і повертають автотрофам біогенні елементи.

В енергетичному відношенні всі біогенні компоненти залежні від рослин.

Г. Одум розглядає **функціональні структури екосистем**. З точки зору **трофічної структури** (від гр. *trophe* - живлення) екосистеми поділяють на 2 яруси. Верхній ярус – *автотрофний* або “*зелений пояс*”, що включає рослини чи їх частини, які містять хлорофіл. Тут відбувається фіксація енергії світла, використання простих неорганічних речовин і накопичення складних органічних сполук. Нижній *гетеротрофний ярус* або “*коричневий пояс*” включає ґрунти і відклади, тваринні організми, кореневі системи, органічні залишки, що розкладаються тощо. Тут переважає використання, трансформація і розклад складних органічних сполук.

З точки зору **біологічної (функціональної) структури** в складі екосистеми виділяють такі компоненти:

1. Неорганічні речовини (C, N, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O та інші), що включаються в кругообіги речовин та елементів.

2. Органічні сполуки (білки, вуглеводи, ліпіди, гумусові речовини тощо), що зв'язують біотичну та абіотичну частини екосистеми.

3. Повітряне, водне і субстратне середовище, що включає кліматичний режим і інші фізичні фактори.

4. Продуценти – автотрофи, переважно зелені рослини, які можуть утворювати поживу з простих неорганічних речовин.

5. Макроконсументи або фаготрофи (гр. *phagos* – пожираючий), це – гетеротрофи, переважно тварини, які живляться іншими організмами або органічними речовинами.

6. Мікроконсументи або сапрофіти (гр. *sapros* – гнилий). Сюди відносять гетеротрофні мікроскопічні організми, переважно бактерії й гриби, що отримують енергію шляхом розкладання тканин відмерлих організмів або шляхом поглинання розчинених органічних речовин, що самовільно виділяються чи витягуються ними з організмів. Їх об'єднують в екологічну групу деструкторів або редуцентів. В результаті їх діяльності вивільняються неорганічні елементи живлення, які повторно використовуються продуцентами. Крім того, сапрофіти постачають їжу макроконсументам і часто виділяють фізіологічно активні речовини, які є інгібіторами або стимуляторами функціонування інших біотичних компонентів екосистеми.

Для прикладу можна навести структуру лучної екосистеми.

1. Кліматичні фактори, пов'язані з географічним розташуванням: сонячна енергія, вода.

2. Середовище існування – материнська порода, ґрунт.

3. Елементи живлення ґрунту, відкладів, води – основні абіотичні неорганічні та органічні сполуки.

4. Автотрофний пояс – трав'яниста рослинність.

5. Гетеротрофний пояс, який складається з наступних компонентів:

- первинні консументи – трав'яїдні ссавці, комахи тощо;
- вторинні консументи – хижі ссавці, птахи та інші тварини;
- детроїдні консументи – безхребетні (черви, молюски, комахи та ін);
- сапрофіти – бактерії і гриби, які розкладають відмерлу органіку.

Автотрофні і гетеротрофні процеси розділені не тільки у просторі, але часто і в часі. Наприклад, основний процес в лісовій екосистемі – фотосинтез. Тільки незначна частина продуктів фотосинтезу безпосередньо і відразу використовуються самою рослиною і рослиноїдними тваринами та паразитами, що живляться листям чи деревиною. Більша частина синтезованого матеріалу (листіків, деревини, запаси поживних речовин, відкладених в насінні і кореневищах) не піддаються негайному споживанню і поступово переходять в підстилку і ґрунт. Перш ніж буде використана вся ця органіка, можуть пройти місяці, роки і навіть тисячоліття (у випадку використання органічного палива).

Термін “*екосистема*” вперше запропонував в 1935 році англійський еколог А. Тенслі, але уявлення про екосистеми виникло раніше. Ідеї про єдність живих організмів і середовища, а також людини і природи можна знайти в найдавніших пам'ятках історії, але тільки в кінці XIX ст. почали з'являтися цілком певні висловлювання щодо цього, - майже одночасно в американській, європейській і російській екологічній науковій літературі.

Німецький вчений Карл Мьобіус в 1877 р. писав про угруповання організмів в межах устричної банки, як про “біоценоз”, а в 1887 р. американський біолог С. Форбс опублікував свою класичну працю про озеро, як про “мікрокосм”. В Росії В. Докучаєв і один з його учнів Г. Морозов розвивали вчення про біоценози, а пізніше Сукачов в 1944 р. запропонував термін “біогеоценоз”, що за своїм змістом аналогічний до терміну “екосистема”. Отже, на зламі XIX-XX ст. вчені почали розглядати ідею про те, що природа функціонує як цілісна система. Проте справжній розвиток вчення про екосистеми розпочався після розробки загальної теорії систем (Берталанфі, 1950, 1968 рр.).

Основоположниками нового в екології напрямку були екологи Хатчинсон, Уатт, Ван Дайн, Г. Одум та інші.

Питання про те, в якій мірі екосистеми підпорядковані законам функціонування цілісних систем (наприклад, фізичних) і наскільки вони здатні до самоорганізації, подібно до організмів, дотепер залишається відкритим і вивчення його продовжується.

Системний підхід дозволяє вирішувати реальні проблеми пов'язані з веденням сільського господарства і охороною навколишнього середовища.

Системний підхід базується на принципі *ієрархії рівнів організації*. Ієрархія означає розміщення ступеневим рядом. На кожному ступені виникають характерні функціональні системи в результаті взаємодії біологічного компонента з навколишнім фізичним середовищем (енергією та речовиною). Система – це сукупність компонентів, що впорядковано взаємодіють, взаємно залежать один від одного та утворюють єдине ціле. Наприклад, організми, популяції, угруповання + енергія + речовина → система.

Для екологічних систем характерне підтримання стійкої рівноваги, тобто здатність саморегульованої системи повертатись у

вихідне положення принаймі після невеликого відхилення. В цьому відношенні найближчою до ідеалу екосистемою є біосфера.

Наступний, не менш важливий принцип – *принцип емерджентності*. Він полягає в тому, що при об'єднанні підмножин або компонентів у більші функціональні одиниці, у останніх виникають нові властивості, яких не було на попередньому рівні. Такі якісно нові, емерджентні властивості екологічного рівня або екологічної одиниці неможливо передбачити, виходячи із властивостей компонентів, що складають цей рівень або систему. Тобто властивості цілого не зводяться до суми властивостей складових.

Хоча дані отримані при вивченні системи якогось певного рівня, сприяють вивченню наступного, з їх допомогою ніколи не можна повністю пояснити всі явища, що відбуваються на цьому рівні; він повинен бути вивчений безпосередньо. Як приклад, можна розглянути властивості кисню і водню, що є газами. Сполука водню і кисню – вода є рідиною, що має зовсім інші властивості. Другий приклад – властивості білків не зводяться до властивостей амінокислот. Або, приклад з ботаніки – властивості лишайників не зводяться до властивостей грибів і водоростей, з яких вони складаються.

Крім емерджентних властивостей, будь-яка система на певному рівні має ще й сукупні властивості, тобто суму властивостей компонентів. Прикладом сукупних властивостей для біологічного угруповання може служити народжуваність – сума індивідуальних народжень за певний період, виражена у вигляді частки або у відсотках від загального числа особин в популяції.

Емерджентні властивості виникають в результаті взаємодії компонентів системи, а не внаслідок зміни природи цих компонентів. Компоненти інтегруються, утворюючи певні блоки. Саме ця інтеграція (ієрархія) обумовлює появу нових унікальних властивостей.

Деякі ознаки з підвищенням рівня організації стають складнішими і більш мінливими, інші – навпаки, простішими і менш мінливими. Наприклад, інтенсивність фотосинтезу лісового угруповання менш варіабельна, ніж інтенсивність фотосинтезу окремих дерев чи листків всередині цього ж угруповання. Більша стабільність інтенсивності фотосинтезу угруповання пояснюється тим, що, якщо в одній його частині інтенсивність фотосинтезу знижується, то в іншій можливе його компенсаторне посилення. Взагалі, статистична варіабельність значень цілого менша від суми варіабельності частин.

Якщо врахувати емерджентні властивості і посилення гомеостазу на кожному рівні, то стає зрозумілим, що для вивчення цілого не завжди обов'язково знати всі його компоненти до найдрібніших деталей. Взагалі, ідеальне вивчення будь-якого рівня системи включає вивчення трьохступеневої ієрархії – системи, підсистеми (сусідній нижній рівень) і надсистеми (наступний верхній рівень). Отже, кожний рівень біосистеми відзначається власними властивостями, які характерні тільки для нього, а крім того, сумою властивостей підсистем-компонентів.

Екологія – це синтетична наука, що вивчає явища цілісно. Особливо це стосується вивчення екосистем. Екосистеми мають ряд властивостей, що характерні виключно їм. Разом з тим, для розуміння всіх особливостей цього рівня організації живого, обов'язково вивчаються властивості таких підсистем, як організм, популяції і угруповання, а також надсистеми – біосфери.

При вивченні великих, складних екосистем, таких як озеро чи ліс, екологи використовують два підходи.

Перший підхід – *холістичний* (гр. *holos* – *цілий*) передбачає вимірювання поступлення і виходу енергії та різних речовин, оцінку сукупних та емерджентних властивостей цілого, а потім, в разі необхідності, – вивчення складових частин. Інший підхід –

мерологічний (гр. *meros* – частина). При його застосуванні спочатку вивчаються властивості основних частин, а потім ці дані екстраполюються на систему в цілому.

Холістичний підхід вперше був застосований в роботі Бірджа в 1915 році при вивченні теплового балансу озер. Бірдж сконцентрував увагу не на процесах, що відбуваються в озері, а на вимірюванні притоку енергії в озеро і відтоку енергії з нього. Таким чином, екосистема (в даному випадку озеро) розглядається як “чорний ящик”, тобто об’єкт, функція якого описується без вияснення “внутрішнього вмісту”.

Переважно ці два підходи доповнюють один одного, а переважання того чи іншого залежить від мети досліджень.

В останній час екологи все частіше користуються двома допоміжними підходами – експериментальними методами й методом моделювання. Експериментальний метод дозволяє зрозуміти структуру екосистеми шляхом порушення тим чи іншим способом з тим, щоб реакція системи на таке порушення перевірила висунуту гіпотезу. Такий метод ще називають ще “стресовою” або “пертурбаційною” екологією (лат. *pertubare* – порушувати). В останній час він застосовується дуже широко.

Метод моделювання дозволяє не тільки вивчати, але й прогнозувати процеси, що відбуваються в екосистемі. *Моделі* – це, коротко кажучи, спрощені версії реального світу або абстрактний опис будь-якого явища реального світу, який дає можливість прогнозувати, передбачати. Якщо ми хочемо отримати надійні кількісні прогнози, модель повинна бути статистичною і строго математичною (формалізованою). Наприклад, математичний вираз, який описує зміни чисельності популяції комах і дозволяє передбачити цю чисельність в будь-який момент часу, слід вважати моделлю, корисною з біологічної точки зору. А якщо ця популяція



комах-шкідників сільського господарства, то ця модель корисна ще й економічно. Спрощена модель, якщо вона вірно побудована, досить об'єктивно відображає процеси, що відбуваються в реальності.

Екосистема, як і будь-яка інша система, обов'язково вивчається на вході й на виході. У працюючій моделі екосистеми необхідні, як мінімум, чотири компоненти: 1) джерело енергії або будь-яка інша рушійна сила; 2) властивості, що називаються перемінними станів; 3) напрями потоків, що зв'язують властивості між собою і з діючими силами через потоки енергії й речовини; 4) взаємодії або функції взаємодій сил і властивостей, що посилюють або контролюють переміщення речовин і енергії або створюють емерджентні властивості. Відповідно, функціональну схему екосистеми можна зобразити у вигляді взаємодії трьох основних компонентів, а саме – угруповання, потоку енергії і кругообігу речовин. Джерелом енергії є Сонце. Потік енергії спрямований в один бік. Частина поступаючої сонячної енергії перетворюється угрупованням і переходить на якісно вищий ступінь, трансформуючись в органічну речовину, що є більш концентрованою формою енергії, ніж сонячне проміння, але більша частина енергії деградує, проходить через систему і покидає її у вигляді теплового розсіювання. Енергія може накопичуватись, звільнятись або експортуватись, але її не можна використати повторно.

На відміну від енергії, елементи живлення, в тому числі біогенні елементи, необхідні для життя (С, N, Р та ін.), вода, можуть використовуватись багаторазово. Автотрофи, вловлюючи енергію Сонця, перетворюють її в енергію хімічних зв'язків і утворюють органічні сполуки. Останні використовуються складною сіткою гетеротрофів, а вивільняють біогенні елементи і замикають кругообіг речовин деструктори.

Отже, всі екосистеми, в тому числі біосфера, є відкритими системами, вони повинні отримувати й віддавати енергію. По-друге, в екосистему обов'язково поступають речовини (органічні й неорганічні), які трансформуються і виносяться за її межі. Крім того, відбувається притік та еміграція організмів.

В термодинамічному відношенні екосистеми відносяться до відкритих систем, відносно стабільних в часі. Елементи, що поступають до екосистеми, це – сонячна енергія, мінеральні елементи ґрунту, атмосферні гази, вода. Елементи, що виходять з екосистеми, це – тепло, кисень, вуглекислий газ, аміак, перегній, біогенні речовини, які переносяться водою тощо.

Масштаби зміни середовища на вході і виході дуже сильно варіюють і залежать від багатьох перемінних, наприклад:

- розмірів системи (чим більша система, тим менше залежить від зовнішніх факторів);
- інтенсивності обміну (чим інтенсивніший обмін, тим більший притік і відтік);
- збалансованості авто- і гетеротрофних процесів (чим сильніше порушена рівновага, тим більшим повинен бути притік зовні для її відновлення);
- стадії та ступеню розвитку системи (чим розвиненіша система, тим вона збалансованіша).

### *ПРОДУКЦІЯ ТА РОЗКЛАДАННЯ ОРГАНІЧНИХ СПОЛУК В ЕКОСИСТЕМАХ*

*ПРОДУКЦІЯ ОРГАНІЧНИХ СПОЛУК.* Американський вчений Георг Кларк (1966) назвав сучасну екологію “фізіологією екологічного комплексу, в тому розумінні, що вона займається вивченням функціональних аспектів”. Якщо фізіологія займається вивченням процесів життєдіяльності на рівні організму, то екологія

систем – вивченням процесів життєдіяльності, спільних для різних організмів – від бактерій до вищих рослин та тварин – на рівні екосистеми чи інших надорганізмових рівнях. Значення виконуваних функцій, як на рівні організму, так і на рівні екосистеми полягає у підтриманні життя, а зводяться вони до обміну речовин та енергії, підтриманні динамічної рівноваги (гомеостазу) тощо. Взагалі, життя визначають як сукупність біохімічних реакцій, які супроводжуються інтенсивним обміном з навколишнім середовищем та побудовою специфічних біологічних структур, і спрямовані на підтримання гомеостазу (тобто низької ентропії) та високого ступеня впорядкованості.

Основний процес, необхідний для підтримання життя, - це утворення органічних сполук з неорганічних ( $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ ). Цей процес пов'язаний з фотосинтезом та хемосинтезом.

З хімічної точки зору, процес фотосинтезу – це запасання частини енергії сонячного світла у вигляді потенційної або зв'язаної енергії поживних речовин (їжі). Загальне рівняння окисно-відновної реакції фотосинтезу можна записати таким чином:



Для зелених рослин (водоростей та вищих рослин) А – це кисень; вода окислюється з вивільненням газоподібного  $\text{O}_2$ . При фотосинтезі бактерій  $\text{H}_2\text{A}$  (відновник) – не вода, а інша речовина, наприклад сірководень, як у зелених і пурпурових бактерій, або органічна сполука, як у бурих несіркових бактерій. Отже, при бактеріальному фотосинтезі кисень не виділяється. Фотосинтезуючі бактерії – переважно водні організми (прісноводні і морські), зустрічаються в анаеробних умовах, відіграють важливу роль в кругообігу сірки. Несіркові бактерії здійснюють відновлення  $\text{CO}_2$  з допомогою органічних відновників.

Особливістю бактеріального фотосинтезу є й те, що вони не накопичують багато вуглеводів, а синтезують переважно амінокислоти й білки. Фотосинтезуючі бактерії відіграють незначну роль в продукції водойм (3-5 %), проте їхня екологічна роль зростає в специфічних умовах – водоймах, збагачених сірководнем, забруднених стічних водах, водоймах з високим вмістом органічних забруднень.

Існування біосфери залежить від фотосинтезу, що супроводжується виділенням кисню. У водному середовищі такий фотосинтез здійснюють нижчі рослини (водорості), що відносяться до різних таксономічних та екологічних груп. В Світовому океані утворюється приблизно четверта частина загальної біологічної продукції планети. Головним чином, фотосинтезуючі водорості зосереджені в фітопланктоні – діатомові, пірофітові, синьо-зелені тощо. В бентосі переважають представники бурих, червоних, зелених водоростей.

На суші автотрофні організми зосереджені дуже нерівномірно. Найбільше фітомаси зосереджено в районах вічнозелених вологих тропічних лісів – більше 500 т /га; тайги та помірних широколистяних лісів – 300-400 т/га; степів, саван – 125-150 т/га.

Відома група бактерій, яка для синтезу органічних сполук використовує енергію не сонячного світла, а ту, що виникає в результаті хімічного окислення простих неорганічних сполук. Такі бактерії називаються *хемоавтотрофами* або *хемосинтезуючими бактеріями*, а процес – *хемосинтезом*. Основним середовищем існування таких бактерій є ґрунт, іноді – прісні й морські води. Існування хемосинтезуючих бактерій було відкрито російським мікробіологом С.Н. Виноградським в 1892 році на прикладі чистих культур нітрифікуючих бактерій (*Nitrobacter*), які росли виключно на

мінеральних субстратах, окислюючи амонійний азот і нітрати, і синтезуючи органічні речовини.

Класифікація хемоавтотрофів здійснюється відповідно до хімічної природи субстрату, що окислюється. Розрізняють нітрифікуючі бактерії, в результаті діяльності яких аміак окислюється до азотистої кислоти, а вона, відповідно, до азотної кислоти; водневі бактерії – аеробні мікроорганізми, що використовують як джерело енергії реакцію окислення молекулярного водню киснем, а в якості джерела вуглецю –  $\text{CO}_2$ ; сіркобактерії, що окислюють сірководень до сірки, а сірку до сірчаної кислоти; залізобактерії (окислюють двовалентне залізо до тривалентного).

*РОЗКЛАДАННЯ ОРГАНІЧНИХ СПОЛУК (КАТАБОЛІЗМ).* В природі гетеротрофний процес розкладання органіки приблизно зрівноважує автотрофний метаболізм. Розкладання – це будь-яке біологічне окислення, що дає енергію. Існують такі типи розкладання органічних сполук.

- *Аеробне дихання*, яке є найпоширенішим типом розкладання органічних сполук на Землі. Окислювачем органічних сполук є молекулярний кисень, кінцеві продукти – вуглекислий газ і вода.

- *Анаеробне дихання*. Окислювачем виступає не кисень, а інші органічні чи неорганічні сполуки. Характерне метановим бактеріям, десульфобактеріям тощо.

- *Бродіння* – неповне окислення. Окислювачем служить органічна сполука, що сама окислюється. Кінцевими продуктами бродіння є проміжні органічні сполуки – молочна кислота, етиловий спирт, масляна кислота). Бродіння властиве дріжджам, молочнокислим бактеріям та іншим організмам.

Анаеробні живі організми є первинними формами життя. Найдавніші анаероби були прокаріотами, пізніше виникли й еукаріоти. В сучасних умовах анаероби й аероби тісно

взаємопов'язані і функціонально доповнюють один одного. Хоча анаеробні сапротрофи є малопомітною частиною біоценозу, тим не менше вони дуже важливі для екосистеми, тому що лише вони здатні до життєдіяльності в глибоких безкисневих шарах ґрунту і в підводних відкладах. Ці мікроорганізми “рятують” енергію і речовини, які після анаеробного окислення дифундують у верхні шари, стаючи доступними для використання аеробами.

Дуже важливим процесом для функціонування як екосистем, так і біосфери в цілому, є розкладання відмерлих організмів, що здійснюють сапротрофи – гетеротрофні мікроорганізми – бактерії й гриби. В результаті розкладання вони отримують поживні речовини й енергію для власної життєдіяльності. Одночасно вивільняються біогенні елементи, що були зв'язані в мертвих залишках, і стають доступними для повторного споживання рослинами. Бактерії й гриби мають ферменти, необхідні для проходження цих специфічних хімічних реакцій. Ферменти виділяються назовні в мертво органіку. Після реакції ферментативного розщеплення деякі речовини поступають в клітини, інші залишаються в середовищі, а ще інші – виділяються клітинами в середовище. Повне розкладання відмерлих залишків може здійснитись лише комплексом видів, що діють послідовно і строго специфічно. Швидко розкладаються жири, цукри, білки, а целюлоза, лігнін, хітин, шерсть, кістки руйнуються значно повільніше. Наприклад, при розкладанні трави близько 25 % сухої маси залишків розкладається за 2 місяці, а за наступні 10 місяців розкладається ще 40 %. Швидкість розкладання відмерлих рослинних решток залежить від температури та вологості. Найшвидше розкладання відбувається в тропічних вологих лісах. В сухому кліматі (степи) деструктори не встигають розкласти органічні залишки, тому для нормального функціонування степової екосистеми корисними є сезонні пожежі.

Органічна речовина, що включена в процес розкладання, називається *детритом*. Термін “детрит” (продукт розпаду) запозичено з геології, де ним називають продукти руйнування гірських порід. Продукти розпаду складаються з двох різних за фізичним станом речовин – завислі органічні речовини і розчинені органічні речовини, що вимиваються з відмерлих тканин.

Процес розкладання відмерлої органіки відбувається у три стадії.

1. Подрібнення детриту в результаті фізичних та біологічних впливів, що супроводжується вивільненням розчинених органічних сполук. До фізичних факторів розкладання відносять коливання температури, воду тощо. Біологічні фактори розкладання, це, в першу чергу, - фаготрофи (споживачі відмерлої органіки). До них відносять дрібних та мікроскопічних тварин (найпростіші, ґрунтові кліщі, нематоди, молюски, твердокрилі тощо), що відіграють значну роль в процесах розкладання. Вони не здатні розщеплювати лігніноцелюлозний комплекс рослинних решток і живляться переважно мікрофлорою, що живе на цьому матеріалі. Проте фаготрофи прискорюють розкладання рослинного опаду, подрібнюючи детрит і збільшуючи площу поверхні, доступну для мікроорганізмів, виділяючи сполуки, що стимулюють ріст популяцій та метаболічну активність мікроорганізмів.

2. Порівняно швидке утворення гумусу і вивільнення сапротрофами додаткової кількості розчинених органічних сполук.

3. Більш повільна мінералізація гумусу (розкладання гумусу до мінеральних сполук).

Найстійкішим продуктом розкладання є гумус – обов’язковий компонент всіх екосистем. Гумус має вигляд темної, часто жовтувато-бурої, аморфної або колоїдної речовини з досить непевним хімічним складом. Фізичні властивості і хімічна будова гумусових речовин мало відрізняються в різних географічних чи екологічних

умовах. З хімічної точки зору гумусові речовини – це продукти конденсації ароматичних сполук (фенолів) з продуктами розпаду білків та полісахаридів. Гумусові речовини відіграють важливу роль в утворенні родючості ґрунтів. Вони надають ґрунту оптимальної структури. Крім того, органічні сполуки утворюють комплекси з мінеральними речовинами, що полегшує засвоєння останніх рослинами. Деякі гумусові речовини зв'язують важкі метали і токсичні сполуки, в результаті чого останні втрачають свої токсичні властивості. Комплекси гумусових речовин з неорганічними речовинами називаються *хелатними* (гр. *chele* – клешня), а сам процес – *хелатування*.

Повільні темпи розкладання гумусу – один з факторів, що обумовлює запізнення розкладання в порівнянні з накопиченням біомаси і кисню в атмосфері.

Отже, розкладання органічних сполук – довгий і складний процес, який контролює кілька важливих функцій екосистем.

- В кругообіг повертаються елементи живлення, що зв'язані в відмерлій органіці, а також енергія.

- Утворюються хелатні комплекси з елементами живлення та знешкоджуються токсичні сполуки.

- Продукується їжа для послідовного ряду організмів в детритних ланцюгах живлення.

- Виробляються алопатичні сполуки, що мають регулюючий вплив на екосистему.

- Видозмінюються інертні речовини земної поверхні з утворенням такого унікального комплексу, як ґрунт.

- Підтримується склад атмосфери, що сприяє життю аеробних організмів.

*ЗАГАЛЬНИЙ БАЛАНС ПРОЦЕСІВ ПРОДУКЦІЇ ТА РОЗКЛАДАННЯ.* Отже, функції екосистеми можна звести до процесів



продукції, споживання й розкладання органічних речовин. Для екосистем і біосфери в цілому надзвичайно важливе значення має відставання процесу повної гетеротрофної утилізації і розкладання продуктів автотрофного метаболізму від процесу їх створення. Саме це відставання обумовило накопичення біомаси в біосфері, органічного палива в надрах Землі і кисню в атмосфері.

В первинній атмосфері Землі вміст вуглекислого газу становив 98 % (тепер 0,03), кисень практично був відсутній (тепер приблизно 21%). Таким чином, в певний період геологічного розвитку Землі фотосинтез (продукція), що супроводжувався виділенням кисню, переважав над окисненням, що супроводжувалось виділенням  $\text{CO}_2$ . Такий процес тривав від початку кембрію (1 млрд. – 600 млн. років тому назад), коли невелика частина органіки не витрачалась на дихання і не розкладалась в анаеробних умовах частково або повністю. Приблизно 300 млрд. років тому назад спостерігався особливий надлишок органічної продукції, що призвело до утворення запасів паливних корисних копалин.

В сучасних умовах на Землі щорічно синтезуючими рослинами створюється приблизно 200 млрд. т органічних речовин, що супроводжується виділенням кисню. Одночасно, за рік приблизно така ж кількість органіки окислюється, перетворюючись в  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$  в результаті дихання організмів. Такий баланс між продукцією та окисненням призвів до флуктуаційного стаціонарного співвідношення кисню і вуглекислого газу в атмосфері, що триває останні 60 млн. років. Флуктуації вмісту  $\text{CO}_2$  в повітрі призводили, як вважають, до періодів потепління й похолодання клімату, наступу льодовиків тощо.

Проте, в останній час діяльність людини, яка прискорює процеси розкладання органіки, призводить до зміни цього балансу в бік збільшення вмісту вуглекислого газу, що створює загрозу зміни клімату. Причинами цього є спалювання органічних сполук,

накопичених в органічному паливі; ведення інтенсивного сільського господарства, що прискорює розкладання гумусу; зведення лісів в цілому світі і спалювання деревини з метою отримання енергії, особливо в країнах, що розвиваються. В результаті господарської діяльності в повітря викидається вуглекислий газ, що був зафіксований дотепер у вугіллі, нафті та газі, деревині, гумусі.

### *ПРОДУКТИВНІСТЬ ЕКОСИСТЕМ. ЕНЕРГІЯ В ЕКОСИСТЕМАХ.*

Існування життя на Землі повністю залежить від безперервного надходження енергії. Енергію визначають як здатність виконувати роботу. Загальні властивості енергії описуються законами термодинаміки. Перший закон термодинаміки називається Законом збереження енергії – енергія не зникає і не з'являється з нічого, а може переходити з однієї форми в іншу.

Другий закон термодинаміки – Закон ентропії говорить, що процеси, пов'язані з перетворенням енергії, можуть протікати самовільно тільки при умові, що енергія переходить з концентрованої форми в розсіяну, тобто деградує.

Найважливіша термодинамічна характеристика організмів, екосистем та біосфери в цілому – це здатність створювати й підтримувати високий ступінь внутрішньої впорядкованості, тобто стан низької ентропії. Це досягається постійним та ефективним розсіюванням енергії, що легко використовується (наприклад, енергії світла чи органічних сполук) і перетворенням її в енергію, що використовується важко (наприклад, в теплову). Впорядкованість екосистеми, тобто складна структура біомаси підтримується за рахунок дихання всього угруповання, яке постійно звільняється від неупорядкованості. Отже, одна з найголовніших ознак живого – це

підтримання високої впорядкованості, низької ентропії, відсутність термодинамічної рівноваги з оточуючим середовищем.

Живі організми витрачають енергію, яку отримують, на такі потреби:

- на підтримання життя, тобто *витрати основного обміну*. Ці витрати носять одночасно енергетичний і формоутворюючий характер, тому що тканини тіла організму поновлюються протягом всього життя.

- На переміщення в просторі, тобто *витрати активності*. Разом з витратами на підтримання життя вони складають *витрати на самозбереження*.

- На забезпечення росту шляхом синтезу нової протоплазми – *ростові витрати*;

- На формування елементів, необхідних для розмноження – *витрати репродукції*;

- На утворення запасів поживних речовин, у тварин жирових, у рослин – вуглеводневих.

Завдання екології полягає у вивченні зв'язку між енергією світла і екосистемою та способів перетворення енергії всередині екосистеми.

Вся різноманітність проявів життя супроводжується перетворенням енергії, проте енергія при цьому не створюється і не знищується.

Якщо світло поглинається будь-яким предметом, предмет нагрівається, тобто *світлова енергія* перетворилась в *теплову* (енергію коливальних і поступальних рухів молекул, з яких складається предмет). При синтезі складних сполук з простих енергія перетворюється в *потенційну*, тобто таку, що пізніше знову може бути використана.

Більша частина енергії променів Сонця перетворюється в тепло і з часом покидає біосферу. Проте теплова енергія не зникає безслідно для біосфери. Нерівномірність поглинання сонячних променів сушею й водою призводить до виникнення теплих і холодних областей. Це служить причиною утворення повітряних потоків. Внаслідок нагрівання відбувається випаровування води і формування хмар, які переносяться з повітряними потоками в континентальні області і є причиною дощів та інших опадів. Таким чином, теплова енергія в біосфері пом'якшує різкі температурні коливання та клімат континентальних областей.

Рослинами засвоюється приблизно 0,1% світлової енергії, яка перетворюється в потенційну енергію хімічних зв'язків органічних сполук, що утворюються при фотосинтезі. Ці органічні сполуки, що утворились під впливом сонячної енергії, є основою функціонування рослинних організмів, а також основою розвитку різноманітних форм життя на Землі – тварин, грибів, мікрорганізмів. Кількість живої речовини організмів (популяцій, видів, біоценозів), виражена в одиницях маси або енергії, що припадає на одиницю площі або об'єму, називається *біомасою*. Її виражають в одиницях сухої речовини (для порівнюваності) в розрахунку на одиницю площі, наприклад в кг/м<sup>2</sup> або в ц/га.

Середня біомаса вологих тропічних лісів становить приблизно 45 кг/м<sup>2</sup>; помірних листопадних лісів – 30 кг/м<sup>2</sup>, хвойних лісів – 20 кг/м<sup>2</sup>, боліт - 15 кг/м<sup>2</sup>, пустель, напівпустель – 0,7 кг/м<sup>2</sup>, культивованих земель – приблизно 1 кг/м<sup>2</sup> ; озер, річок – 0,02 кг/м<sup>2</sup> , відкритого океану – 0,003 кг/м<sup>2</sup> . Середня біомаса Земної поверхні становить 3,6 кг/м<sup>2</sup> .

Світова величина загальної біомаси Землі становить 1841 млрд. т, з них на материкові екосистеми припадає 1837 млрд.т, а на морські – 3,9 млрд.т (відповідно 99,8% та 0,2%). Найбільше біомаси

зосереджено в тропічних вологих лісах – 765 млрд.т (41,5%), в помірних листопадних лісах – 210 млрд.т, і в тайзі – 240 млрд.т.

Потік енергії, що проходить через різні трофічні рівні ланцюга живлення екосистеми, можна представити таким чином. Використання світлової енергії та утворення органічних сполук на рівні автотрофів називається *первинною продукцією*, а використання енергії та органічних сполук їжі на рівні консументів – *вторинною продукцією*.

*Первинна продукція* – це загальна біомаса підземних та надземних органів, а також біогенних летких речовин, що вироблені автотрофною рослинністю на одиниці площі за одиницю часу. Вона переважно виражається в г/м<sup>2</sup> за рік. Тобто, іншими словами, *первинною продуктивністю* називають швидкість, з якою променева енергія засвоюється продуцентами в процесі фотосинтезу, накопичуючись у формі органічних речовин.

1. Первинні продуценти використовують енергію сонячної радіації. Тільки невелика частка сонячних променів (СЕ), що падають на рослину, поглинається хлорофілом. Інша частина (НЕ) не використовується. Поглинута променева енергія (ПЕ) частково розсіюється, перетворюючись в тепло, а інша частина йде на синтез органічних сполук. Цю частину називають *загальним фотосинтезом* або *первинною валовою продуктивністю* (ВП1).

*Первинна валова продуктивність* – це загальна швидкість утворення поживних речовин у процесі фотосинтезу, включаючи ті органічні сполуки, які за час спостереження були використані рослинами для підтримання власної життєдіяльності, тобто витрачені на *дихання* (Д1).

Якщо від первинної валової продукції відняти ту кількість речовини, що була використана рослинами на підтримання власної

життєдіяльності, або на дихання, за час спостережень, то отримаємо *чисту первинну продукцію, або видимий фотосинтез* (ЧП<sub>1</sub>).

Чиста первинна продуктивність (видимий фотосинтез) – це швидкість накопичення органічних речовин в рослинних тканинах, за винятком тієї речовини, що була використана рослинними організмами за час спостережень на дихання.

Таким чином, потік енергії, що перетинає трофічний рівень автотрофів, дорівнює всій енергії, що асимільована цим рівнем, тобто сумі чистої первинної продуктивності і речовин, спожитих рослинами для підтримання власної життєдіяльності:

$$ВП_1 = ЧП_1 + Д_1.$$

2. Частина чистої первинної продукції (ЧП<sub>1</sub>) служить поживою для трав'яїдних тварин (консументів першого порядку), які поглинають з їжею певну кількість зв'язаної енергії (Е<sub>1</sub>). Інша частина чистої первинної продукції (НЕ<sub>1</sub>) консументами не використовується і, перш ніж стати детритом, входить в біомасу живих рослин. Швидкість накопичення автотрофами органічних речовин, що не спожиті гетеротрофами за період спостережень, називається *чистою продуктивністю угруповання*.

Консументи не здатні створювати поживні речовини з неорганічних, вони тільки використовують органічні сполуки, створені рослинами. Частину цих органічних сполук тварини витрачають на дихання з метою отримання енергії для підтримання процесів життєдіяльності, а решту – на побудову власних тканин. Крім того, частина органічних сполук, спожитих тваринами, викидається у вигляді виділень та екскрементів.

Таким чином, на рівні консументів розрізняють *вторинну валову та вторинну чисту продуктивність*. *Вторинна валова продуктивність* або *реально асимільована енергія* представлена

органічними сполуками у вигляді тканин тіла і тих, що витрачаються на дихання.

$$ВП_2 = ЧП_2 + Д_2.$$

Потік енергії, що перетинає трофічний рівень травоядних тварин (консументів першого порядку), складається з реально асимільованої величини енергії і тієї її частини, що викидається у вигляді виділень та екскрементів.

Аналогічно можна представити потік енергії, що перетинає трофічний рівень хижаків (консументів другого порядку).

$$ВП_3 = ЧП_3 + Д_3.$$

З кожним трофічним рівнем потік енергії зменшується, тому що при перетворенні однієї форми енергії в іншу частина енергії втрачається, розсіюючись у вигляді тепла. Вторинна продукція на кожному наступному трофічному рівні складає приблизно 10% від попереднього.

Відношення асиміляції на даному трофічному рівні ( $n$ ) до асиміляції на попередньому трофічному рівні ( $n-1$ ) називається *екологічною ефективністю екосистеми*.

$$ЕЕ = ВП_2/ВП_1 \times 100\%, \text{ або } ЕЕ = ВП_3/ВП_2 \times 100\%.$$

На рівні продуцентів відношення чистої первинної продукції до отриманої сонячної енергії називається *ефективністю фотосинтезу*:

$$ЕФ = ЧП_1/СЕ \times 100\%.$$

Рослини використовують для фотосинтезу і перетворення в хімічну енергію тільки 1-5% отриманої сонячної енергії. При диханні рослин витрачається 80-90% синтезованих вуглеводів, тому ефективність фотосинтезу в різних екосистемах складає 0,1-0,5%. В середньому для біосфери приймають величину  $ЕФ=0,1\%$ .

Травоядні для утворення біомаси свого тіла використовують в середньому всього 1% енергії, що міститься у спожитих рослинах. На вищих трофічних рівнях продуктивність досягає 10%. Найліпшим

перетворювачем енергії серед консументів є свиня: 20% спожитої органіки у неї перетворюється в м'ясо та жир.

Через низький рівень засвоєння органічних сполук та втрати енергії, в більшості екосистем консументів другого та третього порядків дуже мало. Адже, якщо енергію, що падає на поверхню Землі прийняти за 100%, то при фотосинтезі запасається приблизно 0,1%, в якості їжі первинними консументами використовується 0,001%, а вторинними консументами – 0,0001% цієї енергії.

Кількість енергії, доступної рослинам, залежить від географічної широти. Первинна продукція перш за все залежить від інтенсивності освітлення та вологості. В цілому продуктивність екосистем збільшується в напрямку від полюсів Землі до екватора. Разом з тим, в кожному фізико-географічному поясі (полярному, бореальному, суббореальному, субтропічному, тропічному) є певні типи природних кліматичних умов: гумідні – з надлишком атмосферних опадів; семіаридні (напіваридні) – з обмеженою кількістю опадів; аридні – із значним дефіцитом опадів. Екологами відмічено, що, незалежно від вищевказаних факторів, приріст рослинної продукції в різних екосистемах за рік в середньому складає приблизно 10% від запасів загальної фітомаси.

Щодо первинної продуктивності, на Земній поверхні виділяють чотири групи районів.

1. Відкриті моря і пустелі з низькою продуктивністю (приблизно 0,1 г/м<sup>2</sup> за добу, іноді до 0,5г).

2. Трав'янисті напіваридні формації, сільськогосподарські угіддя, що використовуються тимчасово, глибокі озера, високогірні ліси і морські літоралі з середньою продуктивністю 1 г/м<sup>2</sup> за добу (від 0,5 до 3 г/м<sup>2</sup> за добу).

3. Вологі тропічні ліси, неглибокі озера і сільськогосподарські угіддя, що постійно використовуються з



інтенсивними технологіями з середньою продуктивністю від 3 до 10 г/м<sup>2</sup> за добу.

4. Коралові рифи, естуарії з продуктивністю від 10 до 20 г/м<sup>2</sup> за добу.

При сприятливих умовах середовища між наземними і водними екосистемами немає помітної різниці щодо продуктивності. Проте важливу роль відіграє структура екосистеми. Наприклад, ліс – значно продуктивніший ніж лучна екосистема чи пшеничне поле через наявність ярусності. Кожен лісовий ярус поглинає певну частину сонячної енергії.

Фактори, що лімітують, тобто обмежують продуктивність екосистеми, це – наявність води і поживних речовин, інтенсивність світлової енергії, а також здатність екосистеми використовувати наявні біогенні речовини. Так, в пустелях обмежуючим фактором є відсутність води, в глибоководних зонах Світового океану – недостатність освітленості і поживних речовин. Тому ці два типи районів вважають біологічними пустелями з дуже низькою продуктивністю.

На Земній кулі спостерігається цікава закономірність. В арктичних районах дуже низька продуктивність наземних екосистем і висока продуктивність арктичних та антарктичних морів. В тропіках, навпаки, тропічні ліси високопродуктивні, а океани – дуже бідні (за винятком коралових рифів, мангрових заростей, естуаріїв). Проте і в тропіках значна частина суші зайнята пустелями.

Між морськими і наземними екосистемами існує також відмінність у функціональній структурі біоценозів. В наземних екосистемах біомаса тварин-споживачів значно менша ніж фітомаса автотрофів. В морських екосистемах, навпаки, біомаса тварин-споживачів більша ніж рослин. Це пояснюється тим, що швидкість репродукції автотрофної ланки у водному середовищі дуже висока,

завдяки чому забезпечується постійний притік фітомаси продуцентів в ланцюги живлення.

Більша частина Земної кулі вкрита океанами і пустелями з низькою продуктивністю, а висока первинна продуктивність спостерігається лише на невеликих площах. Причому, в районах, де спостерігається найбільший приріст людського населення (Середземномор'я, Азія, екваторіальні широти), первинна продуктивність низька. Це викликає не тільки крайню бідність широких верств населення багатьох країн, в тому числі й масове голодування, але й виснаження природних ресурсів цих екосистем.

### *КРУГООБІГ РЕЧОВИН*

Вивчення кругообігу речовин дозволяє найповніше побачити живу й неживу матерію у їх взаємозв'язку та взаємовпливах. *Кругообіг речовин* – це багаторазова участь речовин в процесах, що протікають в атмосфері, гідросфері, літосфері, а також в біосфері. Повний кругообіг здійснюють не речовини, а переважно хімічні елементи. Вони циркулюють в біосфері характерними шляхами із зовнішнього середовища в організми і знову в середовище. Ці більш-менш замкнені шляхи називаються *біогеохімічними циклами*. Рух необхідних для життя елементів і неорганічних сполук називають *кругообігом елементів живлення* або *біогенних елементів*. В кожному кругообігу розрізняють дві частини, які називають *фондами*:

1. *Рухливий або обмінний фонд* – менший але активніший. Для нього характерний швидкий обмін між організмами і їх безпосереднім оточенням.

2. *Резервний фонд* – більша маса речовин, які рухаються повільно. Це переважно небіологічні компоненти.

Наприклад, в кругообігу азоту обмінним фондом є азот живих організмів, відмерлих залишків, ґрунту, резервним фондом є

молекулярний азот атмосфери, який дуже повільно і в незначній мірі включається в біогенний кругообіг.

Для того, щоб біосфера продовжувала існувати, щоб на Землі продовжувався розвиток життя, постійно повинні проходити безперервні хімічні перетворення її живої речовини. Тобто після використання речовин одними організмами вони повинні переходити в форму, що буде легко засвоюватись іншими організмами. Така циклічна міграція речовин і хімічних елементів може здійснюватись тільки при певних витратах енергії, джерелом якої є Сонце.

Якщо не враховувати космічну речовину, яка поступає в біосферу у вигляді метеоритів і космічного пилу (а їх маса в порівнянні з речовиною біосфери мізерна), то можна стверджувати, що кількість речовини, яка перебуває в біосферних процесах, залишається постійною протягом цілих геологічних періодів. В результаті геологічних змін поверхні Землі частина речовини біосфери може надовго виключатись з кругообігу. Такі біогенні відклади, як вапняки, кам'яне вугілля, нафта на багато тисячоліть консервуються в товщі земної кори, але їх повторне надходження в біосферний кругообіг не виключене.

*КРУГООБІГ ВОДИ І ЇЇ БАЛАНС НА ПЛАНЕТІ.* На Землі відбувається постійне перенесення води з одного місця в інше, головним чином між океаном та сушею. При цьому відбувається зміна агрегатного стану води (рідкого, твердого й газоподібного), що дозволяє підтримувати рівновагу між сумарним випаровуванням і випаданням опадів на планеті. Вода разом з речовинами, що розчинені в ній, випаровується, переноситься повітряними течіями на десятки, сотні й тисячі кілометрів. Випадаючи у вигляді опадів, вона сприяє руйнуванню гірських порід, робить їх доступними для рослин та мікроорганізмів, розмиває верхній ґрунтовий шар і відходить разом з розчиненими органічними речовинами в моря та океани.

Підраховано, що з поверхні Землі тільки за одну хвилину випаровується приблизно 1 млрд.т води і стільки ж випадає з опадами. Протягом року з атмосфери на поверхню Землі випадає приблизно 500 тис. км<sup>3</sup> води і така ж кількість випаровується. При цьому з поверхні суші випаровується води менше, ніж випадає, а з поверхні Світового океану навпаки. В атмосферу поступає 86 % вологи за рахунок випаровування з поверхні океанів і 14 % - з поверхні суші.

В межах біосфери вода циркулює між її біогенним та абіогенним компонентом. Протягом року річною продукцією фотосинтезуючих організмів захоплюється приблизно 840 млрд.т води. В помірних широтах рослини затримують до 25 % всієї води, що випадає у вигляді опадів. Інша частина води проникає в ґрунт або стікає по його поверхні. Більша частина води, що поглинається рослинами, також шляхом транспірації повертається в атмосферу. Таким чином, в рослинах затримується і йде на утворення живої речовини приблизно 1 % атмосферної вологи. Значна частина води, використаної на утворення органічних сполук, повертається в атмосферу в процесі дихання рослин, а частина – на деякий час консервується у складі довговічних тканин рослини. У складі органічних сполук вода переходить також на рівень консументів I, II тощо порядків, де вона частково вивільняється в процесі дихання, а частково йде на побудову тканин.

*ХІМІЧНІ ЕЛЕМЕНТИ В БІОСФЕРІ.* До складу живих організмів входить приблизно 40 хімічних елементів, а включаючи ультрамікроелементи – 70. В залежності від вмісту хімічних елементів в живих тканинах організмів, їх поділяють на групи.

1. Органогенні елементи –кисень, водень, вуглець, азот.
2. Макроелементи – калій, натрій, хлор, кальцій, залізо, сірка, фосфор, магній

3. Мікроелементи – марганець, бор, кобальт, мідь, йод, цинк, бром, алюміній, молібден.
4. Ультрамікроелементи – уран, радій, золото, ртуть, селен, берилій, цезій.

Роль кожного елементу в живих організмах строго специфічна і його не можна замінити в біохімічних процесах нічим. Найпоширеніші хімічні елементи мають малу атомну масу і переважно парні порядкові номери.

Живі організми характеризуються здатністю вибірково накопичувати (акумуляувати) хімічні елементи. Ця здатність виражається *коефіцієнтом накопичення хімічних елементів*. Це – відношення концентрації хімічного елемента в 1 г сухої речовини організму до концентрації цього елемента в 1 см<sup>3</sup> води чи ґрунту. Деякі водні мікроорганізми настільки здатні витягувати з води хімічні елементи та їх акумуляувати, що їх використовують для промислового видобування цих елементів (кремнію, алюмінію, заліза, кальцію, магнію, марганцю, сірки тощо). Для інших елементів характерний негативний коефіцієнт накопичення, оскільки концентрація хімічних елементів в організмах менша ніж в навколишньому середовищі. Для рослин характерний негативний коефіцієнт накопичення цинку, бору, йоду, калію, сірки, міді, молібдену та ін. Для тварин – кальцію, натрію, марганцю, калію, бору, заліза, фтору, міді, свинцю тощо.

Виявлено, що в складі тваринних організмів більш високий вміст, в порівнянні з рослинами, натрію, кальцію, фосфору, азоту, сірки, хлору, цинку і значно менший вміст кисню, кремнію, алюмінію, марганцю, бору, свинцю тощо. Отже, геохімічна роль рослин і тварин носить специфічний характер.

Наземними рослинами включено в життєві цикли не менше 340 млрд т хімічних елементів. Більшість їх бере активну участь в метаболічних процесах, а частина знаходиться у зв'язаному стані.

Мінеральні сполуки з регулярною повторюваністю вводяться в життєві процеси і повертаються в навколишнє середовище назад з опадаючими листками та іншими відмираючими органами. При цьому, чим більша зольність рослин (вміст мінеральних речовин) і величина їх біомаси, тим вищий річний обіг елементів мінерального живлення. Вміст мінеральних речовин в рослинній біомасі зростає від полярних широт до тропічних і від вологих – до засушливих умов.

В рослинності Світового океану міститься всього 0,001 % мінеральних речовин від кількості, що містять надземні рослини. Головним джерелом мінеральних сполук для рослин Світового океану є глибинні відклади, які утворюються в результаті розкладання відмерлих організмів. Проте, через великі глибини вони переважно недоступні для фітопланктону. Тільки при наявності висхідних течій ці сполуки можуть піднятися до рівня водоростей. Саме тому відкриті глибоководні області океанів мають дуже низьку продуктивність. Багатими на біогенні речовини є райони Арктики та Антарктики, проте там обмежуючими факторами є світлові та температурні умови.

*БІОГЕОХІМІЧНІ КРУГООБІГИ ОСНОВНИХ ХІМІЧНИХ ЕЛЕМЕНТІВ.* З появою живої матерії на Землі почалась безперервна циркуляція в біосфері хімічних елементів, їх перехід з середовища в організм і знову в середовище. Така циркуляція хімічних елементів називається біогеохімічними кругообігами елементів. Їх можна поділити на два типи. 1. Кругообіги газоподібних речовин з резервним фондом в атмосфері або гідросфері; 2. Цикли елементів у відкладах з резервним фондом в земній корі. Завдяки наявності в атмосфері великого резервного фонду, кругообіги деяких газоподібних речовин здатні до досить швидкої саморегуляції при різних місцевих порушеннях рівноваги. Наприклад, надлишок вуглекислого газу, що накопичився в певному місці в зв'язку з горінням органічних речовин чи швидким їх окисленням, швидко розсіюється повітряними течіями.

Крім того, він інтенсивніше поглинається рослинами або перетворюється в карбонати.

Основними біогеохімічними циклами є кругообіги вуглецю (в складі вуглекислого газу), азоту, кисню, фосфору, сірки тощо.

*КРУГООБІГ ВУГЛЕЦЮ.* Єдиним джерелом вуглецю, що використовується автотрофними рослинами для синтезу органічної речовини, служить вуглекислий газ атмосферного повітря або розчинений у воді. Вуглець гірських порід (карбонати) рослинами не використовується. В процесі фотосинтезу вуглекислий газ перетворюється в органічні сполуки, які служать їжею для тварин і мікроорганізмів. Отже, джерелом вуглецю для гетеротрофів є органічні сполуки. Дихання, бродіння та спалювання органічного палива повертають вуглекислий газ в атмосферу. Частина вуглецю консервується в складі довговічних живих організмів та в гумусі, захоронюється у відкладах літосфери, вступає в реакцію з гірськими породами.

Підраховано, що протягом року на суші фотосинтезом захоплюється приблизно 60 млрд.т вуглецю. В результаті дихання і бродіння в атмосферу повертається 48 млрд.т вуглецю, від спалювання органічного палива – 4 млрд.т. Консервується у складі біоценозів приблизно 10 млрд.т і у відкладах літосфери – близько 1 млрд.т вуглецю.

У воді кругообіг вуглецю складніший, оскільки у верхні шари води вуглекислий газ поступає і з атмосфери і з глибших шарів водойм. В цілому, показники кругообігу вуглецю в Світовому океані вдвічі нижчі, ніж на суші.

Сумарна кількість вуглекислого газу в атмосфері складає  $2,3 \times 10^{12}$  т, в Світовому океані –  $1,3 \times 10^{14}$  т; в літосфері у зв'язаному стані перебуває  $2 \times 10^{17}$  т вуглецю. В живій речовині біосфери зв'язано

$1,5 \times 10^{12}$  т  $\text{CO}_2$ . Вуглекислий газ атмосфери й гідросфери проходить повний кругообіг приблизно за 400 років.

*КРУГООБІГ АЗОТУ.* Джерелом азоту для рослин служить азот атмосфери і азот, що міститься у ґрунті. Вільний азот атмосфери можуть засвоювати тільки мікрорганізми – азотофіксуючі бактерії та деякі синьо-зелені водорості (Cyanophyta). Серед вільноживучих азотофіксуючих бактерій є аероби – рід *Azotobacter* та анаероби – представники роду *Clostridium*. До симбіотичних бактерій належать бульбочкові бактерії роду *Rhizobium*. З числа синьо-зелених водоростей фіксувати азот можуть представники родів *Anabaena* й *Nostoc*. Інші організми впливають на кругообіг азоту лише після його асиміляції в складі своїх клітин. Основним шляхом надходження азоту до рослин є розклад органічних сполук відмерлих рослинних і тваринних організмів у ґрунті, який відбувається в кілька послідовних стадій за участю певних видів мікрорганізмів. Мінералізація органічних решток супроводжується виділенням енергії, що використовується мікроорганізмами. Під впливом амоніфікуючих бактерій амінокислоти та органічні рештки окислюються з утворенням аміаку та солей амонію. Наступна стадія кругообігу азоту – нітрифікація. Під впливом нітритних бактерій, наприклад представників роду *Nitrosomonas*, аміак окислюється до нітритів, а за участю нітратних бактерій (*Nitrobacter*) нітрити окислюються до нітратів. Нітрифікація потребує доступу повітря. Нітрати засвоюються рослинами з ґрунтовим розчином і приймають участь в синтезі органічних сполук. Органічні сполуки є джерелом азоту для гетеротрофів. Деяка частина молекулярного азоту фіксується в результаті електричних розрядів при грозах і фотохімічних процесів. В кругообіг азоту включається також вулканогенний і техногенний азот ( $\text{NH}_3$ ,  $\text{NO}_2$ ).



Загальна кількість азоту в атмосфері –  $3,8 \times 10^{15}$ т, в океані –  $2,0 \times 10^{13}$ т. Азотофіксуючі організми за рік вловлюють приблизно  $4,4 \times 10^9$ т, у водному середовищі –  $1,0 \times 10^9$ т.

Маса азоту, зв'язаного в біомасі живих організмів суші складає 14 млрд.т. За рік рослинність суші поглинає 2,5 млрд.т азоту. У біомасі Світового океану цей показник значно нижчий, але обіг азоту у водних екосистемах швидший завдяки багаторазовому відтворенню фітопланктону.

В екосистемах паралельно до нітрифікації відбувається зворотній процес – денітрифікація, що полягає у відновленні денітрифікуючими мікроорганізмами (бактеріями, грибами та водоростями) нітратів до вільного азоту. Цей процес може призвести до втрат сполук азоту в ґрунті, потрібних рослинам. Оскільки протягом останніх геологічних періодів вміст азоту в атмосфері не змінювався, то можна припустити, що поступлення азоту в біосферу з повітряного резервуару і його повернення в атмосферу (фіксація та денітрифікація азоту) в цілому знаходяться в рівновазі.

*КРУГООБІГ КИСНЮ.* Кисень атмосферного повітря та водного середовища використовується для дихання всіма аеробними організмами, на реакції окислення органічних залишків і неорганічних сполук, а також на інші хімічні перетворення, що призводять до утворення окислених сполук. Джерелом кисню в атмосфері й воді є фотосинтез. Щорічно в процесі фотосинтезу зеленими рослинами виділяється 200-240 млрд. т кисню, в тому числі  $\frac{3}{4}$  - рослинами суші і  $\frac{1}{4}$  - Світового океану. В атмосфері кисню міститься  $1,2 \times 10^{15}$  т. Підраховано, що ця кількість могла виділитись фотосинтезуючими організмами за 4 тисячі років.

В живих організмах кисень входить до складу органічних сполук. Частина органічної речовини разом з киснем консервується в

довговічних живих організмах, гумусі тощо. Таким чином, певна частка кисню виводиться з річного кругообігу.

Багато кисню витрачається на промислові потреби при спалюванні органічного палива (до 50 млрд. т за рік). Якщо до цього додати витрати кисню на дихання живих організмів, окислення органічних та неорганічних сполук, то виходить, що річне використання кисню практично зрівноважує його виділення. Отже, подальше збільшення обсягів спалювання органічного палива, інтенсифікація сільського господарства, яка прискорює окислення гумусових речовин, а також інтенсивне вирубування лісів, особливо вологих тропічних, може призвести до зменшення вмісту кисню в атмосфері.

*КРУГООБІГ ФОСФОРУ.* Відноситься до циклів, що проходять у відкладах з резервом у гірських породах літосфери. Фосфор – один з найважливіших органогенних елементів. Він входить до складу нуклеїнових кислот, фосфоліпідів мембран, складних білків, АТФ, багатьох ферментів, які каталізують біохімічні реакції. Фосфор концентрується живою речовиною, де його вміст приблизно в 10 раз більший ніж у земній корі (в земній корі фосфору міститься 0,093 %). Мінеральні сполуки фосфору важкорозчинні, тому вони майже не доступні рослинам. І хоча деяка частина фосфору постійно надходить у біосферу з фосфатів гірських порід, рослини переважно використовують легкорозчинні форми, які утворюються при розкладанні відмерлих організмів за участю фосфатредукуючих бактерій. На суші кругообіг фосфору проходить по схемі: ґрунт – рослини – тварини – ґрунт. Кругообіг відбувається також в системі суша – Світовий океан. Основою цього кругообігу є винесення фосфатів з річковим стоком, взаємодія з кальцієм і утворення фосфоритів, які формують донні відклади. Останні з часом можуть виноситись у поверхневі шари водойм (за участю діатомових

водоростей, інших гідробіонтів) і включатись у міграційні процеси. Перенесення фосфору з морських екосистем на сушу в деякій мірі здійснюється птахами, що живляться рибою.

*КРУГООБІГ СІРКИ.* Відзначається складністю, що пояснюється поєднанням атмосферного циклу і циклу у відкладах, а також двох резервних фондів – великого у земній корі і меншого – в атмосфері. Основним джерелом сірки для рослин є сульфати. Автотрофами вони відновлюються і сірка включається до складу білків та деяких фізіологічно активних комплексів. Гетеротрофи отримують сірку з поживними речовинами їжі.

Основну роль в обмінному фонді сірки відіграють спеціалізовані мікроорганізми, кожен вид яких виконує певну реакцію окислення або відновлення. Відбувається також мікробна регенерація сірки з глибоководних відкладів, в результаті чого до поверхні водойми піднімається  $H_2S$ . Сульфат-іони утворюються в результаті взаємодії геохімічних і метеорологічних процесів (ерозія, вилужування, опади, абсорбція тощо) з біологічними процесами (продукція та розкладання). На кругообіг сірки має вплив взаємодія атмосфери, гідросфери та літосфери в глобальному масштабі. В останній час все ширше в кругообіг сірки та азоту включаються техногенні викиди оксидів азоту й сірки, які спричиняють кислотні опади, небезпечні для фітоценозів, особливо лісових.

### *РОЗВИТОК, ЕВОЛЮЦІЯ ЕКОСИСТЕМ, ЇХ СТАБІЛЬНІСТЬ.*

Вчення про розвиток екосистем розробив еколог Клементс (1916 р.). *Розвиток екосистеми* або *екологічна сукцесія* – це зміна у часі видової структури біоценозу і біоценотичних процесів, що в свою чергу викликає зміни біотопу. При відсутності зовнішніх

пошкоджуючих впливів сукцесія буде спрямованим і передбачуваним процесом. Вона відбувається в результаті змін угрупованням фізичного середовища і взаємодій типу конкуренція=співіснування на популяційному рівні. Фізичне середовище визначає характер і швидкість зміни, і часто лімітує межі розвитку, а сама сукцесія контролюється біоценозом.

Якщо сукцесія визначається переважно внутрішніми взаємодіями, її називають *автогенною*; якщо ж на зміни біоценозу регулярно впливають або контролюють зовнішні сили середовища (пожежі, шторми, антропогенний фактор), то сукцесія буде *аллогенною*. Автогенна сукцесія при заселенні біоценозом нових територій, які виникають в результаті виверження вулкану або будівництва водосховища, звичайно розпочинається із незбалансованого біоценозу. Метаболізм в такому біоценозі характеризується тим, що валова продукція ( $P_v$ ), або синтез органічних сполук більша або менша від споживання органічних сполук ( $C$ ). Процес сукцесії буде спрямований в бік більш збалансованого стану, коли  $P_v = C$ . Відношення біомаси до продукції зростає протягом сукцесії до того часу, поки не відбудеться стабілізація екосистеми, в якій на одиницю доступного потоку енергії буде припадати максимум біомаси і симбіотичних зв'язків між організмами.

Послідовність біоценозів, що змінюють один одного на даній території, називають *серією*. Відносно недовговічні перехідні біоценози називають *стадіями розвитку* або *серіальними стадіями*.

Сукцесія, яка починається зі стану  $P_v > C$ , називається *автотрофною сукцесією* (наприклад, на скелях чи пісках), а яка починається зі стану  $P_v < C$  – *гетеротрофною* (наприклад, мілка водойма, забруднена органічними речовинами).

Сукцесія, яка починається на ділянці, раніше нічим не зайнятій (наприклад, застигла вулканічна лава), називається *первинною*

*сукцесією, а, якщо вона починається на площі, з якої видалено попередній біоценоз (наприклад, лісова вирубка чи рілля), то сукцесія буде вторинною.*

З точки зору енергетики екосистеми, екологічна сукцесія пов'язана із фундаментальним зсувом потоку енергії в бік збільшення витрат на споживання продукції, тобто на підтримання системи по мірі того, як накопичується біомаса і органічна речовина.

На ранніх стадіях автотрофної сукцесії в середовищі, в якому відсутня органіка, швидкість утворення первинної продукції або загальний валовий фотосинтез ( $P_v$ ) перевищує швидкість споживання угруповання, тому відношення  $P_v/C$  буде  $>1$ . Тільки в окремих випадках, коли сукцесія протікає в середовищі багатому на органіку, наприклад в очисному відстійнику, який заселяють гетеротрофні мікроорганізми, відношення  $P_v/C$  буде  $<1$ , тобто відбувається гетеротрофна сукцесія. Але, в обох випадках відношення  $P_v/C$  буде наближуватись до одиниці в міру розвитку сукцесії.

В зрілій або клімаксовій екосистемі спостерігається тенденція до рівноваги між синтезом і споживанням органіки. Таким чином, відношення  $P_v/C$  є функціональним показником відносної зрілості екосистеми. Поки  $P_v > C$ , в системі відбувається накопичення органічної речовини і зростає біомаса.

*В ході екологічної сукцесії відбувається зміна основних параметрів екосистеми.*

1. *Енергетика екосистеми.*

- 1.1. Зростає біомаса живих організмів (Б) і кількість органічного детриту в екосистемі.
- 1.2. Зростає валова продукція  $P_v$  за рахунок первинної продукції, вторинна продукція змінюється мало.
- 1.3. Зменшується чиста продукція в біоценозі.
- 1.4. Збільшується обсяг споживання органічних речовин (С).

- 1.5. Співвідношення  $P_v/C$  наближується до одиниці (рівноваги).
- 1.6. Співвідношення  $B/P_v$  (біомаса/валова продуктивність) зростає.
2. *Кругообіги біогенних елементів.*
  - 2.1. Кругообіги стають все більш замкненими.
  - 2.2. Збільшується час обігу і запас важливих біогенних елементів.
  - 2.3. Живими організмами утримується і зберігається більше біогенних елементів.
3. *Види і структура біоценозу.*
  - 3.1. Змінюється видовий склад флори й фауни.
  - 3.2. Зростає видове багатство біоценозу (різномінітність).
  - 3.3. Зростає значення співвіснування, яке урівноважує конкуренцію.
  - 3.4. Ускладнюються і продовжуються життєві цикли організмів.
  - 3.5. Збільшуються розміри організмів і масштаби розселення (насіння, молоді тощо).
  - 3.6. Види з r-стратегією (переважно однорічні бур'яни з високою швидкістю розмноження і росту) змінюються видами з K-стратегією (види з повільним ростом і розмноженням, але з більшою здатністю до виживання в умовах конкуренції).
4. *Стабільність екосистем.*
  - 4.1. Зростає резистентна стійкість екосистеми.
  - 4.2. Знижується відновна стійкість.
5. *Загальна стратегія екосистем.*
  - 5.1. Зростає ефективність використання енергії і біогенних елементів.

Причиною зміни видової різноманітності біоценозу є збільшення кількості органічної речовини в екосистемі і її біохімічна різноманітність.

Всі екологи погоджуються з думкою, що аутогенний розвиток біоценозу неминуче призводить до утворення стабільної рівноважної екосистеми. Стабільний біоценоз, до якого спрямована екологічна сукцесія, називається *клімаксовим біоценозом*. Теоретично, клімаксовий біоценоз здатний до невизначено довгого самопідтримання і саморегулювання. Всі його внутрішні компоненти урівноважені між собою та з фізичним середовищем. Досягається оптимальна біологічна продуктивність, запас біомаси і складність структури біоценозу для конкретних екологічних умов і потоку енергії на даній території. Продукція поживних речовин знаходиться у рівновазі із споживанням, тобто співвідношення  $P_v/C$  близьке до одиниці.

Для кожної географічної області розрізняють 1) єдиний *кліматичний* або *регіональний* клімаксовий біоценоз, що знаходиться у рівновазі із загальними кліматичними умовами (наприклад, діброви – для рівнинної частини Івано-Франківщини). 2) різну кількість *локальних* або *едафічних* клімаксових біоценозів, які є модифікаціями стаціонарних станів, що відповідають особливим місцевим умовам субстрату. Сукцесія закінчується едафічним чи локальним клімаксом в місцевостях, де рельєф, ґрунт, водний режим перешкоджають розвитку екосистеми до регіонального клімаксу. В гірській місцевості локальні клімаксові біоценози називаються *зональними*. В нашій місцевості зональними клімаксовими біоценозами є лісові екосистеми (на рівнині – діброви, в передгір'ї та в нижньому гірському поясі – букові ліси, в середньому гірському поясі – ялицеві й смерекові ліси, у високогір'ї – лучні біоценози).

*СТАБІЛЬНІСТЬ ЕКОСИСТЕМ* можна охарактеризувати, як властивість системи, яка дозволяє їй повертатись до вихідного положення після того, як система була виведена зі стану рівноваги. Стабільні екосистеми підтримують стан динамічної рівноваги або *гомеостаз*. У підтриманні рівноваги або її відновленні приймають участь всі компоненти екосистеми та міжкомпонентні зв'язки.

Розрізняють: 1) *резистентну стійкість* – здатність екосистеми чинити опір зовнішнім порушенням, підтримуючи незмінною свою структуру і функцію. Проте, при виведенні з рівноваги, відновлення її відбігається дуже повільно або зовсім не відбувається; 2) *відновну стійкість* – це здатність системи відновлюватись після того, як її структура і функція були порушені. Наприклад, ліс достатньо стійкий щодо пожеж, але якщо він вигорить, то відновлення його відбувається досить довго. Степові екосистеми не є стійкими по відношенню до пожежі, але відновлюються після неї швидше. Тобто, лісовій екосистемі властива резистентна стійкість до пожеж, а степовій – відновна.

У підтриманні стабільності екосистеми відіграють велике значення такі фактори, як зворотні зв'язки і надлишок функціональних компонентів.

*ЕВОЛЮЦІЯ БІОСФЕРИ.* Довговічна еволюція біосфери формується під впливом: 1) аллогенних сил (зовнішніх), таких як геологічні і кліматичні зміни; 2) аутогенних (внутрішніх) процесів, обумовлених активністю живих компонентів екосистеми, які впливають один на одного а також на неживі компоненти біосфери.

Життя зародилось приблизно 3 млрд. років назад. Земна атмосфера в той час містила азот, аміак, водень, СО, метан, хлор, сірководень, водяну пару. Вільний кисень був відсутній. Озонового шару не існувало, тому ультрафіолетові промені, які досягали суші й води, були смертельними для живого. В таких умовах виникли перші



живі організми. Перші екосистеми були водними, заселеними мікроскопічними анаеробними прокаріотичними гетеротрофними організмами, які існували за рахунок абіотичних органічних сполук. Енергію вони отримували шляхом бродіння. В зв'язку із обмеженими запасами органічних речовин, розвиток і поширення мікрорганізмів були обмежені.

Пізніше виникли хемосинтезуючі і фотосинтезуючі прокаріотичні мікрорганізми. Почалось виділення кисню у водойми, а пізніше розпочалась його дифузія в атмосферу (приблизно 2 млрд. років назад). Почав утворюватись озоновий шар.

Близько 1 млрд. р. назад, коли вміст кисню в атмосфері досяг 3-4 %, з'явилися еукаріоти. Багатоклітинні організми з'явилися близько 700 млн. р. назад, коли вміст кисню в атмосфері досяг 8 % (кембрій Палеозойської ери). Протягом Палеозою життя розвинулось не тільки в морі, але й вийшло на сушу. Протягом Палеозою, приблизно 400 млн. р. назад продукція кисню вирівнялась з його споживанням, а вміст кисню в атмосфері став приблизно такий як тепер, близько 20 %.

В кінці Палеозою відбулось зниження вмісту кисню і підвищення вмісту вуглекислого газу. Це супроводжувалось зміною клімату і дало початок обширному «автотрофному розквіту», який створив запаси викопного палива, на якому ґрунтується сучасна промислова цивілізація. Пізніше відбулось поступове повернення до атмосфери з високим вмістом кисню і низьким рівнем CO<sub>2</sub>, і до тепер це співвідношення залишилось більш-менш рівноважним. Антропогенне забруднення атмосфери вуглекислим газом і пилом може порушити цю рівновагу, що призведе до змін у балансі біосфери.

Отже, з екологічної точки зору, еволюція біосфери спочатку йшла шляхом гетеротрофної сукцесії, а пізніше – автотрофної. Оскільки відношення продукція/споживання протягом останніх

геологічних періодів близьке до 1, то можна говорити про стабільний характер біосфери, як екосистеми, при відсутності аллогенних впливів, в т.ч. й антропогенних.

## КЛАСИФІКАЦІЯ ЕКОСИСТЕМ

Загальна площа поверхні Землі становить приблизно 510 кв.км. 70 % земної поверхні зайнято Світовим океаном, 30 % - сушею. На суші – 30 % займають ліси, 30 % - савани й рідколісся, 20 % - пустелі, 10 % - льодовики, більше 10 % використовуються під сільськогосподарські угіддя, як рілля. З орографічної точки зору, - 70 % суші складає рівнина, 30 % - гори.

Сонячна енергія, що надходить на Землю, розподіляється нерівномірно. Кількість енергії залежить від географічного положення і висоти над рівнем моря і викликає закономірну зміну клімату, ґрунтів, рослинності, тваринного світу – тбт основних елементів типових екосистем біосфери. Класифікація екосистем найчастіше здійснюється за *біомами* або *формаціями*. *Біом* означає велику регіональну екосистему, яка характеризується певним типом рослинності і основними стабільними фізичними рисами ландшафту. За основу виділення біому беруть тип рослинності, оскільки він інтегрує кліматичні, гідрологічні й ґрунтові умови, а також біологічні особливості організмів.

У водоймах в основі виділення типів екосистем лежать основні фізичні риси водного середовища, наприклад текучість води, її соленість тощо.

Всі природні екосистеми поділяються на наземні біоми, прісноводні та морські екосистеми.

## НАЗЕМНІ БІОМИ

Основою класифікації наземних біомів служить рослинність кліматичного клімаксового угруповання, а саме – її життєва форма (трави, чагарнички, листопадні або хвойні дерева тощо). Наприклад, клімаксова рослинність степового біому представлена багаторічними травами, переважно злаками. Разом з тим, видовий склад цієї рослинності в різних частинах біому різний. В межах біому можуть бути й стадії розвитку екосистем і едафічні клімаксові біоценози.

Тварини, в зв'язку з їх рухливістю і здатністю до міграцій, менше прив'язані до певного біому і менше відображають його особливості, хоча міжбіомна міграція характерна для небагатьох видів тварин і переважно відбувається лише у деякі сезони.

*АРКТИЧНІ ПУСТЕЛІ.* Займають більшість островів Північного льодовитого океану (архіпелаг Шпіцберген, Земля Франца-Йосифа, Нова Земля, Грендландія, Канадський Арктичний архіпелаг, Північна Земля). Тут спостерігаються тривала полярна ніч (100-130 діб), панування арктичних повітряних мас, низький радіаційний баланс, який супроводжується великими втратами енергії внаслідок відображення сонячних променів снігом та льодом. Арктичні повітряні маси містять мало вологи. Річна кількість опадів становить близько 200 мм. Сніговий покрив тримається 280-300 днів на рік. Значна частина території вкрита льодовиками, які зберігаються і влітку. Льодовики мають куполоподібну форму з висотою в центрі 300-400 м. Зливаючись, куполи утворюють льодовикові щити. Рослинний світ льодовикових щитів представлений тьома видами водоростей, які забарвлюють сніг і лід в різні кольори. В останній час спостерігається деградація льодовиків. Запаси льоду щорічно скорочуються приблизно на 0,2%.

В арктичних пустелях, що безпосередньо межують з льодовиками, влітку сходить сніговий та льодовий покрив. Тут розвинена вічна мерзлота потужністю кілька сот метрів, а глибина

сезонного топлення становить кілька дециметрів. В результаті постійного промерзання і топлення утворюються структурні ґрунти з кам'янистими багатокутниками.

Вегетаційний період короткий, з сильними вітрами, нерівномірним зволоженням, низькими температурами, хоча ґрунт влітку прогрівається до 10-20°C. Несприятливі умови вегетаційного періоду, а також велика товща снігу взимку визначають бідність флори й слабкий розвиток рослинного покриву. В арктичних пустелях відомо 50-60 видів судинних рослин. Це – *кріофітні* (холодо- та морозостійкі) арктичні та аркто-альпійські трави заввишки 5-10 см. Переважають подушковидні форми (роди Мак – *Ranunculus*, Крупка – *Draba* та інші), а також дернисті злаки (тонконіг вкорочений – *Poa abbreviata*). Поверхня ґрунту вкрита тонкою кіркою з накипних лишайників та синьо-зелених водоростей. Іноді зустрічаються також кущисті лишайники, рідше мохи. Фітомаса складає 10-15 ц/га повітряно-сухої ваги, причому на частку судинних рослин припадає лише 22%. У фітомасі переважає надземна частина.

Тваринний світ також відзначається бідністю. Трофічно тварини пов'язані з морем, наприклад, білий ведмідь, тюлені, моржі. З птахів зустрічаються гуси, кулики, гагари. Для більшості ссавців характерні тривалі сезонні міграції, зокрема, для північних оленів, песців, лемінгів. Досить значною є біомаса безхребетних. Серед них переважають двокрилі, наприклад комарі.

Низькі температури обмежують мікробіологічну активність і розкладання органічних залишків, що сприяє накопиченню мертвої органічної речовини. Гумус формується в структурних тріщинах ґрунту.

*ТУНДРОВІ ЕКОСИСТЕМИ.* Розміщуються циркумполярно південніше від арктичних пустель. Тундра утворює добре виражену

зону на північній околиці Євразійського та Північно-Американського континентів і займає приблизно 20 тисяч км.

Тундрові екосистеми характеризуються слабкою теплозабезпеченістю, тривалою суворою зимою, багаторічною мерзлотою, безліссям та низькою біологічною продуктивністю. Основними лімітуючими факторами є низькі температури та короткий період вегетації. Втрати сонячної радіації на відбивання променів від снігу і льоду ще дуже високі, проте річний радіаційний баланс більший в порівнянні з Арктичними пустелями вдвічі і досягає 10-20 ккал/см<sup>2</sup>.

Північний Льодовитий океан виявляє сильний охолоджуючий вплив, тому при віддаленні від нього дуже швидко зростає потепління клімату (кожні 25-50 км на 1°C). В тундрі розрізняють три підзони:

- північну (середньомісячна температура найтеплішого літнього місяця становить 3-6°C);
- типову (середньомісячна температура найтеплішого літнього місяця становить 7-10°C);
- південну (середньомісячна температура найтеплішого літнього місяця становить 10-12°C).

Поблизу Атлантичного й Тихого океанів клімат тепліший та м'якший, а в континентальній Східно-Сибірській тундрі – найсуворіший.

Порівняно з арктичними пустелями в тундрі збільшується вологість повітря, кількість опадів становить 300-400 мм за рік. Випаровувальна здатність тут дуже низька, тому спостерігається перезволоження.

В континентальних районах розвинена вічна мерзлота потужністю 300-400 м та більше. Вона охолоджує ґрунт, вповільнює біохімічні процеси, перешкоджає фільтрації поверхневих вод і сприяє заболочуванню, різко обмежуючи ґрунтове живлення річок. В зв'язку

з наявністю мерзлоти в тундрі розвинені специфічні форми рельєфу – термокарстові (в зв'язку з підземним топленням льоду) та полігональні (внаслідок розтріскування ґрунту).

Оскільки тривалість і теплозабезпеченість вегетаційного періоду більші в порівнянні з Арктикою, а зволоження стабільніше, тут зростає й запас біомаси. В рослинному покриві переважають низькорослі кріофітні форми, пристосовані до максимального використання приземного тепла і захисних функцій снігового покриву. Кореневі системи рослин зникаються, пронизуючи ґрунт суцільним шаром. Характерними видами флори є низькорослі чагарники – арктичні та арко-альпійські берези, верби, брусниця, водянка, лохина, багно, деякі види злаків, осоки, пухівки, мохи та лишайники. В зв'язку із заболоченістю ґрунту переважна більшість рослин відноситься до гігрофітів. На підвищених сухих місцях переважають злаки, кущисті лишайники, в тому числі й “олений мох” – ягель. Запас фітомаси на півночі тундри складає приблизно 50 ц/га, на півдні – 200-300 ц/га. Підземна фітомаса переважає над надземною у 6-8 раз. Для рослин характерна низька зольність (1,5-2%). Найбільше рослини споживають азоту, калію, кальцію, кремнію та магнію.

Для тварин у тундрі дуже суворі умови – холодний клімат, недостатність кормів та схованок. Дуже сильно виражена сезонна періодичність і коливання чисельності багатьох популяцій тварин. Багато тварин, особливо птахи, на зиму покидають тундру. З хребетних на зиму залишаються лемінги, білі сови, песці, вовки, білі ведмеді. Зимові міграції властиві північним оленям, більшості птахів та ін. Птахи і багато ссавців трофічно пов'язані з високопродуктивними водними екосистемами, в тому числі й Північного льодовитого океану. Гніздування більшості водоплавних птахів виключене через короткий період відкритої води (60-80 днів).

Плазуни та земноводні в тундрових екосистемах відсутні.

Запас зоомаси складає 70-90 кг/га, причому більша частка припадає на безхребетних, особливо двокрилих. Біомаса птахів на водоймах влітку наближається до 160-300 кг/га. Маса лемінгів та інших гризунів в окремі періоди може досягати 30-40 кг/га. Проте запаси зоомаси в тундрових екосистемах дуже різко коливаються. Різкі зміни чисельності лемінгів кожні 2-3 роки, пов'язані з масовими міграціями, приводять до порушення ланцюгів живлення і різкого коливання чисельності різноманітних хижаків. До масової загибелі тварин, особливо птахів, часто призводять різкі похолодання.

Тварини, активно виїдаючи рослинну масу, досить суттєво впливають на екосистему, навіть на рельєф. Лемінги за рік виїдають по 40-50 кг рослинної їжі в розрахунку на кожну особину, риють величезну кількість ходів у ґрунті. Північні олені також суттєво впливають на рослинність і ґрунтовий покрив.

Біогеохімічні процеси, ґрунтоутворення та мікробіологічна активність виражені слабо. Утворення гумусу та його мінералізація вповільнені. Ґрунти мають кислу реакцію. Під сфагновими болотами часто утворюються торфовища, що мають незначну потужність (до 40-80 см) і лише іноді перевищують 1 м.

Тундра використовується переважно як оленячі пасовища, що іноді призводить до деградації рослинного покриву. Тундрові ландшафти вкрай нестійкі до техногенних впливів, особливо, якщо останні порушують вічну мерзлоту.

*АЛЬПІЙСЬКІ ЕКОСИСТЕМИ.* Невеликі, але екологічно подібні райони розміщені у високих горах вище межі лісу – в альпійському поясі. Такі райони зустрічаються навіть у тропічних горах. В Альпах, зокрема, пояс альпійських низькотравних лук знаходиться на висоті 2500-2800 м над р.м., в Карпатах – вище 1800-1850 м над р.м. За

кліматичними особливостями альпійський пояс відносять до холодної зони. Тут суми активних температур не досягають 600°, середньорічна температура близька до 0°C. Загальний період вегетації складає приблизно 90 днів. Ґрунти оліготрофні, гірсько-лучні, схильні до оторфовіння, через те, що акумуляція органічних решток переважає над їх розкладанням.

Для альпійських екосистем також характерне переважання подушкоподібних низькорослих рослинних біоморф, велика кількість лишайників, мохів.

В Карпатах альпійський пояс займає незначні площі. Найкраще він виражений в Чорногорі – від Говерли до гори Піп Іван Чорногірський. Для Чорногірських альпійських екосистем характерні угруповання ситника трироздільного, осоки вічної та костричі лежачої – це переважно щільно дернинні дрібнозлакові або різнотравні відкриті скельні луки. Поширені також чагарничково-мохово-лишайникові пустощі. Різноманітність судинних рослин незначна, більше представлені лишайники й мохи.

В Горганах альпійський пояс представлений кам'яними насипами (греготами) з накипними лишайниками, серед яких домінує ризокарпон (г. Сивуля).

Дуже великий науковий та природоохоронний інтерес викликають види рослин, що зустрічаються в Арктиці та альпійському поясі гірських систем. Такі рослини називають *аркто-альпійськими*. До арктоальпійських видів, що зустрічаються в Карпатах, відносять вербу списовидну та трав'янисту, гірчак живородний, ломикамені аїзовидний та зірчастий, дріаду восьмипелюсткову, наскельницю лежачу, тирлич весняний, вероніку альпійську, товстянку альпійську, айстру альпійську, осоку скельну, ситники каштановий та трилусковий та інші. У високогір'ї Карпат ці види є реліктами льодовикового періоду.



В альпійському та субальпійському поясах зустрічаються також *альпійські види рослин*, які поширені у високогір'ї різних гірських систем. Це, зокрема, - сон білий, купальниця трансільванська, ломикамінь висхідний та моховидний, заяча конюшина альпійська, первоцвіт дрібний, білотка альпійська, злинка альпійська тощо.

З тварин в альпійському поясі трапляються специфічні види, багато з яких нижче, ніж 1400-1500 м над р.м. не зустрічаються. З птахів характерними високогірськими видами є завирушка альпійська, дрізд гірський, щеврик гірський, плиска гірська. З ширше розповсюджених видів зустрічаються крук, канюк, боривітер. Із ссавців специфічними видами в альпійському поясі є полівка снігова, полівка підземна, бурозубка альпійська, кутора мала. Заходять у високогір'я також ведмідь, лисиця, кабан, кріт тощо. Із земноводних у високогір'ї трапляються тритони карпатський та альпійський, кумка гірська, саламандра. З плазунів для альпійського поясу характерні види, що зустрічаються в різних поясах Карпат – ящірка живорідна, гадюка звичайна, веретільниця.

*ЛІСОТУНДРОВІ ЕКОСИСТЕМИ.* Утворюють перехідну смугу між тундрою та північними хвойними лісами – тайгою. В порівнянні з тундровими екосистемами, лісотундра характеризується дещо сприятливішими кліматичними умовами. Річний радіаційний баланс становить 22-24 ккал/см<sup>2</sup>, літо триваліше та тепліше ніж в тундрі. Зима триває 160-200 днів, вегетаційний період – 100-130 днів. За рік випадає від 350 до 600 мм опадів, причому на заході значно більше ніж на сході. Багаторічна мерзлота в Східно-Європейській лісотундрі переривчаста, а в Сибірській – суцільна. В поєднанні з незначною випаровувальною здатністю ці обставини призводять до надмірного зволоження та інтенсивного заболочування. В лісотундрі досить поширеними є типові горбисті торфовища з потужністю торфу 2-3 (до

5) м. Характерні такі форми рельєфу, як термокарст. Ґрунти переважно сильноокислі торф'янисті, заболочені.

В рослинному покриві лісотундри типово тундрові фітоценози поєднуються з окремими деревами, їх групами та рідколіссям, у якому нижній ярус представлений тундровими чагарниками, чагарничками, мохами та лишайниками. Деревостан розріджений і пригнічений, розвинені сланкі форми. Висота дерев не перевищує 5-7 м. Характерні види дерев – сосна звичайна, ялини європейська та сибірська, модрина сибірська та Гмеліна, береза звивиста. В лісотундрі Північної Америки поширені верби, ялина чорна, ялиця бальзамічна, береза біла, модрина.

Тваринний світ багатший ніж в тундрі. Тут звичайними є такі мешканці тайги, як лось, бурий ведмідь, білка, заєць. З птахів зустрічаються глухар, рябчик. На зиму в лісотундру мігрують північний олень та песець. Влітку прилітає велика кількість водоплавних птахів, які виводять тут потомство. З безхребетних переважають двокрилі.

В залежності від розвитку деревостану запас біомаси коливається в межах 400-600 ц/га. Продуктивність лісотундрової рослинності ненабагато перевищує тундрову (50-60 ц/га). Надземна фітомаса переважає над надземною.

Територія лісотундри використовується переважно для полювання і зимового випасання північних оленів. Господарське використання пов'язане з тими ж проблемами, що і в тундрі. Особлива увага повинна приділятися охороні деревної рослинності на північній межі лісотундри, де вона дуже важко поновлюється після вирубок, пожеж чи перевипасання.

*ЕКОСИСТЕМИ СУБАЛЬПІЙСЬКОГО ПОЯСУ.* В горах між альпійським і лісовим поясами розміщується субальпійський гірський

пояс, який характеризується корінною чагарниковою сланкою рослинністю. Тут поширені сосна гірська, вільха зелена, ялівець сибірський, високотрав'я та різнотрав'я. Сучасний рослинний покрив значно видозмінений. Тепер тут найбільше поширені вторинні луки та чорнично-мохові пустоші.

В Карпатах субальпійський пояс розміщується на висоті від 1300-1500 м над р.м. до 1800 м над р.м. Згідно кліматичного зонування пояс приурочений до холодної зони і характеризується кліматичними умовами, подібними до альпійського поясу. Зарості сосни гірської приурочені до торф'янистих і торфових ґрунтів, на яких поширені також чорниця, мохи. Зеленовільшнякаи приурочені до вологих затінених схилів або улоговин з вологими чи сирими ґрунтами. Тут трав'янистий покрив багатший. Зустрічаються тирлич ваточниковий, безщитники, жовтозілля Фукса тощо. Більш сухі та освітлені південні схили займають зарості ялівцю сибірського. Вони зустрічаються у Чорногорі, на Сивулі. У Чорногорі зустрічаються також зарості рододендрону східнокарпатського, занесеного до Червоної книги України, з трав'янистим покривом з чорниці, ожики дібрової, деяких злаків, зелених мохів, лишайників.

Вторинні луки субальпійського поясу представлені угрупованнями біловуса, щучника дернистого, куничників. Тваринний світ подібний до альпійського поясу.

*ЕКОСИСТЕМИ ХВОЙНИХ ЛІСІВ (ТАЙГИ).* Уворюють суцільну смугу через весь Євразійський (між 50 і 70° пн широти) і Північно-Американський континенти. Тайга найбільш типова для континентальних областей, де ширина її смуги досягає 2000 км. В гірських районах такі ліси зустрічаються навіть у тропіках.

Для тайги характерні сезонна контрастність температур з тривалою зимою і помірно теплим літом, надмірна зволоженість,

панування хвойних деревних порід. Сумарна сонячна радіація становить 70-100 ккал/см<sup>2</sup>·рік, радіаційний баланс – 25-35 ккал/см<sup>2</sup>·рік. Температура найтеплішого місяця (в континентальних районах – липня, в приокеанських – серпня) зростає від 12-14°C в північній тайзі до 17-19°C – в південній. Тривалість безморозного періоду також збільшується від 70-80 до 120-150 днів. Довший безморозний період характерний також для приокеанських районів. Взимку температурні умови розрізняються по довготі дуже різко. В приатлантичній Скандинавській тайзі середня січнева температура становить –3-4°C, а в Східно-Сибірській –50°C. За рахунок посилення суворості зими зростає й ступінь континентальності клімату. Середня річна амплітуда температур в приатлантичній тайзі становить близько 18°, в Східноєвропейській – 25-35°, в Західно-Сибірській 45-65°, далекосхідній – 35-45°. В Північній Америці в приатлантичній тайзі температурна амплітуда складає 20-25°, а у внутрішньоконтинентальних районах – до 40°. Середня температура січня відповідно становить -5°C і -20°C.

Кількість опадів залежить від циклонів і змінюється в залежності від географічної довготи. Найхарактерніша річна кількість опадів 600-700 мм, але в континентальному Східному Сибіру вона зменшується до 400 мм, а у внутрішньогірських котловинах – до 200 мм. Безпосередньо поблизу океанів (наприклад в Північній Америці) кількість опадів значно вища – 1200-1600 (до 2000) мм/рік. Значна кількість опадів в тайзі випадає у вигляді снігу. Сніговий покрив лежить до 200 і більше днів ( тільки в південно-західних районах 120-150 днів). В типовій тайзі випаровується 50-70% опадів. Надлишок вологи активізує поверхневий стік у річкові системи. На слабо дренованих ґрунтах спостерігається заболочування. Вологість в тайзі не є лімітуючим фактором.

Багаторічна мерзлота в Європейській тайзі відсутня, в Західному Сибіру вона розвинена в північних районах, а в Східному Сибіру – по всій зоні. З вічною мерзлотою пов'язані кріогенні форми ландшафту, що відзначаються схильністю до ерозій. Проте ерозії проявляються лише там, де порушений лісовий покрив. Лісова рослинність сприяє консервації реліктових форм рельєфу.

Хвойним лісам властива тенденція до заболочування. Багато боліт виникли в ході сукцесії з озер. Болота займають дуже великі площі. В них спостерігається наростання торфу. Для тайгових боліт особливо типові угруповання сфагнуму (верхові оліготрофні болота) з болотними чагарничками, осоками, пухівками.

Функціонуванню тайгових екосистем властива сезонна ритміка, підпорядкована тепловому режиму.

У функціонуванні тайгових екосистем дуже активну роль відіграє лісова рослинність. Флористичний склад тайги небагатий, набір едифікаторів невеликий, переважають монодомінантні угруповання.

В менш континентальних районах з потужним сніговим покривом і глибоким протоплюванням ґрунтів поширені темнохвойні ліси. В західній частині Європейської тайги вони утворені ялиною європейською, на сході Європи – ялиною сибірською з домішкою ялиці сибірської. В Західному Сибіру до ялини сибірської та ялиці сибірської ще приєднуються модрина сибірська та сосна кедрова сибірська, а в Східно-Сибірській тайзі – і модрина Гмеліна.

На Далекому Сході переважають ялина аянська, ялиці білокора та сахалінська.

На піщаних ґрунтах і кристалічних породах, де відсутня вічна мерзлота, часто зустрічається сосна звичайна.

В Північній Америці тайгу утворюють такі головні породи – ялина біла та ялина чорна, модрина-тамарак, на заболочених ґрунтах поширена ялиця бальзамічна.

Структура хвойних лісів проста. Темнохвойні деревні породи – потужні едифікатори, які створюють під кронами своєрідне середовище зі слабкою освітленістю і бідним мінеральним живленням. Підлісок переважно відсутній. Лише в південній тайзі є домішки широколистяних порід (липа серцелиста, клен, в'яз, ліщина, горобина). У північній тайзі завжди присутня береза.

Добре виражений трав'янисто-чагарничковий ярус. Для нього типові такі бореальні (північні) види як квасениця звичайна, плаун однорічний, веснівка дволиста, одинарник європейський. Для північної тайги особливо характерними є лохина та багно болотне, для середньої тайги – чорниця та брусниця, для південної тайги – елементи неморальної (широколистянолісової) флори. В тайзі дуже розвинений покрив із зелених мохів (гілокомій, плевроцій), в заболочених місцях – з політрихових та сфагнових мохів.

В модринових лісах спостерігається краща освітленість, тому тут добре розвинений підлісок з вільхи зеленої, чагарникових верб, кедрового стелюха. З чагарничків поширені багно болотне, лохина, брусниця, ведмежі вушка. В соснових лісах типовий трав'янисто-чагарничковий покрив складається з маловимогливих видів – брусниці, вересу, водянки чорної, чорниці, злаків. В сухих соснових лісах переважає лишайниковий покрив (кладонія, цетрарія), у вологих місцях поширені зелені мохи, на заболочених – сфагнові з ярусом болотних чагарничків (багно болотне, андромеда багатоліста, водянка чорна).

У тайзі спостерігається широтна диференціація. У напрямку з півночі на південь збільшується висота й замкненість деревостану,

зростає продуктивність, змінюється структура і флористичний склад нижніх ярусів, зростає видове багатство.

Тайгова рослинність створює дуже велику фітомасу і виявляє потужну зворотну дію на середовище існування через газовий, водний та мінеральний обмін. Рослинність відзначається дуже значним водорегулюючим впливом, затримуючи воду в ґрунті. Поверхневий стік, що призводить до ерозії ґрунту, практично відсутній.

Фотосинтез у хвойних лісах відбувається цілий рік, тому, не зважаючи на низькі температури, біом характеризується високою продуктивністю. Запас фітомаси сильно зростає з півночі на південь і від континентальних до приокеанських областей. Він залежить також від локальних умов, видового складу і віку деревостану тощо. На півночі запаси фітомаси становлять 1000-2000 ц/га, на півдні – 3000-3500 ц/га. Найменший запас спостерігається в Східному Сибіру (Якутія) – 500-1000 ц/га. В заболочених місцях запас фітомаси також менший – 500-1500 ц/га.

З усієї фітомаси на стовбури дерев припадає 60-80%, на зелені частини – 5-10%, підземні – 20-30%.

Продуктивність біомаси тайгових екосистем (щорічний приріст) також різко змінюється в напрямку з півночі на південь і від континентальних до приокеанських областей. На півночі продуктивність становить 40-60 ц/га, на півдні – 80-100 ц/га. Найменший щорічний приріст біомаси спостерігається в Східному Сибіру – 20 ц/га.

Щорічно відмирає і переходить в лісовий опад 30-70 ц/га біомаси., з них 50% складає хвоя, 20-30% - багаторічні надземні частини.

Для життя тварин тайга більш сприятлива ніж субарктика. Тут багато різноманітних кормів та схованок, тому більше осідлих тварин, хоча взимку їх активність різко знижується. Спостерігається різке

коливання чисельності багатьох популяцій, особливо пов'язаних між собою ланцюгами живлення (наприклад заєць-біляк і рись). Спостерігаються спалахи чисельності жуків-короїдів та комах-дефоліантів, що може мати дуже сильний вплив на рослинність та всю екосистему. Для хребетних характерні міграції. Із загального числа птахів перелітні складають 70%.

В тайзі мешкає близько 90 видів ссавців. Більшість видів зустрічаються і в інших типах біомів – вовк, лисиця, борсук, ласка, видра. Деякі характерні для хвойних та широколистяних лісів – землерийки звичайна, мала та середня, кажани, бурий ведмідь, рись, кабан, лось, косуля, заєць, білка, полівки. Специфічними представниками тайги є кілька видів землерийок, лісовий лемінг, червона та червоно-сіра полівки, росомаха. В європейській тайзі зустрічаються також західні види – лісова куниця, європейська норка, чорний тхір, заєць-русак. На сході Європейської тайги з'являються також соболь, колонок, бурундук, а в сибірській тайзі до них додаються кабарга, ендемічні дрібні ссавці, сніговий баран (в горах). З тайгових птахів у Східній Європі відомо менше 30 видів, в Західному Сибіру – більше 30, а в Східному Сибіру – до 70 видів. Переважають птахи, що ведуть деревний спосіб життя. Найбільш характерними видами є дятли, тетеруки, глухарі, рябчики, шишкарі, кедрівки, горіхівки, сови.

На відміну від тундри, в тайзі зустрічаються плазуни – гадюка звичайна, вуж звичайний, ящірка живородна та кілька видів земноводних.

Видова різноманітність безхребетних значно більша ніж в тундрі. Більша частка безхребетних заселяє лісову підстилку і належить до сапрофагів.

Запас зоомаси на півночі тайги складає 100-150 кг/га, на півдні – 160-300 кг/га. Із загальної зоомаси до 90% припадає на безхребетних-



сапрофагів. На другому місці стоять безхребетні-фітофаги, що населяють крони дерев. Зоомаса хребетних складає приблизно 1-2 кг/га.

Більшість хребетних відносяться до фітофагів. Вони живляться вегетативними частинами рослин, гризуни та деякі птахи (шишкарі, кедрівки) та інші види споживають насіння та плоди рослин. Ягодами живляться також деякі хижі звірі – борсуки, ведмеді, соболі, землерийки. Щорічно поїдається близько 1% приросту фітомаси, але найбільше знищується насіння, пошкоджуються проростки, молоді дерева, пагони та кора дерев. Разом з тим, тварини сприяють поширенню насіння. Кедрівки, білки та бурундуки сприяють відновленню кедрових лісів на вирубках і згарищах, ведмеді, глухарі та рябчики – відновленню ягідників.

Великої шкоди завдають комахи-шкідники – сибірський кедровий шовкопряд, сосновий шовкопряд та інші, особливо в періоди спалахів чисельності.

*ЕКОСИСТЕМИ ГІРСЬКИХ ХВОЙНИХ ЛІСІВ.* За структурою екосистем подібні до тайги. В Карпатах пояс хвойних лісів представлений ялиною європейською, ялицею білою, зрідка трапляється сосна кедрова європейська та реліктова сосна звичайна. Хвойні ліси поширені смугою на висоті 700-1500 м над р.м. і вище. До 1000-1200 м це – переважно змішані буково-ялицево-ялинові ліси, вище 1200 м – чисті смерекові насадження, іноді з домішкою сосни кедрової європейської (Горгани та Чорногора).

Природні хвойні ліси в Карпатах приурочені до прохолодної та помірно холодної кліматичних зон із сумою активних температур від 1000 до 1600°, загальною тривалістю вегетаційного періоду не більше ніж 136 днів та сумою опадів до 1500 мм/рік. Ґрунти кислі, часто щебнисті.

В трав'янистому покриві домінують бореальні види, тобто характерні для північних хвойних лісів. Це – грушанка мала та круглолиста, квасениця звичайна, ожика лісова, плаун однорічний, чорниця, брусниця, зелені та сфагнові мохи. Зустрічаються тут також гірські (монтанні) види рослин – підбілик альпійський, сольданелла гірська та інші. В поясі змішаних хвойних лісів (буково-ялицевих або ялицево-смерекових), на висоті 500-900 м над р.м. домішуються неморальні види рослин, характерні для широколистяних лісів.

З тварин для гірських хвойних лісів характерні глухарі, рябчики. снігурі, шишкарі, горіхівки, дятел трипалий, дрізд гірський, тритони звичайний, карпатський та альпійський, саламандра, кумка гірська, гадюка звичайна, вуж звичайний, веретільниця. З ссавців зустрічаються полівки, білки, бурозубки мала та звичайна, горностаї, кабан, кутора мала, рись, ведмідь, кабан тощо.

#### *ЕКОСИСТЕМИ ЛИСТОПАДНИХ ЛІСІВ ПОМІРНОЇ ЗОНИ.*

Займають області з великою кількістю опадів (750-1500 мм/рік), які розподіляються більш-менш рівномрно, та помірною температурою, для якої характерні чіткі сезонні коливання.

Раніше помірні листопадні ліси вкривали весь схід Північної Америки, всю Європу, частину Далекого Сходу, Японії та Австралії і південну частину Південної Америки. Тобто біоми листопадних лісів були більш ізольованими один від одного, в порівнянні з тундрою чи тайгою. Видовий склад цих біомів досить сильно відрізняється, що є відображенням ступеню ізоляції.

Спільними рисами для листопадних лісів різних частин світу є досить тривалий період вегетації – 6-7 місяців. Взимку спостерігається спад у функціонуванні екосистем. Досить енергійними є вологообіг та біогенний кругообіг речовин, створюється максимальна для помірних широт біомаса.

Для екосистем широколистяних лісів характерний сезонний ритм, типовий для помірного поясу. Фази річного циклу чіткіше виражені в континентальних районах і зглажені в приакіанічних.

На сході Європи листопадні ліси досягають Уралу, де вони зустрічаються найпівнічніше. В більш континентальних областях, в зв'язку із зменшенням кількості опадів та збільшенням теплозабезпечення, хвойні екосистеми переходять у степові (через перехідну зону лісостепу).

В Західній Європі ширина зона широколистяних лісів досягає 1500 км.

Теплозабезпеченість екосистем листопадних лісів залежить від географічної широти. На півночі сума активних температур складає 2200-2800°, на півдні – 2800-3500°. Температура найтеплішого місяця дорівнює 15-18°C, на півдні – 18-22°. Тривалість безморозного періоду – 150-180 днів, на півдні – 170-200 днів. В Приатлантичному секторі, а також поблизу Північного та Балтійського морів, температура найхолоднішого місяця (січня) плюсова (4-5°C), але влітку тут прохолодно (17-18°C). Число днів із сніговим покривом невелике, наприклад в Англії – до 10. Сніговий покрив нестійкий.

Центральноєвропейський клімат більш континентальний. Зима прохолодна, середня температура найхолоднішого місяця коливається від 0 до -5°C. Сніговий покрив нестійкий, але число днів з ним досягає 50-60. Літо тепліше, ніж в Західній Європі, вологість нижча. В рівнинній частині Центральної Європи кількість опадів складає 600-800 мм за рік. Випадають вони досить рівномірно, випаровування досить значне. В листопадних екосистемах рослини затримують в кронах дерев до 10% опадів і споживають не менше 50-60% їх загальної кількості, зводячи до мінімуму фізичне випаровування. Саме в цьому полягає гідрорегуляційна роль лісових насаджень.

Лісові насадження з добре розвиненою підстилкою, що вкриває ґрунт, стримують також розвиток ерозії.

Європейські широколистяні ліси за видовим складом значно бідніші від Північноамериканських чи Східноазійських. Це пов'язано із четвертинним зледенінням, яке сильніше охопило саме Європу. Головними лісоутворюючими породами в європейських лісах є 2 види дуба – звичайний та скельний, бук лісовий, кілька видів липи, клена, в'яза, ясен та граб. В південній частині Центральної Європи з більш сухим та теплим кліматом переважають ліси з дуба австрійського та дуба угорського, дуба скельного. В Північній Америці та Східній Азії майже всі перелічені роди представлені десятками, а дуб і клен – сотнями видів.

В дубових лісах з дуба звичайного в підліску зустрічаються ліщина, глід, бруслина, вовчі ягоди тощо. Для трав'яного покриву найбільш характерні види, які встигають завершити вегетацію до появи листя на деревах. Це ранньовесняні ефемероїди – ряс, підсніжник, зірочки. Інші види встигають відцвісти до появи листя на деревах (медунка, маренка запашна, чина весняна та ін.).

Букові ліси типові для материкової частини Приатлантичного сектору. В Центральній Європі букові ліси ростуть в передгірських районах і на схилах гір. Типовими для букових лісів є клен-явір і липа широколиста. Трав'янистий покрив бідний, представлений переважно ефемероїдами (підсніжник звичайний, білоцвіт весняний, ряс), папоротеподібними.

Тваринний світ листопадних лісів більше представлений в гірських районах. Типові представники ссавців – куниця лісова, білка, заєць, лисиця, вовк, їжак, борсук, чорний тхір, кіт лісовий, а в горах і ведмідь. З копитних зустрічаються олень благородний, косуля, кабан. З птахів характерні дятел, синиця, дрізд, зяблик та інші.

Ґрунт відзначається високою насиченістю фауни безхребетних – комахами, дощовими червами тощо.

Східноєвропейські лісові екосистеми за структурою подібні до центральноєвропейських, але відзначаються біднішим флористичним складом. Зокрема, в деревостанах відсутні бук, дуб скельний, граб. В напрямку на Схід посилюється лісоутворююча роль липи, на вирубках переважають березові та осикові ліси з домішкою смереки.

В східноєвропейських листопадних лісах тваринний світ подібний до центральноєвропейських лісів, але тут добавляються тайгові види тварин – росомаха, заєць-біляк, летяга. Натомість, відсутні кіт лісовий, багато видів птахів.

Далекосхідні листопадні ліси відзначаються багатством та своєрідністю флори й фауни. В складі деревостану відомо більше 250 видів дерев та чагарників. Характерними породами є дуб монгольський, береза даурська, липа амурська, клен дрібнолистий, в'яз японський, бархат амурський тощо. Підлісок утворений аралією, елеутерококом, жимолостями. Серед ліан часто трапляються лимонник китайський, актинідія тощо. Характерне високе й багате різнотрав'я. Тваринний світ також багатий та своєрідний. Поряд з представниками звичайної лісової та сибірської фауни (бурундук, борсук, колонок, горностай, ведмідь, косуля, вовк, кабан) тут зустрічаються південні або ендемічні види тварин – ізюбр, амурський тигр, гімалайський ведмідь, лісовий манчжурський кіт, багато специфічних видів птахів, рідкісних плазунів та земноводних, риб і комах. На далекосхідних островах флора та фауна значно специфічніша.

Північноамериканські широколистяні ліси за перебігом природних процесів та сезонним ритмом близькі до європейських, а за багатством і давністю флори – до далекосхідних. Основні лісоутворюючі породи – десятки видів дуба – дуб білий, червоний,

північний тощо; великолистий бук, клен цукровий, липа американська, горіх чорний, платан, граб каролінський та ін. Південніше до цих видів приєднуються вічнозелені види – магнолія великоквіткова, лавр благородний тощо.

Північноамериканським лісах характерна досить багата й різноманітна фауна, великі представники якої в природних умовах майже не збереглись. До них відносяться олень вапіті, ендемічний віргінський олень, сіра лисиця, куниця, скунс, сіра білка, індики та ін.

Запас біомаси складає 300-400 т/га. На частку зелених асимілюючих частин припадає приблизно 1% біомаси, на частку стовбурів і гілок –  $\frac{3}{4}$  біомаси, на частку коренів –  $\frac{1}{4}$ . Зоомаса складає приблизно соту частку від загальної біомаси. Більша її частина припадає на ґрунтових безхребетних, зокрема, біомаса дощових черв'яків досягає 1-1,5 т/га.

Роль тварин в екосистемі досить суттєва. Вони сприяють розкладанню органічної речовини, поширенню багатьох видів рослин. З іншого боку, поїдаючи плоди чи молоді пагони, тварини можуть перешкоджати поновленню деяких рослин. Наприклад, відомо, що при великому поголів'ї оленів, кабанів чи лосів не поновлюються насадження бука, ялиці.

Середня продуктивність європейського широколистяного лісу складає 12-14 т/га за рік. Це в 3-4 рази менше від продуктивності екваторіального лісу. Щорічно не менше половини річного приросту (чистої первинної продукції) йде в опад.

Широколистяний ліс підтримує постійний кругообіг біогенних елементів. За рік широколистяний ліс з ґрунту поглинає приблизно 500 кг/га основних біогенних елементів (найбільше кальцію, трохи менше азоту та калію і т.д.). З цієї маси щорічно з опалим листям в навколишнє середовище повертається приблизно  $\frac{2}{3}$  біогенних елементів, а  $\frac{1}{3}$  утримується в багаторічних частинах рослин.

Органічні залишки в широколистяному лісі розкладаються швидше, ніж у тайзі, але значно повільніше, ніж в екваторіальному лісі. В зв'язку з цим накопичується потужна підстилка, маса якої складає 10-15 т/га. В ній містяться від 500 до 2500 кг/га поживних речовин.

Реакція ґрунту нейтральна або слабокисла, завдяки активному кругообігу Са ґрунт відзначається високою насиченістю основами. Вміст гумусу високий – до 6 % у верхньому горизонті ґрунту. Високий вміст вуглекислоти в ґрунтових розчинах посилює хімічне вивітрювання.

Завдяки значному зволоженню і відсутності промерзання ґрунтів, у них переважає промивний режим. Вільні елементи повністю вимиваються в глибші горизонти (наприклад,  $\text{Ca}^{2+}$ ). Оскільки сполуки заліза не вимиваються, а залишаються в ґрунті, то лісові ґрунти мають буре забарвлення. Їх називають типовими лісовими бурими ґрунтами або буроземами.

*В КАРПАТСЬКОМУ РЕГІОНІ* ліси з дуба звичайного зустрічаються на висоті 110-500 м над р.м. Дубові ліси розглядають як одну з найдавніших пізньотретинних формацій, пов'язаних з теплим та сухим кліматом. В четвертинному періоді вони формувались в період 7800-3300 років назад, тобто в середньому голоцені. В пізньому голоцені почали витіснятись буковими лісами в зв'язку із зволоженням та похолоданням клімату. На сьогодні більша частина дубових лісів змінена на сільськогосподарські угіддя або штучні лісові насадження.

В дубових лісах з дуба звичайного завжди присутні граб, ясен, липа серцелиста, клен звичайний та явір, бук. В підліску переважають ліщина, свидина, крушина, бруслина європейська. Домінантами трав'янистого покриву служать типові неморальні види – яглиця

звичайна, осока волосиста, маренка запашна, зірочник дібровний, конвалія, барвінок малий, копитняк європейський, плющ.

В Закарпатті, Буковині, Середньому Придністров'ї поширені ліси з дуба скельного, який потребує м'якого теплого клімату, з типовими неморальними видами трав'янистих рослин.

В рівних районах, Передкарпатті часто трапляються грабово-дубові ліси та буково-грабово-дубові.

Букові ліси займають нижній гірський пояс – від 200-300 м над р.м. до 700-800 на північно-східних схилах, а в Закарпатті – до висоти 900-1000 м над р.м. Ценотична структура букових лісів дуже проста. Завдяки вираженій тіневитравалості, бук переважно утворює чисті монодомінантні угруповання. У складі деревостану присутні явір, ясен, в'яз. Підлісок, як правило, відсутній. В трав'янистому покриві налічують кілька десятків видів, це – анемона дібровна, зубниця, проліска дволиста, копитняк, маренка запашна, живокіст серцевидний, папоротепоподобні.

З інших широколистяних порід лісові екосистеми утворюють вільха чорна, приурочена до річкових заплав у передгір'ї та нижньому гірському поясі, та вільха сіра, що зустрічається в долинах річок на бідніших ґрунтах на висоті до 1200 м над р.м.

*СТЕПОВІ ЕКОСИСТЕМИ.* Степ – це своєрідний тип природного середовища, який займає приблизно 6% поверхні суші. Степові екосистеми поширені між 40 і 55° північної широти, ніде не досягаючи берегів океанів. Степовий тип рослинності характеризується переважанням ксероморфних з інтенсивним укоріненням злаків, які не вкривають поверхні ґрунту суцільним покривом. В проміжках між ними можуть розвиватись різноманітні біоморфи – ефемери, цибулинні геофіти- ефемероїди, багаторічні трав'янисті дводольні, іноді напівчагарники.



Степ характерний для двох дуже різних кліматичних зон, для яких характерні періоди тривалої засухи. Це континентальні зони помірних широт із суворою зимою і посушливим кінцем літа і середземноморські субаридні зони з м'якою зимою але тривалим сухим періодом. Більшість екологів вважають справжніми тільки степи помірних широт.

Степові екосистеми представлені кількома макрорегіональними типами на рівнині і в горах позатропічного поясу Північної півкулі.

В Євразії степи утворюють смугу, що простягається від Молдови й України до Східної Монголії, між листопадними (в Сибіру – хвойними) лісами на півночі і аридними пустельними зонами на півдні.

В Центральній Європі існує ізольований степовий осередок (есклав) – угорські пушти.

Для степів Євразії характерний різко континентальний клімат з суворою та досить тривалою зимою (іноді сніговий період триває до 100 днів у році) і теплим літом. Безморозний період триває 110-120 днів.

Кількість сонячної радіації, що поступає на земну поверхню, зростає з півночі до півдня від 90 до 120 ккал/см<sup>2</sup> за рік. Річна сума температур зростає від 1900 до 2600°; температура найтеплішого місяця (липня) досягає 40°C. Разом з тим, середньорічна температура досить низька – від 0,5° в Сибіру до 9° в Україні і 11° в Угорщині.

Опади незначні (150-500 мм на рік), випадають вони протягом всього року, проте в літній період їх кількість менша від величини випаровування. Недостатня кількість опадів доповнюється низькою відносною вологістю повітря (< 50% у серпні) і постійними вітрами. Таким чином, спостерігається постійний дефіцит вологи, який збільшується в напрямку з півночі на південь. Засушливість степових екосистем в напрямку з півночі на південь зростає в 6 разів.

Вирішальною силою функціонування степових екосистем є весняна волога, що утворюється в результаті танення снігу, тому товщина снігового покриву має дуже важливе значення.

Рослинний покрив відображає кліматичні зміни. Запас фітомаси у напрямку з півночі на південь спочатку зростає (від 250 до 350 ц/га), а потім зменшується до 90 ц/га. Продуктивність біоценозів відзначається сильною варіабельністю по роках, але в середньому близька до 100 ц/га. У напрямку з півночі на південь змінюється число видів, які формують степові фітоценози. На півночі степової зони налічують близько 200 видів трав, з них 180 видів – різнотрав'я і 20 видів – злаки, серед яких переважають широколистяні – бромус, костриця. Вузьколистяні злаки зустрічаються рідко. Цибулинних геофітів небагато. Серед різнотрав'я на півночі степової зони найбільш типовими є шавлія, півники, таволга, рутвиця тощо.

Центральну зону називають справжнім степом. Тут різнотрав'я ще багате, але період його цвітіння вже коротший на кілька тижнів. Домінують види ковили, які надають рослинному покриву сріблястого відтінку. Крім ковили, дуже поширеним є також типчак. Між злаками селяться однорічники та нижчі рослини – мохи, синьо-зелені водорості, наприклад носток. Значну роль у фітоценозі відіграють цибулинні геофіти – тюльпани, шафрани тощо. На 1 кв.м зустрічається до 25 видів рослин.

Засушливі та сухі степи, що розміщені південніше від справжніх степів, характеризуються домінуванням ксерофільних злаків з дрібними дернинками, малою надземною і відносно великою підземною фітомасою. Між злаками зростають представники так званого сивого розпластаного різнотрав'я. Листки цих рослин утворюють широкі розетки, щільно притиснуті до землі. Листки зверху вкриті густим пухнастим опушенням сивого кольору. Це – види полину, перстачу, гвоздик, кермеку тощо. Травостій дуже

розріджений. Загальне проективне покриття складає не більше ніж 50-60%. Інша частка – гола незадернована земля. На 1 кв.м зустрічається 9-12 видів рослин.

В Україні цілинні ділянки засушливих та сухих степів збереглись в біосферному заповіднику “Асканія-Нова”.

Ще південніше (на Прикаспійській низовині, в Казахстані, Монголії) знаходяться пустельні степи. Рослинний покрив тут зовсім розріджений. Загальне проективне покриття становить 30-40%. Основу травостою складають дрібні форми ковили, типчак, види полину, а також чагарники з глибинною кореневою системою – карагана, спірея та інші. На 1 кв.м налічується 3-5 видів рослин. Ґрунт між вищими рослинами іноді вкритий лишайниками.

Таким чином, в напрямку з півночі на південь спостерігаються такі тенденції:

- розрідження травостою;
- зменшення частки дводольних рослин;
- збільшення частки однорічних рослин;
- заміна широколистих злаків на вузьколисті;
- видова насиченість зменшується з 80 видів до 3-5 на кв.м;
- сезонна динаміка стає все більш аритмічною;
- відносна маса підземних частин рослин в порівнянні з надземною поступово зростає.

Тваринний світ також змінюється в напрямку з півночі до півдня. Біомаса ґрунтових безхребетних складає приблизно 95 % від загальної маси тварин. В напрямку від лучних степів до пустельних зоомаса ґрунтових безхребетних послідовно зменшується від 0,4 до 0,05 т/га.

В напрямку з півночі на південь дрібні тварини все більше концентруються біля поверхні ґрунту в місцях з більшою фітомасою. Спостерігається чітка сезонна динаміка чисельності і активності

тварин. Більшість груп тварин є активними у весняний і частково осінній періоди. Влітку наступає період депресії.

Інтенсивність навантаження тварин на екосистему зростає з півночі на південь, як серед дрібних, так і серед більших тварин, наприклад ссавців чи птахів. Збільшується роль фітофагів, як дрібних риючих (хом'ячки та інші гризуни), так і великих копитних. Відомо близько 90 видів ссавців, третина з яких є ендемами степу. Найбільше видів представлено гризунами. Це – ховрахи, хом'яки, тушканчики, бабаки, полівки, миші, сліпаки тощо.

В минулому для степу були характерні копитні – тур, тарпан – зовсім винищені в ході господарського освоєння. На сході степової зони ще збереглись сайгак, дзерен. З хижаків зустрічаються широко розповсюджені види – борсук, горностай, ласка, лисиця, а також ендемічні тхір, корсак. Типовими степовими видами птахів є дрофа, стрепет, сіра куріпка, степовий орел, канюк, пустельга. Видова різноманітність плазунів більша, ніж в лісах. Це – степова гадюка, кілька видів ящірок, полозів, вуж звичайний тощо.

До степових екосистем помірного поясу морфологічно близькі тропічні степи або *САВАНИ*, в яких переважає багаторічна трав'яниста рослинність з поодинокими деревами чи групами дерев, які зустрічаються досить рідко. Розміщені савани в теплих областях, де протягом року випадає велика кількість опадів (100-1500 мм), але є один чи два тривалі сухі сезони, коли вигаряє вся рослинність і виникають пожежі.

Найбільша область цього типу розміщується в Центральній та Східній Африці, але є вони також в Південній Америці та Австралії.

Рослинність складається з невеликої кількості видів, стійких до засухи і пожеж. В покриві домінують високі злаки. З дерев зустрічаються ксероморфні форми з своєрідною кроною – плоскою

або парасолеподібною - акації, інші чагарникові форми з родини бобових, баобаби, кігелії, деревовидні молочайні, що екологічно близькі до кактусів. В сухі періоди дерева скидають листя.

Африканська савана не має собі рівних за чисельністю та різноманітністю популяцій копитних. Це різноманітні антилопи, зебри, жирафи. Тут зустрічається також багато видів гризунів, слони, багато видів хижаків. Проте, з досить великої площі саван диких тварин витіснили люди, випасаючи домашніх тварин. В дощовий період спостерігається спалах чисельності комах, тоді ж відбувається гніздування птахів. Рептилії, навпаки, більш активні в сухий період.

Отже, сезонні ритми в тропічних степах визначаються не температурним режимом, а дощами.

Саме в Східній Африці виявлені найдавніші викопні рештки людини, але поки що невідомо, який тип екосистеми та клімат панували в той час на цій території.

*ПУСТЕЛЬНІ ЕКОСИСТЕМИ.* Пустелі зустрічаються в тих областях, де протягом року випадає менше ніж 250 мм опадів. Іноді до пустель відносять також області, в яких кількість опадів більша, але вони розподілені дуже нерівномірно. Мала кількість опадів може бути викликана трьома причинами:

- постійним високим субтропічним тиском (Сахара і австралійські пустелі);
- географічним розташуванням в області “дощової тіні”, тобто за високим гірським хребтом, який не пропускає дощові хмари (пустелі на заході Північної Америки);
- великою висотою місцевості (пустелі Тибету та Болівії, пустеля Гобі).

В більшості пустель протягом року випадає певна кількість дощів, і зустрічається деяка рослинність, якщо ґрунтові умови не

виявляються зовсім непридатними (наприклад, рухливі піщані дюни, бархани). Єдині місця, де дощі зовсім не випадають протягом багатьох років – це Центральна Сахара і пустеля на півночі Чілі.

Доказано, що річна продукція сухої речовини є лінійною функцією від кількості опадів, тобто вологість – провідний лімітуючий фактор.

Чиста річна первинна продукція складає в пустелях менше 15 кг сухої речовини на гектар, а запас фітомаси, при сприятливих едафічних умовах – не більше 45 ц/га. В умовах зрошування, коли вода перестає бути лімітуючим фактором, на перше місце виходять едафічні умови. Якщо механічний склад ґрунту і вміст елементів живлення дозволяє, то внаслідок достатку кількості сонячної енергії, зрошувані пустелі можуть бути дуже продуктивні. Проте побудова та експлуатація ірригаційних систем дуже дорогі, головним чином, через постійне засолення ґрунтів, тому собівартість вирощеної продукції теж дуже висока.

Існують три життєві форми рослин, що адаптовані до життя в пустелях. Це – однорічники, які уникають засухи тим, що вегетують тільки при достатній вологості і мають дуже короткий період вегетації (ефемери). Другу групу складають сукуленти, такі як кактуси, молочайні тощо. Вони накопичують вологу і характеризуються типом фотосинтезу, при якому вода використовується дуже економно. Коренева система сукулентів, як правило, поверхнева. Корені здатні поглинати атмосферну вологу в нічний період і утримувати її. Третю групу складають пустельні чагарники з дуже розгалуженими пагонами та глибинними кореневими системами (кілька десятків метрів завдовжки). Багаточисельні гілки відходять від основного короткого стовбура з товстими дрібними листками. Пустельні чагарники всього світу морфологічно подібні між собою, хоча належать до різних систематичних груп. Чагарники ростуть поодинокі,

дуже віддалено один від одного, що знижує конкуренцію в умовах бідності природних ресурсів і, зокрема, вологи.

У найбільшій пустелі в світі Сахарі налічують близько 650 видів рослин. Серед них багато колючих форм – цилла колюча, верблюжа колючка африканська, джужгун, ефедра крилата, дрік сахарський тощо. Для південних африканських пустель характерні сукуленти з родин Молочайних, Лілійних, Аїзоонових, Ластовневих. Деякі з них зовні подібні до кактусів, агав, або до каменів сіро-зеленого чи бурого кольору. В пустелі Наміб зустрічається унікальна рослина – вельвічія дивна з Голонасінних. Пустелі Південної Америки дуже бідні на рослинність, представлену лишайниками, синьо-зеленими водоростями, окремими видами кактусів та деяких інших рослин. В пустелях Північної Америки найхарактернішими видами є кактуси, агави, юкки тощо, в австралійських пустелях – Лободові, акації, казуарини, евкالیпти, специфічні подушковидні злаки.

На основі температурного режиму розрізняють два типи пустель – холодні та жаркі. В жарких пустелях домінують ксерофітні чагарники, в холодних – види полину, галофіти з родини лободових тощо.

В пустелях ґрунт часто буває вкритий мохами, лишайниками, синьо-зеленими водоростями, які утворюють стабілізуючу кірку.

Пустельні тварини також адаптовані до нестачі води. Плазуни і деякі комахи мають непроникні покриви і виділяють сухі екскрети (сечову кислоту і гуанін). Випаровування з поверхні дихальних шляхів зведено до мінімуму завдяки особливій системі внутрішніх дихалець. В багатьох тварин утворюється метаболічна вода в результаті розщеплення вуглеводів чи жирів, яка часто буває єдиним джерелом отримання вологи.

Ссавці менш адаптовані до умов пустелі, оскільки виділяють значну кількість води в результаті обміну речовин. Типовими

пустельними мешканцями є гризуни – кенгуровий щур, кишенькова миша, тушканчики, які живляться виключно сухим насінням і зовсім не п'ють воду. Вони водуть нічний спосіб життя, а день проводять у глибоких прозолонних норах, не витрачаючи воду на терморегуляцію. Деревні щурі отримують воду, поїдаючи сукуленти. Верблюди можуть тривалий час обходитись без води, тому що тканини їхнього тіла стійкі до підвищеної температури та обезводнення. Разом з тим, при можливості, верблюди можуть випити дуже велику кількість води.

*ВОЛОГІ ТРОПІЧНІ ЛІСИ.* Тропічні екосистеми характеризуються високою теплезабезпеченістю. Сумарна радіація складає 160-180 ккал/см<sup>2</sup> за рік, радіаційний баланс – 70-80 ккал/см<sup>2</sup> за рік; сума активних температур становить 9000-10000° і більше. Температура найтеплішого місяця досягає 30-34°C, найхолоднішого – 15-20 (до 25°C).

Сезонний ритм природних процесів підпорядкований режиму зволоження. Зима в цих широтах, перш за все, це – сухий сезон, хоч і з дещо зниженими температурами, а літо – вологий, але не найбільш жаркий період. Найвищі температури спостерігаються в кінці сухого сезону перед початком дощів (найчастіше в травні).

В залежності від кількості вологи, а також режиму її розподілу, розрізняють кілька типів тропічних лісів.

*НАПІВВІЧНОЗЕЛЕНІ СЕЗОННІ ТРОПІЧНІ ЛІСИ.* Сезонні тропічні ліси, в тому числі мусонні ліси тропічної Азії, зростають в областях з вологим тропічним кліматом, де є виражений сухий сезон тривалістю до 4-6 місяців, під час якого деякі або всі дерева втрачають листя ( в залежності від тривалості і різкості сухого сезону). Ключевим фактором в цих екосистемах є строгі сезонні коливання у випаданні досить значної кількості опадів протягом року.



Іноді тут протягом року випадає дощів більше ніж у вологих тропічних лісах, а саме 1500-3000 мм за рік, іноді до 5000 мм, а в передгір'ї Гімалаїв випадає рекордна кількість дощів – 10-12 тисяч мм за рік. Проте така величезна кількість опадів приурочена до вологого періоду.

Там, де тривалість сухого і вологого періодів приблизно однакова, сезонність проявляється так само, як в листопадному лісі помірної зони, причому “зима” тут відповідає сухому сезону. В сезонних тропічних лісах найчастіше листя втрачають найвищі дерева, що піднімаються над пологом лісу, а пальми та інші дерева з нижніх ярусів зберігають листя, оскільки під час засухи зберігається накопичена волога в ґрунті. Звідси й походить термін “напіввічнозелений”.

За своїм видовим багатством сезонні тропічні ліси займають друге місце після дощових тропічних лісів і подібні до них своєю структурою та зовнішнім виглядом. Їх зближує наявність у деяких дерев дисковидних коренів, кауліфлорії (розвиток квіток і плодів безпосередньо на стовбурах та товстих гілках). Сезонні ліси характеризуються щільним кількаярусним деревостаном, великою кількістю ліан, епіфітів, особливо папоротеподібних. В мусонних лісах Південно-Східної Азії поширені види з родин Двокрилоплодових (Диптерокарпових), Панданових, Пальмових, фікуси, саговники, бомбакси. В африканських лісах поширені види Подокарпових, деревовидні папороті, пальми, дикорослі види бананів, самба, гільдегардія, мансонія, кола, червоне дерево.

З тварин в сезонних лісах поширені види приматів, тигри, леопарди, ведмеді, копитні, в африканських лісах, крім того, лісові слони, карликові буйволи, дрібні лісові антилопи, карликовий бегемот, лісові свині. Для сезонних лісів характерна велика кількість

птахів, земноводних, комах, плазунів. У водоймах поширені різноманітні види земноводних, риби, з плазунів – крокодили.

Лісова підстилка мало виражена через швидке її розкладання. Обидва етапи гуміфікації також проходять швидко, тому ґрунти малопотужні і дуже нестійкі проти ерозій, особливо після вирубування деревостану.

#### *ЕКВАТОРІАЛЬНІ ВОЛОГИ ЛІСОВІ ЕКОСИСТЕМИ.*

Температурний та радіаційний режим цих лісів близький до екосистем сезонних лісів, проте протягом всього року спостерігається однакова температура (26-28°C). Значно різкіше виражене добове коливання температури – на 10-12°. Середня відносна вологість повітря також рівномірна протягом року (70-80%), але добові коливання досить суттєві – вдень вологість повітря становить 60-70%, вночі – 95-100%. Дощів на рівнині випадає не менше 2000 мм за рік, в горах – до 5-7 тисяч мм. Найтипівішими є так звані зенітальні дощі, які випадають в другій половині дня. Вони мають характер сильних злив, супроводжуються грозами. Протягом року спостерігаються два піки дощів – весною і восени. В зонах екваторіальних тропічних лісів сформована густа і повноводна річкова сітка з досить рівномірним гідрологічним режимом.

Дощові ліси дуже густі, багатоярусні, багаті за флористичним складом. На одному гектарі такого лісу описують більше видів, ніж у флорі Європи. Наприклад, на острові Калімантан відомо не менше 10-11 тисяч видів рослин. У вологих тропічних лісах спостерігається дуже високий відсоток ендемічних видів. За видовим флористичним різноманіттям найбагатшими є південноамериканські екваторіальні ліси (близько 40 тис. видів). На другому місці стоять африканські екваторіальні ліси – близько 25 тис. видів. Тільки деревних порід в африканських лісах налічується близько 3 тисяч, в тому числі близько тисячі – в першому ярусі.

Ліси мають багатоярусну будову. Верхній ярус, що складається з дуже високих дерев заввишки 40-60 (до 80 м), сильно розріджений. Другий ярус утворюють дерева заввишки 20 м. Це – суцільний, дуже щільний полог. Нижній ярус висотою до 10 м також переважно розріджений. Через слабку освітленість чагарниковий та трав'янистий яруси майже не розвинуті. Дуже розповсюдженими є ліани, які досягають іноді значної довжини, наприклад пальми-ротанга (200-300 м завдовжки). На кожному дереві можна виявити десятки видів епіфітів, це переважно орхідеї, бромелієві, папороті. Є також багато рослин-паразитів. Для африканських екваторальних лісів характерні види з родин Мелієвих, Бобових, Стеркулієвих. Типовими є цінні породи – червоне дерево (хайя), ебенове дерево, санталове дерево, гуарея, кофейні дерева, кола, пальми винна і оливна тощо. Під пологом дерев ростуть різноманітні чагарники, деревовидні папороті, банани. Багато є ліан, епіфітів. В лісах Південної Америки поширені представники родин Бромелієвих, Лецитієвих, Бобових, Мушкательникових, Пальмових тощо. У верхньому ярусі переважають мускатні дерева, райські горіхи, види динізії, кастаньї, вуакапуа, еуксилофори, каучуконосів. В середньому ярусі переважають пальми урукурі, кокосові пальми та деревовидні папороті. В нижньому ярусі зустрічаються ананаси, банани, папоротеподібні, ароїдні, саговники, монстери, філодендрони, бегонії та інші рослини. Серед епіфітів найбільше орхідних та бромелієвих. В Південно-Східній Азії дощові тропічні ліси представлені Диптерокарповими (до цієї родини відноситься більше половини видів дерев), Бобовими, фікусами, пальмами, деревовидними папоротеподібними, бамбуками, Пандановими. Серед епіфітів переважають орхідеї та папороті. Часто зустрічаються різноманітні рослини-паразити, наприклад рафлезія з найбільшою серед Покритонасінних квіткою (до 1 м в діаметрі).

Серед тварин в екваторіальних лісах поширені рослинноїдні форми, споживачі мертвої деревини (терміти, таргани), а також хижаки. Тут живе багато видів мавп, слони, носороги, тигри, леопарди, тапіри, кабани, буйволи, ведмеді, вовки, різноманітні гризуни. Спостерігається величезна кількість птахів, комах. Більшість тварин пристосовані до існування на певних ярусах дерев. Над лісовим пологом літають та полюють комахоїдні й хижі птахи, кажани. У верхньому ярусі лісу зосереджені листоїдні та хижі птахи й ссавці, в середньому ярусі – комахоїдні птахи й рукокрилі. Тварини, що живляться змішаною їжею, а також хижаки переміщуються між кронами та ґрунтом. Наземних хребетних мало, це переважно великі копитні та хижаки, що їх супроводжують. Є також група наземних та підземних гризунів і птахів – комахоїдних, трав'їдних та хижих. Виключно багатою є фауна безхребетних, переважно вузькоспеціалізованих щодо певних кормових рослин. Характерними є наземні п'явки.

Запаси біомаси тропічних лісів складають 400-500 т/га, продуктивність – 30-50 т/га за рік. Щорічний опад складає 15-20 т/га.

Біохімічний кругообіг в екваторіальному лісі відзначається найбільшою інтенсивністю і носить замкнутий характер. Ґрунт неглибокий, процеси мінералізації опадів і повторного поглинання мінеральних сполук дуже інтенсивні. Кореневі системи дерев дуже поверхневі – до 30 см.

В екваторіальному лісі майже не спостерігається сезонність ритмів розвитку природи. У різних видів рослин цвітіння, плодоношення, листопад тощо відбувається в різний час. Це ж стосується і тварин.

Дощові ліси зустрічаються в трьох головних зонах :

- басейни рік Амазонки і Оріноко в Південній Америці (величезний лісовий масив) і Центрально-Американський перешийок;
- басейни рр. Конго, Нігер і Замбезі в Центральній та Західній Африці і острів Мадагаскар;
- Індो-Малайська область та острови Борнео-Нова Гвінея.

Екваторіальні дощові ліси вважають легенями планети. Вони дуже вразливі щодо антропогенного впливу. На місці знищених лісів, в результаті вирубок або пожеж, практично майже неможливо створити сільськогосподарські угіддя або відновити ліс. Вирубка цих лісів, яка тепер набула величезних масштабів, може обернутись глобальною катастрофою для всієї планети.

В зоні екваторіально-тропічних лісів на низьких мулистих морських узбережжях і в гирлах деяких річок розвинулись своєрідні інтразональні екосистеми припливно-відпливної смуги – *МАНГРОВІ ЗАРОСТІ*. Вони поширені в басейнах Тихого та Атлантичного океанів від 32° пн. шир. до 44° пд. шир. Це густі одноярусні угруповання з вічнозелених невисоких дерев і кущів, пристосованих до існування в умовах щоденного затоплення морською водою. Крона низькорослих дерев і кущів мангрових заростей знизу ніби обрізана по лінії верхнього рівня води під час припливу. Під час відпливу оголюються стовбури і характерні для мангрових рослин ходульні корені бурого і білого кольору до 1,5 м заввишки. Типовими представниками мангрових дерев з ходульними коренями є види роду ризофора, бругієра, церіон. У деяких рослин наявні дихальні корені з чітко вираженим негативним геотропізмом, тобто ці корені, пронизуючи мулистий ґрунт, ростуть вгору і забезпечують рослину киснем. До таких рослин відносяться авіценія лікарська, соннерація кисла тощо. Мангрові зарості є місцем існування специфічних видів тварин, а також осередком розвитку мальків найрізноманітніших видів риб.

## ВОДНІ ЕКОСИСТЕМИ

### ПРІСНОВОДНІ ЕКОСИСТЕМИ АБО ЕКОСИСТЕМИ КОНТИНЕНТАЛЬНИХ ВОДОЙМ.

Їх поділяють на три групи: 1) водойми зі стоячою водою (озера, ставки, калюжі); 2) протічні водойми або водотоки (джерела, струмки, річки); 3) заболочені ділянки з рівнем води, що коливається протягом різних сезонів або років.

В порівнянні з наземними й морськими екосистемами, прісноводні екосистеми займають порівняно малу поверхню Землі, але їх значення для біосфери та людини величезне й визначальне. В разі нераціонального використання прісної води, вона може стати основним лімітуючим фактором для багатьох видів, в тому числі й для людини, як біологічного виду.

*ВОДОЙМИ ЗІ СТОЯЧОЮ ВОДОЮ.* Їх життя залежить від площі поверхні і глибини водойми, регіональних кліматичних умов і хімічного складу води. Більшість водойм зі стоячою водою в геологічному розумінні є молодими. Більшість великих озер утворились не раніше льодовикового періоду, лише деякі озера, такі як Байкал, мають давніший вік. Життя ставків триває кілька років, а невеликих – іноді й кілька місяців. Прісноводні екосистеми змінюються в часі зі швидкістю більш-менш пропорційною до їх розміру і глибини. Видова різноманітність тут невелика, і багато систематичних груп організмів широко розповсюджені в межах цілих континентів і навіть на різних континентах. Характерною рисою озер і великих ставків є їх *чітка зональність*. На дні водойм спостерігається послідовна зміна концентричних зон. Берег, внаслідок постійного ерозійного впливу хвиль, стає по суті обривом, біля підніжжя якого формується ерозійна тераса. На внутрішньому краю цієї тераси

відкладаються ще й наносні відклади, утворюючи акумулятивну терасу, верхня частина якої не постійно перебуває під водою.

В типових випадках на дні озера розрізняють прибережну *літоральну зону*, де зростають вкорінені прибережні рослини, *лімничну зону* або зону відкритої води, де домінує планктон, і *глибоководну (пелагічну) зону*, де зустрічаються тільки гетеротрофи.

*Літоральна зона.* Розподіл літоральної рослинності залежить від глибини зростання, фізичних властивостей субстрату і хімічного складу води. Зовнішній пояс зайнятий гігрофільною рослинністю (осоки, рогіз, комиш). На глибині приблизно 1 м вони змінюються гідрофітами, що плавають на поверхні води або занурені у воду (рдесники, жабурник, латаття). Флора водоростей представлена зеленими, діатомовими і синьо-зеленими водоростями. Глибше 3 м зустрічаються лише харові водорості. Фауна літоральної зони найбагатша в неглибоких евтрофних водоймах, густо вкритих рослинністю. На 1 кв. м знаходили до 4,4 тис. макроскопічних бентосних тварин. Серед них є такі, що пересуваються по дну і рослинах (молюски, ракоподібні, личинки комах), сидячі (губки, сувійки), організми, що живуть, зарившись в намул (личинки деяких комах, нематоди, кільчасті черви).

*Пелагічна зона* утворена мінеральними або органічними відкладами *автохтонного* (місцевого) або *аллохтонного* (наносного) походження. Мінеральні автохтонні відклади представлені переважно кальцитом з дикарбонату кальцію або черепашок молюсків, сполуками заліза, кремнію біологічного походження. Органічні автохтонні відклади утворились в результаті життєдіяльності і деструкції пелагічних планктонних і бентосних організмів. Бактерії відіграють важливу роль у забезпеченні розкладу і мінералізації речовин. Зообентос пелагічної зони включає найпростіших, нематод, кільчастих червів, личинок комах, молюсків та ракоподібних.

Видовий склад бентосних організмів у великій мірі залежить від сезонних варіацій і від насичення відкладів киснем.

*Зона відкритої води (лімнична зона)* населена планктоном, який є значно біднішим видами від морського планктону. *Планктон* – це екологічна група мікроорганізмів, що перебувають в завислому стані у товщі води. Фітопланктон представлений синьо-зеленими, діатомовими, зеленими, пірофітовими водоростями і бактеріями; зоопланктон – найпростішими, ракоподібними, личинками різних груп безхребетних. Склад і чисельність планктону змінюються в залежності від сезону, абіотичних та біотичних факторів. В помірній зоні максимум планктону припадає на осінній і весняний періоди, а мінімум – на літній і зимовий.

Розрізняють також *нейстон* – організми, що локалізуються на поверхні водної плівки – личинки комарів, водомірки, інші комахи, рачки, деякі водорості, - та *нектон* – вільноплаваючі організми. Це переважно риби, деякі комахи, рептилії, земноводні, деякі ссавці. Видовий склад нектону залежить від типу озера й географічного місця розташування. Типові види риби озер та ставків – окунь, щука, плотва, карп, лящ тощо.

В зв'язку з регулярним охолодженням і нагріванням води, її шари перемішуються і відбувається циркуляція вод. В найглибших озерах придонні товщі води не охоплюються циркуляцією, і там утворюється застійна зона з постійним хімічним складом та температурою.

**КЛАСИФІКАЦІЯ ОЗЕР.** Найчастіше озера класифікують за кількістю поживних органічних речовин тобто за *трофністю*.

1. *Оліготрофні озера* – бідні мінеральним азотом і фосфором. У воді високий вміст розчиненого кисню, а вміст CO<sub>2</sub> невеликий. Вода прозора, бідна на живі організми. Забарвлення води – синє або



зеленувате. До цього типу належать глибокі озера з піщаними берегами.

2. *Евтрофні озера* – багаті на азот і фосфор. Азот міститься у формі аміаку. Чисельність живих організмів дуже висока, і це призводить до недостатності кисню. Вода малопрозора, забарвлення – від зеленувато-бурого до коричневого. Навколо таких озер є широкі смуги прибережної рослинності.

3. *Мезотрофні озера* – є перехідним типом між оліго- і евтрофними типами. Евтрофікація відбувається внаслідок розширення поясів літоральної рослинності, а також внаслідок поступлення побутових стічних вод, змиву ґрунту, рослинних решток.

4. *Дистрофні озера* – це неглибокі озера з берегами, порослими торфоутворюючою рослинністю. Вода малопрозора, бурого кольору через наявність гумінових речовин. Кисень в дефіциті, реакція води кисла.

#### *ПРОТІЧНІ ВОДНІ ЕКОСИСТЕМИ (ВОДОТОКИ).*

Характеризуються трьома відмінностями від водойм зі стоячою водою.

1. Наявність течії води, що є важливим контролюючим і лімітуючим фактором.

2. Інтенсивніший контакт і обмін між водою й сушею, що робить ріку або струмок більш відкритою екосистемою.

3. Вища концентрація кисню і рівномірний його розподіл по всій товщі води. Більш-менш рівномірна температура всієї товщі води.

На протязі конкретного водного потоку переважно виділяють дві зони.

1. *Перекасти*, тобто ділянки з досить швидкою течією. Тут дно вільне від намулу й піску, тверде. Вода чиста й прозора, багата на кисень. В цій зоні проживають спеціалізовані організми, які міцно

прикріплюються до субстрату (личинки струмковиків) або здатні плисти проти течії (форель).

2. *Плеса* – глибоководні ділянки з повільною течією. Дно вкрите намулом та піском, що утворюють м'який субстрат, в якому існують риучі тварини. В зоні плеса існують кращі умови для розвитку плаваючих організмів, водоростей, планктону й бентосу. Екосистема великого плеса подібна до озерної.

За хімічним складом води ріки поділяють на дві групи.

1. *Карбонатні* або твердоводні ріки, що містять 100 % або більше розчинених неорганічних сполук.

2. *Хлоридні* або м'яководні ріки, де розчинених речовин міститься менше 25% .

Хімізм води карбонатних рік визначається переважно вивітрюванням скельних порід, а домінуючий фактор, що визначає хімізм хлоридних рік – атмосферні опади.

Для теплих низин характерний третій тип рік – “чорні” або *гумусні ріки* – з високою концентрацією розчинених органічних речовин (р. Амазонка та ін.).

В європейських ріках в ході течії від верхів'я до низин ріки, розрізняють зони:

- *зона форелі* (прохолодні й швидкі води);
- *зона хариуса й вусача* (вода з достатньо швидкою течією);
- *зона ляща та корона* (течія повільна, дно вкрите намулом).

На берегових відкосах річок водяться амфібії, птахи, ряд ссавців (бобер, видра, водяний щур, водяна бурозубка). Ланцюги живлення характеризуються бідністю харчової бази. Планктон мало розвинений, але течія несе органічні рештки, якими живляться тварини (губки, гідри, молюски, личинки різних груп тварин). Багато тварин – всеїдні. Продуктивність річок сильно коливається в

залежності їхніх фізико-хімічних особливостей. Холодні оліготрофні відрізки річок – малопродуктивні, а евтрофні – високопродуктивні.

Серед екосистем водотоків особливе місце займають гирла рік, що розширюються до моря. Їх ще називають *естуаріями*. Це перехідні зони між морською і прісною водою, які характеризуються певними особливостями:

- коливанням рівня води, концентрації солей;
- складним режимом течії;
- великою кількістю відкладів, органічних сполук у воді тощо.

Тут мешкають переважно морські та деякі прісноводні види, пристосовані до постійних змін соленості. Угрупування живих організмів дуже багаті й різноманітні.

**ЗАБОЛОЧЕНІ ДІЛЯНКИ (БОЛОТА).** Це ділянки суші, що хоча б частину року вкриті прісною водою; ґрунт насичений водою постійно або протягом більшої частини року. Це дуже відкриті екосистеми. Болота займають приблизно 2 % поверхні суші, але в них міститься до 15 % вуглецю. Торфовища містять більше 20 % вуглецю від маси ґрунту. Болота відіграють дуже важливе значення в природі як резервуари вологи та природні її фільтри. Вони є місцем зростання великої кількості видів рослин, в тому числі й рідкісних, місцем проживання та гніздування водоплавних птахів, амфібій, інших хребетних та багатьох безхребетних.

Болота класифікують в залежності від періодичності коливань рівнів води та поживності ґрунту. Розрізняють:

1. *Річкові болота*, розміщені в пониженнях рельєфу і заплавах річок, в місцях старого русла ріки – стариці. Річкові болота пов'язані з річками системою підземних вод.

2. *Озерні болота*, з'єднані з озерами, ставками або каналами. Вони періодично заповнюються водою, коли її рівень підвищується в цих глибоководних водоймах.

3. *Власне болота* виникають в пониженнях рельєфу та інших місцях з недостатнім стоком води. В залежності від поживності ґрунту їх поділяють на такі групи:

- *верхові або оліготрофні болота*, в рослинному покриві яких панують сфагнові мохи;
- *низові або еутрофні болота* – порослі високою гігрофільною рослинністю;
- *мезотрофні болота* – проміжний тип між двома попередніми. В рослинності переважають гігрофільні види – осоки, злаки, пухівки тощо.

Проміжним типом між луками й болотами є *заболочені луки*.

### **ЕКОСИСТЕМИ СВІТОВОГО ОКЕАНУ.**

Океани з їх басейнами займають майже 70 % Земної поверхні. Вони є величезними і найбільш різноманітними в біологічному відношенні екосистемами Землі. Світовий океан заселяють приблизно 200 тисяч видів рослин і тварин, але провідне значення в житті океану мають кілька тисяч видів, що є основними за біомасою й продукцією. Щоб зрозуміти особливості екосистем Світового океану, необхідно відзначити такі основні характеристики його середовища:

1. Глобальність розмірів і величезні глибини, освоєні життям.
2. Безперервність середовища (всі океани з'єднані між собою).
3. Постійна циркуляція вод (наявність сильних вітрів, які спрямовані протягом всього року в одному напрямку, наявність поверхневих та глибинних течій).
4. Панування різних хвиль, припливів і відпливів, що обумовлює помітну періодичність життя угруповань, особливо в прибережних зонах.
5. Соленість і сильна буферність води.

6. Наявність розчинених біогенних елементів, які є лімітуючим фактором, що визначає розміри популяцій.

Світовий океан в світлі сучасних уявлень розглядається як макроекосистема, взаємозв'язана й взаємообумовлена геофізичними й геохімічними процесами глобального масштабу.

Загальна площа океанів і морів в 2,5 рази перевищує територію суші. Океанічні води вкривають майже  $\frac{3}{4}$  поверхні Земної кулі шаром середньої товщини близько 4 км.

*ФІЗИКО-ХІМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ОКЕАНІЧНИХ ВОД.* За своїми властивостями, особливостями розвитку динамічних і фізико-хімічних процесів океанічні води корінним чином відрізняються від континентальних вод загальною масою і товщиною океаносфери; вищим вмістом розчинених солей (в середньому 35 г на 1 л) в порівнянні з континентальними водоймами, де соленість становить звичайно менше ніж 1-2 г на л, а також відносною сталістю солевого складу.

Підвищений вміст солей збільшує щільність океанічних вод. При соленості 35 г/л точка замерзання води дорівнює  $-1,9^{\circ}\text{C}$ , а точка найвищої щільності  $-3,5^{\circ}\text{C}$ . Отже, утворення криги, на відміну від прісних водойм, тут починається значно швидше ніж досягнення водою найбільшої щільності. В зв'язку з цим, в океанах вертикальне переміщення води досягає будь-якої глибини. Це сприяє збагаченню киснем найглибших шарів, окисленню органічних і неорганічних речовин у придонному шарі і в донних відкладах. Інакше життя могло б існувати лише у верхніх шарах води. Активне перемішування вод океаносфери призводить до того, що в планетарний обмін речовин і енергії входить вся товща вод. Через величезну масу води, тепла, розчинених газів, мінеральних та органічних сполук океаносфера регулює глобальний кругообіг речовин та енергії. Поглинаючи чи

виділяючи тепло, вологу та газоподібні речовини, океаносфера сприяє підтриманню динамічної рівноваги в природі.

На дні Світового океану здійснюється нагромадження і перетворення величезної маси мінеральних і органічних речовин, тому геологічні й геохімічні процеси, що протікають в океанах і морях, виявляють дуже сильний вплив на всю земну кору.

**ЗОНУВАННЯ СВІТОВОГО ОКЕАНУ.** У будові дна Світового океану чітко виділяють три основні частини:

1. Прибережне мілководдя, яке називається *континентальним шельфом*, - це підводне продовження материка.
2. Перехідна зона від прибережного мілководдя до великих глибин – *материковий схил*.
3. Основна глибоководна частина – *ложе Світового океану*.

**КОНТИНЕНТАЛЬНИЙ ШЕЛЬФ.** За нижню межу континентального шельфа приймають ту ділянку, де відмічається різке збільшення кута нахилу дна, що свідчить про перехід до материкового схилу. Переважно за межу приймають відмітку 200 м глибини. Ширина шельфу невелика, в середньому вона становить приблизно 70 км. Загальна площа, яку займають континентальні шельфи, складає 7,6 % всієї екваторії Світового океану.

Мілководна зона континентального шельфу називається *прибережною* або *неричною зоною*, а зона берега між відмітками високої й низької води – *зоною припливу* або *літоральною зоною*.

Життя в океані зосереджено поблизу берегів, де є сприятливі умови для живлення. Ні в якому іншому місці, навіть в дощових тропічних лісах, немає такої різноманітності життя. Тут присутні такі екологічні групи організмів:

1. *Фіто- і зоопланктон*. Фітопланктон представлений мікроскопічними синьо-зеленими, зеленими, діатомовими та ін.

водоростями. Значну частину зоопланктону складає меропланктон (сезонний планктон). Він представлений пелагічними личинками донних організмів (крабів, морських червів, молюсків). Тут є також ракоподібні, мальки риб тощо.

2. *Фітобентос* складається з прикріплених водоростей – бурих, червоних, рідше зелених і мікроскопічних діатомових. *Зообентос* складається з двох компонентів. По-перше, – це організми, які живуть на поверхні дна, прикріпившись до нього або вільно пересуваючись по субстрату (*епіфауна*); по-друге, – це організми, які живуть зарившись в субстрат, будують трубки чи нори (*інфауна*). Агрегації бентосу розміщуються у вигляді так званих “паралельних” донних угруповань”. Вони розміщують паралельно до берега і розподіляються в залежності від глибини. У зообентосі особливо багато молюсків – мідії, устриці, лангусти, омари тощо, кишковопорожнинні, ракоподібні, черви.

3. *Нектон* (активно плаваючі організми) – риби, головоногі молюски, деякі ссавці (ластоногі, китоподібні) Найбільшу масу складають риби. У складі океанічного нектону їх відомо близько 15 тисяч видів. Їх біомаса складає 80-85 % всієї біомаси нектону. На другому місці стоять головоногі молюски – 600 видів і 15 % за біомасою, на третьому місці – ссавці (приблизно 100 видів і не більше 5 % біомаси). Все промислове рибальство світу майже повністю зосереджене в області континентального шельфу, або поблизу нього, особливо в районах підняття глибинних холодних вод (райони апвелінгу). Основу промислового рибальства складають порівняно небагато промислових видів риб – анчоус, оселедець, сардина, камбала, палтус, тунець тощо. Тепер, проте, вже пройшов пік світових виловів риби, в більшості районів спостерігається перевилов. Тому в майбутньому, очевидно, відбудеться перехід на

марикультуру (рибні господарства в замкнутих морських заливах і лиманах).

*ЛИМАНИ* – напівзамкнуті прибережні водойми, що вільно з'єднані з відкритим морем. Таким чином, лиман перебуває під сильним впливом припливів, а морська вода змішана з прісною водою материкового стоку. Хоча лимани є перехідними зонами між прісними й морськими водоймами, проте багато їх фізичних і біологічних особливостей зовсім унікальні. З точки зору геоморфології, розрізняють 4-5 типів лиманів:

1. Затоплені річкові долини в гирлі ріки (Дністровський. Дніпровський лимани);
2. Лимани типу фіордів – глибокі, Ÿ-подібні виїмки берега, створені діяльністю льодовиків (Норвегія, Аляска);
3. Лимани обмежені мілинами або бар'єрними островами. Вони під час припливів заповнюються морською водою, а під час відпливів – частково обсихають;
4. Лимани, утворені внаслідок тектонічних процесів – просідання земної кори і утворення берегових виїмок (Сан-Франциско).

Лимани характеризуються деякими важливими особливостями, які служать основою для їх виділення як екосистеми.

1. Вони переважно високопродуктивні, характеризуються великим вмістом фосфору і інших біогенних елементів.
2. Висока активність автотрофів трьох типів – макрофіти (вищі рослини), фітобентос, фітопланктон, які круглий рік забезпечують живлення гетеротрофів.
3. Лимани служать місцем відгодівлі молоді багатьох морських промислових риб та ракоподібних

*МАТЕРИКОВИЙ СХИЛ.* Це підводна основа материків. За його нижню межу приймають те місце, де різко змінюється кут нахилу дна:



від великих значень материкового схилу до невеликих кутів нахилу ложа. Такий перелом відбувається на глибині приблизно 3000 метрів. Ширина материкового схилу в середньому близька до 90 км.

Материковий схил може бути геологічно та сейсмічно активною зоною, перерізаною каньйонами і жолобами, вона піддається дії підводної ерозії та обвалів.

*ОБЛАСТЬ ОКЕАНІЧНИХ ГЛИБИН АБО ЛОЖЕ СВІТОВОГО ОКЕАНУ.* Займає 77% загальної площі Світового океану і майже половину поверхні планети. Знаходиться на глибині від 2 до 5 тисяч м. Ложе океану перерізають впадини, глибина яких досягає 6 тисяч м. Ложе багаторазово пересікається хребтами й порогами. Деякі хребти є величезними підводними гірськими системами, значно більшими за своїми розмірами від гірських масивів суші. Ці хребти розташовані, в основному, в меридіальному напрямку і ділять всі океани на дві, а Тихий океан – на три глибоководні частини. Вважається, що серединноокеанські хребти залишились після того, як розійшлися континенти, що колись становили єдине ціле.

Область океанічних глибин – величезна екологічна гетеротрофна система. Первинне джерело енергії розміщене значно вище. Гетеротрофи живляться продуктами деструкції організмів, які живуть у верхніх шарах води. За кількістю світла, що проникає в товщу води, океан підрозділяють на дві горизонтальні зони – верхню *еуфотичну* або *зону первинної продукції* і нижню *афотичну* або *гетеротрофну*. В прозорих водах океанічної області еуфотична, тобто освітлена зона досягає 100-200 м глибини, а в більш мутних і багатших на органіку прибережних водах – не більше 30 м. Афотична неосвітлена зона, що простягається до величезних глибин, характеризується відсутністю фотосинтезу. Вона заселена виключно гетеротрофами. Дві третини біомаси океану зосереджено у верхніх 500 метрах. Причому тварини живуть нижче від рослин.

Через низьку концентрацію біогенних елементів у еуфотичній зоні більша частина відкритого океану є біологічною пустелею, в порівнянні з прибережними зонами, лиманами, кораловими рифами. Арктичні й антарктичні води значно продуктивніші від вод середніх широт, в зв'язку з чим в полярних областях живе велика кількість риб, китоподібних, ластоногих тощо.

Основу ланцюгів живлення у відкритих морських водах становить *мікропланктон*. До нього відносять мікроорганізми, які не затримуються у планктонних сітках, зроблених з нейлону чи шовкової тканини. Розрізняють *автотрофний планктон (фітопланктон)* – різноманітні мікроскопічні водорості – синьо-зелені, зелені; і *гетеротрофний планктон (зоопланктон)* – бактерії, безбарвні флагеляти, інші найпростіші. *Макропланктон* – сукупність мікроорганізмів, що затримується планктонними сітками, утворений діатомовими водоростями, дінофлагелятами, дрібними ракоподібними.

Зв'язок між автотрофами і гетеротрофами забезпечується детритом – у вигляді завислих і розчинених органічних сполук.

Планктон є основою живлення нектону – вільноплаваючих організмів, яких у відкритому океані значно менше, ніж у зоні континентального шельфу.

Глибоководна фауна відзначається дуже високим різноманіттям і адаптацією до високого тиску й повної темряви. Виявлено, що у глибоководних океанічних відкладах існує значно більше видів тварин (інфауна) ніж у донних відкладах континентального шельфу, хоча щільність населення (на 1 кв. м) в глибоководних зонах значно нижча. Спостерігається розрідженість тварин, яка поєднується з їх високою видовою різноманітністю. На великих глибинах мало їжі і трапляється вона рідко, але глибоководні мешканці добре адаптовані до таких умов.

Глибоководні риби мають курйозний вигляд. Деякі з них світяться (риби-лампи), в інших світяться кінці рухливих променів, які служать для приваблення здобичі (риби-ангели); у багатьох – величезні роти і вони можуть поглинати здобич більшу від них самих (риба-гадюка, хаулід).

## УРБООЕКОСИСТЕМИ

Стандартна урбанізована територія (місто), особливо промислове – це гетеротрофна або неповна екосистема, що отримує енергію, живлення, воду, волокнисті матеріали та інші речовини з великих площ поза його межами. Від природної гетеротрофної системи місто відрізняється такими ознаками:

1. Значно інтенсивнішим метаболізмом в розрахунку на одиницю площі, для чого необхідний великий притік концентрованої енергії ззовні (тепер, головним чином, у вигляді паливних корисних копалин);
2. Великими потребами в поступленні речовин ззовні, наприклад металів, не тільки для підтримання життя, але й для потреб промисловості, побуту тощо;
3. Більш потужним і токсичним потоком відходів, багато з яких – синтетичні сполуки, значно токсичніші ніж природна сировина, з якої вони отримані.

Тепер більшість міст мають широкий “зелений пояс” або включають в себе автотрофний компонент – парки, сквери, дерева, газони й клумби, ставки й озера. Органічна продукція цього зеленого компоненту не відіграє помітної ролі у постачанні людей і механізмів органічними речовинами й енергією, але є середовищем існування і джерелом їжі для міських тварин – птахів, деяких гризунів, земноводних, комах та інших безхребетних. В містах є також велика група тварин, які живляться харчовими відходами людей і продуктами їх харчування – гризуни, таргани, деякі птахи.

Люди та механізми повністю залежні від поступлення їжі, енергії та інших матеріалів ззовні а також, певною мірою, від вчасного видалення відходів. Зелені насадження міста мають естетичне і рекреаційне значення але вимагають високих енергетичних та інших

витрат за доглядом. Наприклад, підраховано, що щорічні енергетичні дотації для газону (праця, бензин, добрива) приблизно такі ж, як для вирощення врожаю кукурудзи на такій самій площі.

Міста ростуть значно швидше ніж загальна чисельність населення, навіть в країнах, що розвиваються. Площа суші, зайнята містами, в різних районах світу складає 1-5 %. Але міста впливають на великі площі поза своєю територією: на водотоки, ліси, поля. По суті, величезні площі Земної кулі працюють на ці гетеротрофні екосистеми або перебувають під їх впливом. Вплив може бути прямим або опосередкованим. Наприклад, місто може вплинути на ліс через викиди газоподібних речовин, або опосередковано, вимагаючи якоїсь певної породи дерев.

Споживання енергії в містах надзвичайно інтенсивне. Один гектар міста споживає енергії в кілька раз більше ніж така ж площа сільської місцевості. В результаті функціонування міста утворюється тепло, пил, інші речовини, які забруднюють повітря і змінюють клімат міста, в порівнянні з навколишніми територіями. В містах тепліше, більше туманів, мряки, менше сонячного світла. Розбудова міст призводить до ерозії ґрунтів. Міста серйозно впливають на всю біосферу, викидаючи у величезних кількостях вуглекислий газ, оксиди сірки, азоту тощо.

Таким чином, з точки зору екології, сучасне місто – це паразит свого сільського та природного оточення, який не виробляє їжу та інші органічні сполуки, забруднює повітря, викидаючи в нього величезні об'єми шкідливих речовин, і не повертає в кругообіг воду та неорганічні сполуки. Величезні кількості води безповоротно вилучаються з поверхневих і підземних джерел. Крім того, туди скидаються різноманітні відходи.

## **АГРОЕКОСИСТЕМИ.**

Сільськогосподарські екосистеми, як і міста, залежать в своїх енергетичних потребах від районів, відділених від них, а відходи сільськогосподарського виробництва теж можуть впливати на відділені райони (наприклад, ДДТ).

В порівнянні з урбосистемами, значно більшу частину агроекосистем займають автотрофи, але вони мають три відмінності від природних екосистем, які функціонують за рахунок сонячного світла:

1. агроекосистеми отримують допоміжну енергію, що знаходиться під контролем людини – у вигляді м'язової сили людини чи тварин, добрив, отрутохімікатів, сільськогосподарських механізмів, що працюють на пальному, води для зрошування тощо;

2. різноманітність організмів в агроекосистемі різко знижена в результаті людської діяльності (людина прагне до монодомінантності с/г культур, щоб отримати максимальний вихід якого-небудь продукту);

3. домінуючі види рослин і тварин в агроекосистемах підлягають не природному, а штучному добору. Він спрямований на підвищення продуктивності не екосистеми в цілому, а окремого виду.

При сільськогосподарському виробництві спостерігаються втрати – ерозія ґрунтів, їх забруднення через внесення пестицидів, добрив, а також їх перенесення у водойми, підвищена чутливість екосистеми до змін погоди, шкідників.

Під рілля сьогодні відведено приблизно 10 % суші – це, в основному, колишні степи, прерії, ліси, в меншій мірі – пустелі й болота. Ще 20 % суші займають пасовища, призначені для вирощування тваринної продукції. Крім того, значні площі займають сінокоси, що також служать кормовою базою для сільськогосподарських тварин.

Вважається, що на сьогодні всі найкращі ґрунти вже відведені під с/г угіддя. Використання інших угідь вимагає більших витрат і тому малорентабельне.

Агроекосистеми поділяють на дві групи:

1. *Агроекосистеми доіндустріального періоду* – самодостатні, з використанням додаткової енергії у вигляді м'язових зусиль людини і тварин. Продукція цих агроекосистем використовується для харчування сім'ї власників і для продажу чи обміну на місцевому ринку. Навіть сьогодні 60 % ріллі обробляється доіндустріальним способом, причому більша частина угідь припадає на країни з високою чисельністю населення (країни Азії, Африки, Південної Америки, що розвиваються). В залежності від місцевих ґрунтових, водних, кліматичних умов, такі агроекосистеми можуть бути:

- *тваринницькими* (в аридиних та напіваридних регіонах – саванах, преріях, пампасах тощо), що спеціалізуються на розведенні великої рогатої худоби і використанні продуктів тваринництва;

- *кочовими або підсічно-вогневими землеробними системами* (практикуються в лісових районах тропіків). Після розчищення ділянок лісу і спалення деревних залишків на певній площі кілька років вирощуються с/г культури, поки ґрунт не виснажиться. Потім ця ділянка залишається і відбувається природне відновлення лісу.

- *Заливні* та інші постійні немеханізовані системи, наприклад для вирощування рису. Такі угіддя створюються в місцях, де відбуваються постійні сезонні паводки (наприклад, в долинах річок) або в штучно створеній системі каналів.

2. *Інтенсивні механізовані агроекосистеми* з великими енергетичними дотаціями у формі пального, хімікатів і роботи машин. Продукція такої системи значно перевищує місцеві потреби, тому надлишок продуктів йде на експорт, вони перетворюються на товар, який відіграє важливу роль в економіці держави.

