

наука для всіх наука для всіх наука для всіх наука для всіх



ЕКОСИСТЕМИ СВІТУ
В СТРУКТУРІ БІОСФЕРИ

БІОГЕОМІКА

О.О. Протасов

БІОГЕОМІКА

О.О. Протасов

ЕКОСИСТЕМИ
СВІТУ
В СТРУКТУРІ
БІОСФЕРИ

наука для всіх наука для всіх наука для всіх





**Протасов
Олександр Олексійович**

Доктор біологічних наук, професор, провідний науковий співробітник Інституту гідробіології НАН України. Автор близько 400 наукових праць, у тому числі — автор або співавтор 11 монографій у галузі загальної, технічної гідробіології, екології.

Більше 30 років автор досліджує екосистеми водойм, що знаходяться під значним техногенним тиском, а саме водних об'єктів, пов'язаних із експлуатацією теплових та атомних електростанцій. У цьому напрямі фахівцями в Україні, Польщі та Білорусі проведено багато робіт.

Саме дослідження в галузі технічної гідробіології спонукали автора зайнятися питанням про місце антропогенних техноекосистем у структурі біосфери. Багато наукових робіт О.О. Протасова присвячено проблемам структури і розвитку біосфери, життю у гідросфері, функціонуванню екосистем.

У книзі «Біогеоміка. Екосистеми світу у структурі біосфери» автор розвинув ідеї щодо структури біосфери, які уперше розглядалися в його фундаментальній праці «Життя у гідросфері. Нариси з загальної гідробіології», що також вийшла у Видавничому домі «Академперіодика» НАН України (2011). У цій книзі розглянуто структуру і склад цілісної біосфери Землі, головних її складових — біогеомів.

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ

БІОГЕОМІКА

О.О. Протасов

**ЕКОСИСТЕМИ
СВІТУ
В СТРУКТУРІ
БІОСФЕРИ**

КИЇВ
АКАДЕМПЕРІОДИКА
2017

УДК 504.7

П 83

doi: <https://doi.org/10.15407/akademperiodyka.333.382>

*Затверджено до друку Вченою радою
Інституту гідробіології НАН України
(протокол від 25.09.2014 № 8)*

**Видання здійснено за кошти
Цільової комплексної програми «Створення
та розвиток науково-видавничого комплексу
НАН України»**

Протасов О.О.

П 83 Біогеоміка. Екосистеми світу в структурі біосфери /
Протасов О.О.; Інститут гідробіології НАН України. —
К. : Академперіодика, 2017. — 382 с.: іл.

ISBN 978-966-360-333-9

Екосистеми суходолу та гідросфери надзвичайно різноманітні. До структури біосфери вони входять не індивідуально, а в складі більших одиниць біосфери — біогеомів, сукупностей подібних екосистем. У книзі розглянуто принципи організації екосистем, біогеомів, структуру біосфери за єдиною схемою для екосистем гідросфери та суходолу. Глобальні зміни, що відбуваються в біосфері, пов'язані зі створенням людиною антропогенних техно-, урбо- й агроєкосистем, роль яких дедалі зростає.

Для викладачів, учителів, аспірантів, студентів, гідробіологів, екологів, фахівців у сфері охорони довкілля.

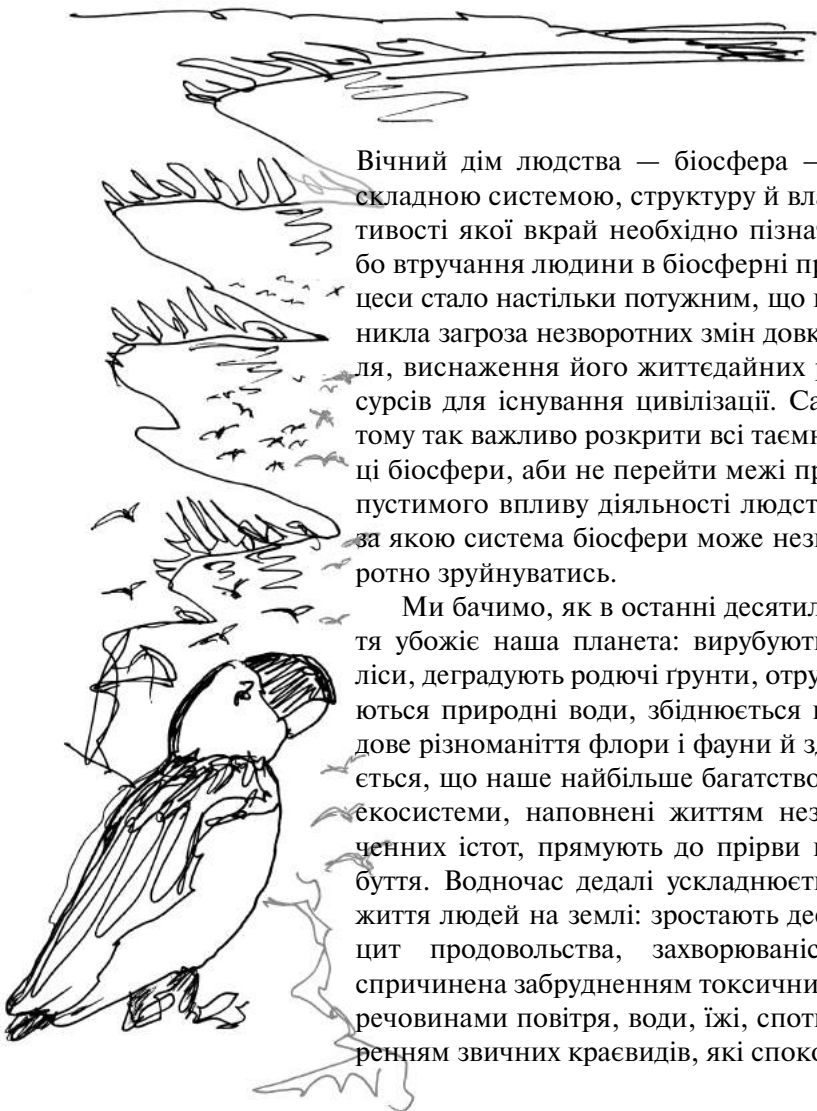
УДК 504.7

ISBN 978-966-360-333-9

© Протасов О.О., 2017

© Академперіодика,
оформлення, 2017

Передмова



Вічний дім людства — біосфера — є складною системою, структуру й властивості якої вкрай необхідно пізнати, бо втручання людини в біосферні процеси стало настільки потужним, що виникла загроза незворотних змін довкілля, виснаження його життєдайних ресурсів для існування цивілізації. Саме тому так важливо розкрити всі таємниці біосфери, аби не перейти межі припустимого впливу діяльності людства, за якою система біосфери може незворотно зруйнуватись.

Ми бачимо, як в останні десятиліття убожіє наша планета: вирубуються ліси, деградують родючі ґрунти, отруюються природні води, збіднюється видове різноманіття флори і фауни й здається, що наше найбільше багатство — екосистеми, наповнені життям незліченних істот, прямують до прірви небуття. Водночас дедалі ускладнюється життя людей на землі: зростають дефіцит продовольства, захворюваність, спричинена забрудненням токсичними речовинами повітря, води, їжі, спотворенням звичних краєвидів, які спокон-

віку милували око, та ускладненням і подорожчанням сільськогосподарських технологій.

Звісно, всі ці проблеми людству відомі, саме тому й з'явилися ідеї стосовно сталого розвитку світу, точніше, його екологічно самопідтримуваного розвитку, в якому передбачено збереження для наших нащадків довкілля хоча б таким, яким воно є сьогодні. Однак в який спосіб можна досягнути цього самопідтримуваного розвитку без ризику повернутися до неолітичного способу життя? Відповідь на це питання може бути знайдена лише після того, як людина достеменно зрозуміє динамічні зв'язки між компонентами і процесами у біосфері. Справді, коли антропогенні впливи за своєю потужністю стають сумірними з могутніми геологічними подіями, то ризики регіональних і глобальних екологічних катастроф набувають високої ймовірності прояву.

Антропогенні впливи одночасно скеровані на всю ієрархію екосистем — починаючи від окремих біогеоценозів і закінчуючи біосферою цілому. Така особливість впливу зумовлена наскрізною зв'язністю всіх елементів біосфери як системи систем.

Зазвичай розумінню сутності будь-якої системи передують створення відповідної класифікації її складових, систематизація притаманних їй процесів, визначення внутрішньої структури. Без такого підходу неможливо свідомо керувати перебігом подій у системі. Як зазначали відомі екологи, зокрема М.Ф. Реймерс, структуру біосфери цілеспрямовано, з використанням відповідних кількісних підходів фактично вивчали дуже поверхово, і вкрай дивно, що ми так мало знаємо про наш спільний дім. А він такий тендітний! Недарма В.І. Вернадський запровадив поняття «плівка життя».

Ця книга присвячена важливій проблемі — вивченню структури біосфери. Автор запропонував власну концепцію стосовно організації біоти і середовища життя нашої

планети, розглянув однотипні екосистеми як одну з ключових одиниць структури біосфери. Ці одиниці він назвав біогеомами й подав розгорнуте обґрунтування доцільності введення цього поняття.

Слід зазначити, що різні типи екосистем та їх місце у структурі біосфери неодноразово розглядали ті чи інші автори й раніше, здебільшого цю проблему досліджували біогеографи, однак їхні праці стосувалися в основному екосистем суходолу. Цінність та оригінальність цієї роботи полягає в тому, що автор зробив спробу розглянути типи екосистем як водних, так і наземних. Ґрунтовно, на конкретних прикладах, проаналізовано питання будови біосфери, структури й функціонування екосистем різного складу та її крупніших об'єктів — біогеомів. Цікавими й оригінальними є розмірковування автора про екологічну та біологічну конвергенцію, а також авторське тлумачення поняття «ноосфера», яке обґрунтував академік В.І. Вернадський.

Критичний аналіз існуючих на сьогодні класифікацій екосистем вводить у світ нових ідей і переконує у важливості створення несуперечливої, практично доцільної стосовно всіх екосистем гідросфери й континентів класифікації. Звісно, вона має враховувати і трофічну структуру екосистем, первинну продуктивність, потоки і колообіги речовин та енергії, механізми гомеостазу, негентропійні характеристики й чинники надійності екосистем різного типу.

Напевно існує зв'язок між ентропією як мірою впорядкованості структури екосистем, зокрема біогеомів, та їхньою стійкістю до дії негативних чинників кліматичної чи біологічної природи, й саме в цьому зв'язку виявляється така важлива риса екосистеми, як її надійність. Часто-густо екосистеми порушуються через зміни температур колообігів — від вузькоценотичних до біосферних у їх системному зв'язку. В цьому плані заслуговують на

особливу увагу вкрай важливі проблеми міжбіомної рівноваги і режиму перехідних зон між різними екосистемами та біогеомами.

На сталість екосистем і стан біосфери в цілому великою мірою впливають штучні екосистеми — агро- та урбо-екосистеми, особливо коли розораність земель занадто велика або міські агломерації дуже крупні і щільні.

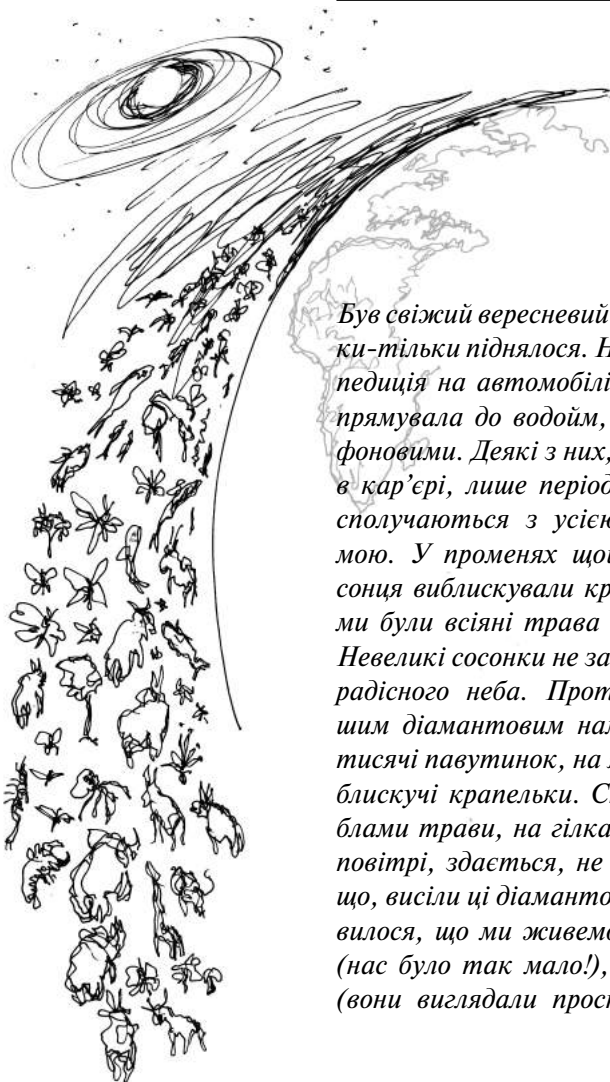
Цікавими є розмірковування автора щодо «передбачуваного майбутнього» біосфери, її еволюції в минулому і майбутньому, визначення ролі біогеомів у світлі ідей Ріо-де-Жанейро.

Жвава, неформальна мова викладу тексту надає монографії науково-популярного характеру за цілковитого збереження її глибокого фундаментального змісту. Сподіваємося, вона буде корисною для широкого кола читачів, які цікавляться нагальними проблемами сучасної екології, гідробіології, біогеографії та інших наук, пов'язаних із життям біосфери.

*Академік НАН України
Д.М. ГРОДЗИНСЬКИЙ*

*Світлій пам'яті знаних учених
О.І. Баканова, О.І. Кафанова, Т.А. Харченка,
О.П. Остапені, О.М. Гілярова, В.І. Монченка,
К.М. Хайлова, Д.М. Гродзинського,
Г.С. Шульмана, колег, з якими я обговорював
ідеї цієї книги, присвячується*

Вступ



Був свіжий вересневий ранок, сонце тільки-тільки піднялося. Наша невелика експедиція на автомобілі місцевих екологів прямувала до водойм, які ми називаємо фоновими. Деякі з них, як ось ця водойма в кар'єрі, лише періодично, через канал сполучаються з усією техноекосистемою. У променях щойно пробудженого сонця виблискували крапельки роси. Ними були всіяні трава та соснова глиця. Невеликі сосонки не закривали ранкового радісного неба. Проте найдорогоціннішим діамантовим намистом виглядали тисячі павутинок, на яких були нанизані блискучі крапельки. Скрізь — між стеблами трави, на гілках сосен і просто в повітрі, здається, не тримаючись ні за що, висіли ці діамантові мережива. Виявилось, що ми живемо не в світі людей (нас було так мало!), не в світі рослин (вони виглядали просто як тло всього

дійства), а в світі павуків! Вони непомітно облуптали свою павутиною все навколо. Це було їхнє царство! Так здавалося. І це було правдою!

Однак уся справа — в росі і в сонячних променях. Саме вони зробили цей павуковий світ видимим... Як часто ми не помічаємо важливих явищ поруч! Потрібні своя роса і свій сонячний промінь, щоб побачити приховане від нас. У цьому є сенс науки — відкривати і демонструвати нове.

В останній чверті ХІХ ст. видатний австрійський геолог Едвард Зюсс замислився над тим, що наша планета, яка геологу нагадує китайську кулю зі слонової кістки, перетворену вмілими руками ювеліра на цілу систему вкладених одна в одну сфер, начебто позбавлена ще однієї сфери. У своїй книзі, присвяченій геологічній будові Альп, опублікованій 1875 р., він дійшов висновку: «...одне здається чужим на цьому великому, складеному зі сфер (атмосфера, гідросфера, літосфера — *О.П.*) небесному тілі — органічне життя. На поверхні материків можна виділити самостійну біосферу». Нині видається дивним те, що Е. Зюсс, який запропонував поняття «гідросфера», тобто водна оболонка Землі, що першою впадає в око на глобусі Землі як Світовий океан, не згадував її як арену життя, вона не стала частиною біосфери.

Жива оболонка Землі. Вже в ХХ ст. великий мислитель Володимир Іванович Вернадський сформулював принцип всюдності життя. Звісно, ця «всюдність» не абсолютна на планеті. Так само, як в існуванні гідросфери — гігантського Світового океану, що охоплює всю планету — є практично безводні пустелі, не всюди однакова і «густота життя». Однак у масштабі планети це справді оболонка, сфера. Найімовірніше, це складне мереживо згущення та розрідження проявів життя. Адже й атмосфера, яка видається нам суцільною газовою оболонкою Землі, також складається з відособлених повітряних мас, цикло-

нального та антициклонального вихорів, згущень пари — хмар, тобто вона має свою структуру. Саме через складну структуру вона виконує важливі функції на межі нашої планети і космосу. Земля і Космос — це «середовище життя» атмосфери.

У свою чергу, атмосфера, літосфера, гідросфера — «середовище життя» організмів, які сукупно, за визначенням В.І. Вернадського, утворюють живу речовину біосфери. І ось тут ми знаходимо головну відмінність біосфери від усіх інших земних сфер: жива речовина, будучи специфічно структурованою, надзвичайно активно перетворює своє середовище. Цей зв'язок настільки сильний і всеосяжний, що біосферу не можна розглядати ні як зону життя на планеті, ні як власне життя, що виявляється в існуванні кожного індивіда та різних їх асоціацій. Саме тому, виходячи з двох основних принципів екології (асоціативності організмів і взаємозв'язку їх із середовищем існування), екосистеми розглядають як найменші елементи, «кванти» біосфери.

В.І. Вернадський для характеристики цілісності, сукупності всіх живих організмів запропонував поняття «жива речовина». Як геохімік він вважав, що серед різного типу речовин, що формують планету, жива речовина рівноцінна іншим, вона бере участь у постійному, як він писав, «русі атомів». Однак як біогеохімік (Володимир Іванович, власне, і був творцем цієї науки) учений бачив величезну відмінність між живою речовиною і неживим, «косним»*. У його праці «Біосфера і ноосфера», опублікованій 1945 р., читаємо: «живі природні тіла проявляються лише у формі дискретних тіл», тобто особин, індивідів. Цих організмів не тільки багато. Наприклад, в одному кубічному сантиметрі води з річки чи озера можна виявити сотні тисяч клітин планктонних водоростей, ще

* Термін В.І. Вернадського.

більше — бактеріальних клітин, і вони належать переважно до різних видів. Організми різноманітні!

Значно поширене нині словосполучення «біологічне різноманіття» (biological diversity) чи не першим вжив Г. Бейтс 1892 р. у праці «Натураліст на Амазонці». Побачивши протягом годинної екскурсії кілька сотень видів метеликів, він, імовірно, вигукнув: «Яке гігантське біологічне різноманіття!» Отож, коли він детальніше дослідив об'єкти свого спостереження і порівняв їх, то був вражений ще більше. З'ясувалося, що відрізняються не тільки види, а й особина від особини, у них дещо різні забарвлення, розміри тощо, тобто вони можуть мати різні фенотипні (зовнішні) ознаки. Якби йшлося не про метеликів, а про рослини, то можна було б виявити, що в одних умовах рослини одного й того самого виду ростуть як дерева, в інших — як невисокий чагарник, тобто є різними екологічними формами (екоморфами).

Водночас особини різних видів дуже подібні, якщо живуть у близьких умовах (риба і кит). Кожен вид має власні потреби в харчуванні та інших ресурсах, які він отримує із зовнішнього середовища, і способів отримання їх безліч. У кожного виду своя стратегія розмноження та розселення по земній поверхні, тобто існує різноманітність різноманітностей!

Що ж таке життя на планеті Земля? Життя має дискретну основу. Його одиниця — організми. У масштабах біосфери вони утворюють певну цілісність — живу речовину з власною ієрархічною структурою.

Розмаїтість властива всім сферам Землі без винятку, але в біосфері вона досягає свого максимуму. Величезна не тільки різноманітність елементів — складових частин біосфери, а й зв'язків між ними. Ми кажемо «елементів», а не біологічних видів, як прийнято зазвичай, тому що недостатньо говорити тільки про величезну кількість біологічних видів. Біорізноманіття — набагато ширше поняття.

Елементи біосферної системи різних рівнів взаємодіють, змінюються, перебувають у постійному русі, розвиваються. Існування, підтримання цілого відбувається за постійної зміни його елементів, частин. Живі організми, їхні асоціації, жива речовина загалом постійно взаємодіють із середовищем свого перебування. Вони живуть за рахунок ресурсів зовнішнього середовища. І, зі свого боку, чинять величезний вплив на косну природу. Живі організми, їх асоціації взаємодіють між собою. Одні з них живуть за рахунок ресурсів, які створюють інші.

Біосфера — це складна система, яку умовно можна подати формулою БІО + ГЕО, де перший доданок символізує все планетне життя, а другий — усі земні умови його існування. Ми говоримо про «земні» умови, але абсолютно справедливо В.І. Вернадський постійно підкреслював зв'язок біосфери з космосом. На Землю щорічно потрапляє до мільйона тонн космічного пилу і метеоритів, а з атмосфери постійно звірюються легкі гази — водень і гелій, що створює певний газовий баланс атмосфери. Та найважливіше — всі біологічні процеси (майже всі, і тут теж є різноманітність!) відбуваються за рахунок енергії Сонця. Земне середовище слугує медіатором — передавальною ланкою цієї енергії до живої речовини.

Біогеоміка — одна з наукових дисциплін, що дає змогу пізнати структуру біосфери, деякі важливі закономірності її життя. Основне питання, на яке вона прагне дати вичерпну відповідь, це: як саме з локальних екосистем формується складна, що існує вже понад три мільярди років, біосфера нашої планети? Біогеоми є об'єктами цієї дисципліни.

Якщо біосферу дуже умовно уявити як величезний живий організм, то біогеоценози можна порівняти з окремими клітинами цього організму. Однак як організм багатоклітинної істоти не складається безпосередньо з

клітин, так і біосфера не збудована з окремих екосистем. Так само, як сукупність клітин об'єднана в тканини, а тканини — в системи органів, екосистеми мають бути об'єднані в системи вищого порядку.

Ще в XIX ст. знаменитий німецький натураліст і мандрівник О. фон Гумбольдт сформулював принцип рослинної зональності, згідно з яким рослини подібних життєвих форм заселяють на планеті певні територіальні ділянки. Наприкінці XIX ст. відомий російський ґрунтознавець В.В. Докучаєв визначив основні закономірності розподілу природних зон. З півночі на південь, відповідно до зміни клімату (температури, кількості опадів), полярні пустелі змінюють тундри, далі простягаються зони тайги, листяних лісів, степів і т. д. У гідросфері все багатого складніше вже хоча б з огляду на її тривимірну просторову структуру. Отже, основним об'єктом дослідження біогеоміки є великі, субпланетарного масштабу, підрозділи біосфери. Предметом наукової дисципліни біогеоміки є об'єктивні закономірності формування цих підрозділів — біогеомів, їх взаємозв'язку, які, власне, і визначають функціонування біосфери.

Відомий український еколог М.А. Голубець для позначення наукової дисципліни, предметом якої є закономірності формування структури та функціонування екосистем, запропонував термін «екосистемологія». Однак річ у тім, що екосистема є основним об'єктом екології. Екосистемологія вивчає «анатомію» і «фізіологію» екосистем. Проте, відповідно до принципу емерджентності: «система має інші, нові властивості щодо властивостей її компонентів», поза рамками екосистемології мають залишатися сукупності, системи екосистем. Це вже сфера досліджень інших наук.

Є кілька наукових дисциплін, у рамках яких вивчаються біокосні системи вищого рівня, ніж екосистема: глобальна екологія (Будыко, 1976), біогеографія, що до-

сліджує ценотичні системи (Жирков, 2010), та ін. Однак, строго кажучи, всі вони мають свої об'єкти і предмет досліджень, свої специфічні завдання. І досі немає дисципліни, яка б вивчала природні сукупності екосистем як структурні одиниці біосфери. Так само, як, вивчаючи організм, ми не можемо задовольнитися вивченням клітин, а переходимо до органів, потім — системи органів, так і в дослідженні структури біосфери необхідно здолати «вішаблі» її організації.

Явище життя на планеті багатогранне. Працями багатьох учених, насамперед видатного мислителя ХХ ст. В.І. Вернадського, сформоване вчення про біосферу, проте ще не оформилася як самостійна цілісна дисципліна біосферологія. Наука зі своїми об'єктами, предметом, методологією, завданнями. Відомий російський учений Е.І. Слепян запропонував додати до наукового лексикону поняття «біосферософія», «біосферософське мислення», проте рівень світоглядних понять має забезпечуватися цілком конкретними дослідженнями, розробкою методології вивчення життя на найвищому рівні його організації на нашій планеті.

Видається, що біогеоміка має заповнити прогалину в ланцюгу наукових дисциплін, у рамках яких вивчаються біокосні системи на різних рівнях — від біогеоценозу (екосистеми) до біосфери. Це важливо, оскільки реальні екосистеми не існують самі по собі, вони є сусідами з іншими, взаємодіють, об'єднуються в системи вищого рівня. Біосфера ж не може існувати як якесь аморфне планетарне тіло, вона складно структурована, має свою організованість. Тільки тому багато мільйонів років функціонує цей складний механізм життя на нашій планеті.

2011 р. у видавництві «Академперіодика» вийшла друком моя книга «Життя в гідросфері». В ній наведено описи та характеристики біомів у водному середовищі. Однак біосфера єдина, і сама ідея представити екосистеми в

цілісній біосферній сукупності здалася мені дуже важливою. Розпізнати за величезною різноманітністю екосистем цих біокосних «квантів» біосфери її цілісну конструкцію, її структуру — ось завдання біогеоміки — наукової дисципліни, яка тільки формується.

Автор висловлює глибоку подяку колегам, з якими обговорював матеріали цієї книги, а саме: О.Ф. Алімову, С.А. Афанасьєву, М.Г. Карпінському, О.Г. Пономаренко, А.А. Силаєвій, І.О. Жиркову.

Автор буде дуже вдячний читачам за можливу дискусію (ел. пошта: protasov@bigmir.net).

Екосистема, біогеом, біосфера



Чому, поставивши своїм завданням вивчення структури біосфери, ми починаємо розмову з екосистеми? Річ у тому, що екосистема фактично є єдиним реально видимим, відчутним фрагментом, частиною, «шматочком» біосфери. Термін «екосистема» став настільки поширеним і загальноживаним, що, здається, не потребує додаткових роз'яснень: це «угруповання організмів разом із середовищем їх мешкання». Проте варто нагадати основні положення екології, що стосуються складу, структури та функціонування екосистем саме як елементів, «квантів» біосфери. Ліпше це зробити на якомусь прикладі.

Екосистема ставка. На думку Юджина Одума (1975), за найперший об'єкт досліджень для екологів слід узяти екосистему невеликого ставка або озера. Перевагою цього об'єкта є його доволі чіткі межі, невеликі розміри. Його можна окинути поглядом.

Давайте і ми зробимо екскурсію на найближчий ставок чи невелике озеро.

Малесенька частинка біосфери. Ставок — це непроточна або слабопроточна невелика водойма, що може утворитись у результаті обмеження стоку, наприклад струмка, річки, чи бути наливним.

Усі водні об'єкти, розмішені на суходолі, можна поділити на два великі класи: водотоки та водойми. Якщо у перших «все тече, все змінюється», то в других теж усе поступово змінюється, але не тече. Деякі озера взагалі не мають стоку, наприклад гігантське озеро-море Каспій. Проте водообмін відбувається і в них: оскільки є приплив, має бути і зменшення кількості води, наприклад унаслідок випаровування. Ставок — штучне (на відміну від озера) заглиблення в земній поверхні, наповнене водою — дощовою, ґрунтовою або накачаною насосом. В озері водообмін відбувається природним шляхом.

Чинники середовища, або ГЕО. Під час нашої екскурсії повіяв вітер, здійнялися невеликі хвилі. За їх впливу у водоймі формуються вітрові течії. У великих озерах існують так звані сейші, коли поверхня води під дією згінно-нагінних явищ починає повільно коливатись навколо центральної точки. Процеси ці дуже складні, їх вивченням займаються гідрологія та гідродинаміка. Для нас нині важливе інше — водна маса в нашій водоймі перебуває в русі: виникають горизонтальні вітрові течії, вертикальні переміщення та перемішування водної маси. Берег і дно водойми також не нерухомі, хоча ці зміни й неможливо побачити за короткий період спостереження. Хвилі розмивають берег, крім того, вони «сортують» часточки, які містяться на дні, в зоні їхньої досяжності (приблизно це глибина, що дорівнює двом висотам найбільшої хвилі): хвилі, відкочуючись, відносять углиб усі дрібні часточки, на дні, у мілководній зоні. Залишаються крупний пісок і галька. Ось чому пляж на озері, де бувають великі хвилі, складається з крупного піску, а в маленькому ставку навіть на мілководді дно вкрито мулом, адже тут не буває сильного хвилювання.

Оскільки у нас з вами немає хімічної лабораторії, ми не зможемо встановити склад речовин, розчинених у воді. Проте ми можемо виконати простий дослід. Візьмемо столову ложку мінеральної води з пляшки, її можна скуштувати — вона солона, правильніше сказати — мінералізована. Нагріватимемо її до повного випарювання й побачимо, що на поверхні ложки залишився білий наліт кристалів. Це і є солі, які були розчинені у воді. В океанічній воді їх зазвичай міститься 34—35 г у кубічному дециметрі (літрі). Якщо вода з нашого ставка випарується, практично не залишивши сліду, то ми маємо справу з прісноводною водою. До речі, найменша зміна вмісту солей у морській воді так само, як і температури, призводить до зміни її густини, солоніша вода в океані опускається глибше. Це пояснює виникнення океанічних коловоротів (вирів).

Тепер давайте сядемо в човен. Озброїмося простим приладом: мотузкою, розміченою на метрові ділянки, до кінця якої прикріплено вантаж, уміщений у білий поліетиленовий пакет. Маємо два в одному: лот для вимірювання глибини і подобу диска Секкі (дуже важливого, за всієї його простоти, приладу для визначення каламутності (прозорості) води, докладніше див. нижче).

Попрямуємо на човні до центральної частини ставка, вимірюватимемо глибину й відмічатимемо відстань від берега. Таким чином ми можемо скласти так звану батиметричну карту. З'єднавши точки однакової глибини ставка лініями, отримаємо карту ізобат. Як правило, глибина до центра водойми збільшується. Крім того, опускаючи лот до дна, ми можемо відчути, наскільки там щільний ґрунт. Поблизу берега він переважно щільніший, а на середині водойми лот може зануритися в м'який мул.

Колись, за часів подорожі Чарльза Дарвіна на кораблі «Бігль» (1831—1836), до лота прикріплювали сало і за частинками, що приклеювалися до нього на дні, визначали характер донних ґрунтів. Так було з'ясовано, на-

приклад, що живі корали трапляються на рифах на глибині не більш як 40—45 м.

Тепер настала черга дослідження з використанням білого пакета з вантажем. Опускаючи поволі у воду цей білий лот, побачимо, що на глибині в кілька десятків сантиметрів або близько метра його вже не видно. Якби ми опускали такий пристрій (звісно, в гідрооптичних дослідженнях слід використовувати диск Секкі, а це всього-на-всього білий диск діаметром 20—30 см з вантажем) в озері Байкал, то його було б видно крізь товщу води в 20 м. Отже, за допомогою нехитрого приладу ми визначили прозорість води. Вона багато в чому залежить не тільки від кількості часточок органічного детриту, мінеральних часточок, завислих у воді, а й від кількості водоростей, планктону (це варто підкреслити!). Важливо, що глибина прозорості — це глибина, на яку поширюється сонячне світло під водою, точніше — основна кількість енергії сонячного випромінювання. Вважають, що глибина, на якій кількість сонячної енергії достатня для фотосинтезу, дорівнює приблизно двом глибинам прозорості. Отже, ми дійшли важливого висновку: існує начебто два ставки: один «світлий», де є сонячне світло, інший — завжди «темний», куди проміння сонця не проникає.

Дуже важливою характеристикою водойми є її термічний режим. Під час нашої екскурсії ми найпростішим термометром можемо виміряти температуру води. На земній поверхні, в океані є ділянки, де температура залежить від земної теплоти, проте основним джерелом теплового випромінювання є сонце. Тому залежно від висоти сонця над горизонтом у ту чи іншу пору року температура води у водоймі закономірно змінюється. Чим далі від екватора, де температура протягом року доволі постійна, тим нижча середньорічна температура, більші сезонні коливання. Взагалі діапазон температур у водоймах доволі широкий — від -7°C у деяких солоних озерах (вода з високою міне-

ралізацією не замерзає і за такої температури) до майже 100 °С у гарячих джерелах. На дні океану існують гідротермальні виливи, де температура води перевищує 300 °С. Проте для більшості водойм діапазон температур знаходиться в межах 0—30 °С.

Пригадавши зі шкільного підручника фізики, що вода як дуже специфічна речовина має найбільшу густину за температури +4 °С, ми можемо припустити, що вода з такою температурою займатиме найнижчий шар як найщільніша, а тепліша та холодніша — вищі шари, тобто утворюються шари, або стратифікація. Проте наш ставок неглибокий, тому сонце його може прогрівати достатньо добре практично до дна. І все ж закономірність зберігається, і якщо вночі верхні шари охолоджуються, то густина води підвищується, що приводить до опускання цих мас і заміщення їх на інші, тепліші. Внаслідок цього виникають вертикальні потоки води.

Температура різних водних мас будь-якої водойми нерівномірна. На прибережному мілководді вода прогрівається інтенсивніше. Очевидно, що на глибині також є певні відмінності температури, оскільки фотична зона, куди проникає сонячне проміння, отримує більше енергії, на відміну від афотичної, яка може нагріватися тільки від першої (теплове випромінювання в озерах і ставках від дна дуже незначне). У результаті ретельного вимірювання температури на різних глибинах можна знайти два основні варіанти зміни температури води з глибиною. В першому випадку температура знижується поступово, тоді градієнт температури однаковий по всій глибині. Наприклад, на кожен метр глибини температура знижується на 0,5 °С. У деяких випадках цей градієнт настільки малий, наприклад у невеличких ставках, що у водоймі спостерігається так звана гомотермія — температура однакова на всіх глибинах. У глибоких водоймах на певній глибині температура різко знижується.

Хоча в нашій невеликій водоймі ми не стикаємося з одним дуже важливим явищем, потрібно згадати про нього, оскільки це необхідно для розуміння умов життя у більших водоймах. Ідеться про виділення епі- та гіполімніонів. Із самої назви (від грец. *επι* — вгорі, *πλο* — внизу, *λίμνη* — озеро) випливає, що йдеться начебто про дві водойми — верхню і нижню. В епілімніоні вода прогрівається і перемішується, певна частина його входить у фотичну, освітлену зону. В гіполімніоні, навпаки, низька температура і слабе перемішування води. Між цими двома водними масами міститься металімніон, або шар температурного стрибка. Отже, водойму можна диференціювати на «субводойми» за характером не тільки освітленості, а й температури. Явище температурного стрибка існує також у морі.

Перейдемо тепер до берегової лінії й дослідимо ложе водойми. Берегова лінія може бути більш-менш порізаною, форма водойми — округла або витягнута. Порізаність берегової лінії — важлива характеристика, адже чим більше форма озера відрізняється від кола (мінімальна довжина берегової лінії), є більше бухт і заток, тим довша межа контакту водойми з довколишніми наземними екосистемами. Крім того, якщо берегова лінія має форму кола, то центральна точка рівновіддалена від контактних точок з берегом. Якщо розглядати ложе водойми, то потрібно звернути увагу на кілька істотних характеристик. Важливо з'ясувати, на яку частину дна водойми потрапляє світло. Ця частина є літоральною зоною. Як правило, у водоймах літораль, де можуть розвиватися донні рослини, за площею значно менша від профундальної (глибоководної) зони. Однак у невеликих водоймах світло може проникати до дна по всій акваторії.

Іншою важливою характеристикою є склад донних ґрунтів. Існує великий спектр розмірів часточок — від глинистих, які менші за 1 мкм, до валунів в 1 м і більше. Розподіл часточок різного розміру на дні залежить насамперед

від гідродинамічних чинників: чим слабкіша гідродинамічна дія, тим дрібніші часточки. Тому на літоралі відбувається їх «сортування» при хвильовому переміщенні. У гірській річці ви не знайдете замулених ділянок дна, а на рівнині, де течія набагато повільніша, дно мулисте.

Трохи про термінологію (біотопи, екотопи, габітати).

Ми встановили основні якісні та деякі кількісні характеристики косної, неживої частини нашої екосистеми. Причому з багатьох фізичних, хімічних характеристик для нас найважливішими видаються ті, що безпосередньо впливають або можуть впливати на життя організмів, які мешкають тут, тобто важливо визначити властивості біотопу — сукупності косних і біокосних елементів екосистеми, дати узагальнену характеристику місця й умов життя живих організмів.

Існує багато різних термінів, що так чи інакше визначають основну екологічну ідею — взаємозв'язок живого і середовища його оселення. Основою всіх цих понять і пов'язаної з ними термінології мають бути три принципові положення:

1) живе (БІО) завжди є таким, що вміщується, стосовно вміщувального середовища, яке в розглядуваних надорганізмених системах є частиною *земного* середовища (ГЕО);

2) живе (БІО) і середовище мешкання (ГЕО) — єдина система, тому в термінології потрібно враховувати те або інше поєднання умов середовища щодо певного живого компонента;

3) елементи будь-якої складної системи можна вивчати окремо, проте слід пам'ятати, що згідно із законом емерджентності (від англ. emergence — виникнення, раптова поява нового), поведінка цих елементів у системі може бути іншою, ніж коли розглядати їх індивідуально.

Виходячи з цих загальних положень, під БІО ми розумітимемо всі прояви життя — від рівня організму до жи-

вої речовини біосфери. Для екосистеми — це угруповання організмів або біоценоз. Тому з урахуванням другого принципового положення, коли йдеться про місце проживання або біотоп, потрібно вказувати, якої саме біотичної системи. Розглядаючи склад і структуру угруповань, маємо чітко уявляти, що вони властиві певним умовам, а зі зміною умов можуть змінитися і біотичні характеристики. Водночас певна подібність умов може бути передумовою біотично конвергентних процесів, тобто подібності БЮ за певної подібності умов ГЕО.

Термін «біотоп» запровадив німецький дослідник Р. Гессе в книзі «Екологічна географія тварин» 1924 р. Під ним слід розуміти певну частину земної поверхні з відносно однорідними умовами існування живих організмів. Він походить від грец. βίος — життя і τόπος — місце, тобто житло живого. Отже, коли потрібно зазначити, для якого саме біологічного об'єкта ця ділянка є місцем існування, можна використовувати його в найширшому розумінні.

Біотоп — це «місцепроживання» біоценозу, тобто елемент екосистеми, біогеоценозу, те, що в останньому і є ГЕО. Щоправда, такої суворості на практиці дотримуватися складно. Наприклад, для тваринної частини біоценозу рослини є частиною їхнього місця проживання, це їх складне «вміщувальне» часто і називають біотопом. Тому, щоб уникнути неточностей, ліпше додавати, якого саме біоценозу (або його частини) цей біотоп стосується.

Існує також термін «екотоп», який, на наш погляд, по суті ідентичний біотопу, хоча деякі автори розглядають його як ширший термін (Дедю, 1989).

Слід зазначити, що питання, пов'язані з термінологією, які стосуються косної частини екосистеми, досить непрості і виходять за межі теоретичних дискусій учених-екологів. 1995 р. було прийнято Всеєвропейську стратегію охорони біологічного та ландшафтного різноманіття, проведено роботу зі створення баз даних і класифікації

екосистем, спочатку наземних, а потім і морських. Врешті-решт сформувалися класифікація і база даних екосистем Європи EUNIS (European Union Nature Information System — інформаційна система природи Євросоюзу). Проте не зовсім зрозуміло, що власне входить у цю класифікаційну систему — чи справді це класифікація екосистем?

У публікації, присвяченій термінології з цього питання, українські геоботаніки Я.П. Дідух та О.Л. Кузьманенко (2010) розглянули співвідношення термінів і понять «біотоп», «екотоп», «габітат», а також терміни «гідротоп», «едатоп», «едафотоп» та інші й виявили велику термінологічну різноманітність.

З'ясувалося, що термін «habitat» у значенні, в якому його вживають європейські фахівці в галузі охорони природи — це «рослинні або тваринні угруповання, що виступають як характерні елементи біотичного навколишнього середовища (biotic environment), разом з абіотичними чинниками — ґрунтом, кліматом, доступною водою — які функціонують, працюють (operating) спільно в різних масштабах» (Moss, 2013). Очевидно, що це визначення швидше стосується екосистеми, ніж місцепроживання. Слід зазначити, що вживанням терміна «габітат», а не «екосистема», деякі фахівці обґрунтовують існування таких габітатів, як льодовики, скелі або осипи, які практично позбавлені життя, їх не можна називати істинними екосистемами, вважати біогеоценозами, оскільки вони «майже позбавлені» або позбавлені фітоценозу (Дідух, Кузьманенко, 2010). Не пускаючись у всі перипетії термінологічних дискусій, зробимо єдиний можливий у цьому випадку висновок: екосистеми можна називати «габітатами» (habitat) або «екотопами», або «біотопами» тільки в тому разі, коли йдеться про *місцепроживання ЛЮДИНИ*. Загалом до класифікації власне екосистем у загальноєкологічному їх значенні, яка могла б дати ключ до систематизації біокосних елементів біосфери, класи-

фікація «габітатів» стосунку не має, хоча може бути корисною для енвайронменталістичної практики, тобто природоохоронної діяльності.

Жива частина екосистеми, або БЮ. Повернімося до наших досліджень. Тепер можемо перейти до спостереження за біотою, живими мешканцями, які пов'язані з цим біотопом. Проте тут варто зробити невеликий відступ.

Ось переді мною книга Н. Плавильщикова (1951), якою я зачитувався ще в дитинстві — «Життя ставка». Детально, з любов'ю, автор оповідає про дафній і жаб, вищі рослини і водорості, волохокрильців, жуків-плавунців та інших мешканців водойм. Підхід досконало правильний: щоб вивчити життя в ставку, озері, морі, на всій планеті, потрібно вивчити віруси, бактерії, водорості, комах, те, що нині прийнято називати «біорізноманітністю». Проте чи буде цього достатньо, щоб пізнати, як живе ставок як частина біосфери і як живе, функціонує сама біосфера? Окрім, а точніше — понад те, що нам відомо про кількість видів, які населяють дане місце проживання, і кількість особин кожного виду, нам потрібно знати характер взаємозв'язків між ними, взаємозв'язків між функціональними групами видів, їхнього зв'язку з середовищем.

Ми приходимо до парадоксального, на перший погляд, питання: що ж таке життя і що таке життя в екосистемі, біосфері, на Землі? Це питання поставив відомий український учений-еколог К.М. Хайлов у своїй книзі «Що таке життя на Землі?» (2000).

Як зазначав В.І. Вернадський (2012), «біологи забувають: організм, що вивчається ними, є нерозривною частиною земної кори, є механізмом, що її змінює, і може бути відокремлений від неї тільки в нашій абстракції». Цей взаємозв'язок зрозумілий екологіві, але що дає підставу К.М. Хайлову (2001) стверджувати: «Зовсім не парадоксально: позбавлена життя водойма (в якій немає жодних організмів — *О.П.*) живе своїм мінеральним життям»? Звер-

ніть увагу, йдеться не про мінеральне «життя» мінералу або води як H_2O , а про «життя» водойми, тобто системи.

У водоймі відбувається не тільки водообмін, а й газообмін з атмосферою, із суходолу надходять мінеральні та інші речовини тощо. Чи можна це назвати «життям» безжиттєвого озера, озера без організмів? Гадаю, це варто назвати динамічним функціонуванням системи. Проте і живий організм функціонує. Тоді що ж таке — живе?

У своїй останній, опублікованій уже посмертно, праці «Про загальні принципи організації життя» В.М. Беклемішев (1964) навів «незрівнянне формулювання динамічної природи всього живого», яке запропонував відомий французький учений Ж. Кюв'є 1817 р.: «...Життя є вихор, то швидший, то повільніший, що захоплює в одному й тому ж напрямку однакові молекули. Але кожна окрема молекула потрапляє в нього і залишає його, і це триває безперервно, так що форма живої речовини більш істотна, ніж матеріал. Поки цей рух триває — тіло живе. Життєвий потік запобігає розкладанню й утримує в єдності елементи тіла».

В.М. Беклемішев дійшов висновку, що для Ж. Кюв'є життя, суть життя — це форма, що триває в потоці обміну, і що звідси впливає нерозривний зв'язок понять «життя» та «організм» — життя не існує поза індивідуальними живими істотами, які мають певну форму. Проте і в неживій природі ми стикаємося з подібним — збереженням форми за постійної зміни змісту. Вельми показовий дослід запропонував поставити Б.М. Медников у своїй книзі «Аксіоми біології» (1982).

Перед нами — дві «чорні скриньки». Прокачавши крізь кожну з них повітря і провівши деякі вимірювання, ми можемо встановити, що на виході зі скриньок підвищувалась температура, зростала кількість CO_2 і знижувалась кількість O_2 . Відкривши їх, ми знайдемо в одній мишу, а в іншій — запалену свічку! Річ у тому, що на виході з «чорних

скриньок» ми спостерігаємо результат одного й того ж процесу — окиснення з виділенням теплоти. Подібність очевидна, але й відмінності не менш очевидні! Як першу та одну з основних відмінностей живої системи від косної Б.М. Медников розглядав те, що живий організм несе в собі спадкову інформацію. Організми, відповідно до цієї інформації, створюють собі подібних. Саме ця властивість живого, за образним висловом В.І. Вернадського, визначає «розтікання» живої речовини по планеті.

Отже, живе і косне істотно різняться, проте чи можна вважати, що живі системи складаються тільки з живих біоелементів? Наш скелет і черепашки моллюсків близькі за складом до мінералів, через організми атмобіонтів проходить велика кількість води, а багато гідробіонтів складається в основному з води. Тієї самої, в якій вони мешкають.

Показовою в цьому сенсі є амбулакральна система голкошкірих, наприклад, морських їжаків або морських зірок. Через ситоподібну мадрепорову пластину на тілі морської зірки ця система наповнюється морською водою, яка і слугує «робочою рідиною» оригінального рушія — багатьох сотень присосків, що висувуються та скорочуються.

В.І. Вернадський у своїй праці «Жива речовина» (2012) поставив питання про живе і мертво так: «Чи є яка-небудь істотна відмінність між речовиною та енергією організмів і приєднаних до них в образі живої речовини частин явно неживої матерії?». Він писав: «Перш за все в кожен організм входить величезна кількість води. Ця вода хімічно не зв'язана з організмом, знаходиться в ньому в рідкому, газоподібному і фізично зв'язаному стані. Приймається звичайно, що кількість води в організмі становить від 2/3 до 9/10 ваги всього тіла».

Отже, «озеро живе», а живе містить безліч косних елементів. Саме ця нерозривність зв'язків і властивостей є передумовою існування біокосних систем — від екосистеми до біосфери. Матимемо це на увазі, переходячи до

знайомства з населенням нашого озера, з тим, що робить біокосну екосистему БЮкосною.

Ідею нерозривного зв'язку живих організмів і середовища їхнього мешкання поклав в основу своєї концепції екосистеми англійський ботанік Артур Тенслі.

«Наші природні людські упередження примушують розглядати організми (з погляду біолога) як найважливіші частини цих систем, але, звісно, абіотичні «чинники» — це такі ж частини системи і без них ніякої системи просто не було б; є постійний обмін найважливішими видами в кожній системі і не тільки між організмами, а й між органічними і неорганічними складовими. Ці екосистеми, так ми можемо їх назвати, мають різні вигляд і розміри.

Сформовані таким чином системи, з погляду еколога, є основними природними одиницями на лику Землі» (Tansley, 1935; цит. за: Антологія..., 2004).

Сама ідея взаємозв'язку живого і середовища мешкання, формування ними єдиної системи висловлювалася й раніше. Так, у статті американського еколога Р. Ліндемана (1943) зазначено, що «екологічна система, яка складається з біоценозу + біотопу, була названа К. Фрідеріксом (Friederichs, 1930) «голоценом», а А. Тінеманном (Thienemann, 1930) — «біосистемою» (цит. за: Антологія..., 2004).

Світ живих організмів можна класифікувати за найрізноманітнішими ознаками, найвідоміша класифікація — таксономічна: вид, рід, родина тощо. Проте нині, при першому знайомстві з нашою екосистемою ставка, маємо підставу розділити його на два «субсвіти». Перший — це той, який ми можемо спостерігати безпосередньо, другий — невидимий. Почнемо з видимого.

Перше, що впадає в очі — це крупні вищі рослини, які облямовують ставок і виступають начебто прикордонною зоною між суходолом і водним об'єктом. Рослини ніби крок за кроком увійшли з суходолу у воду. Справді, предки сучасних вищих водяних рослин були цілком сухопутними організмами.

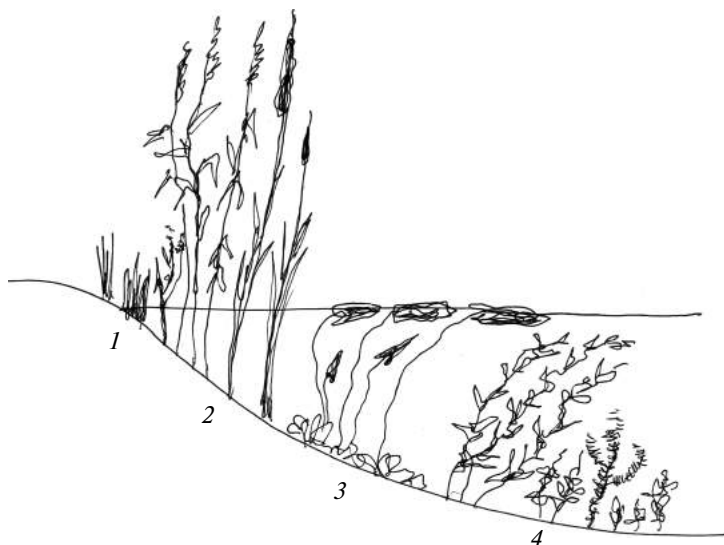


Рис. 1.1. Пояси водяної рослинності в озерах з прозорою водою: 1 — осоки; 2 — очерет і рогіз; 3 — латаття; 4 — рдесники, кушир, елодея та ін.

Ще в докембрії, більш як півмільярда років тому, в морі мешкали не тільки мікроскопічні водорості планктону, а й досить крупні донні — *Vendotaenia*. Далі кількість водоростей-макрофітів зростала. Першими ж рослинами з деякою подібністю судинної системи, тобто предками вищих рослин, були ринії. Вони відомі палеонтологам як напівводяні форми з раннього палеозою — близько 400 млн років тому.

Уважно розглянувши склад вищих водяних рослин та їхній розподіл у нашій водоймі, ми знайдемо певну зональність, начебто кілька поясів (рис. 1.1).

Передусім звернемо увагу на склад так званих **життєвих форм**. Перший пояс формують повітряно-водяні рослини, такі як очерет, рогіз. Вони наче по коліно увійшли до води, велика частина їх стебла перебуває в по-

вітряному середовищі, вони мало відрізняються від наземних рослин за загальною конструкцією вегетативного тіла. Їхні повзучі кореневища сприяють поширенню заростей. Далі йде пояс рослин із плаваючими листками. Вони ще пов'язані з поверхнею, наприклад, листки латаття, водяної гречки плавають на водній поверхні. Проте у латаття є й підводна форма. Нарешті, найглибше проникає пояс занурених рослин. Це рдесники, кушир та ін.

Досить помітним, але тимчасовим елементом власне водяного угруповання можуть бути тварини, які живуть біля води — амфібії, деякі рептилії, водяні птахи, деякі ссавці. Вони справді амфібіонти (від грец. $\alpha\mu\phi\iota$ — з обох боків і $\beta\iota\omicron\xi$ — життя) — живуть у двох середовищах, тимчасово переходять до гідробіонтного способу існування. З амфібії, яких у сучасній фауні близько 4 500 видів, тільки хвостаті постійно живуть у воді — тритони, гігантська японська саламандра. Слід зазначити, що амфібіонтний, у двох середовищах, спосіб життя вельми поширений. Як зазначав відомий ентомолог Г.Я. Бей-Бієнко (1980), до 90 % усіх видів комах на якійсь зі стадій онтогенезу пов'язані з водою або з ґрунтом.

Постійних гідробіонтів, доступних для безпосереднього спостереження, ми можемо знайти на самому узбережжі. На вийнятих із води стеблах очерету трапляються прикріплені колонії губок і мохуваток. Перші мають вигляд або губчастих осуг, або рогатих, що гілкуються, часто зеленого кольору, колоній.

Губок і мохуваток в екологічному аспекті об'єднують дві якості: вони живуть у прикріпленому стані на різних субстратах, іноді утворюють великі скупчення; живляться завислими у воді часточками детриту, мікроскопічними організмами, хоча механізми фільтрації й седиментації (осадження) суспензій у них різні.

Крім того, на стеблах рослин оселяються різні черевоні молюски (*Gastropoda*). Вони захищені міцною черепашою

кою, живляться водоростями перифітону (обростанням), детритом. Мешкають на різних твердих субстратах: каменях, рослинах, донних ґрунтах. На мілководді доволі легко виявити молюсків іншого класу — двостулкових (*Bivalvia*). Вони прокачують крізь свої зябра величезну кількість води. В зябрах осідають завислі органічні часточки, дрібні організми і навіть бактерії. Звернемо увагу на те, що зовсім далекі одна від одної генетично групи організмів (губки, мохуватки, молюски) споживають практично одну й ту саму їжу, щоправда, використовують дещо різні «пристрої» для її добування, тобто можна вважати, що вони належать до однієї трофічної (від грец. троφή — їжа, живлення) групи.

У деяких молюсків є ще одна риса подібності з губками й мохуватками. Такий молюск, як дрейсена (*Dreissena*), також веде прикріплений спосіб життя, як, наприклад, і мідії в морі. Прикріплюються вони дуже міцними бісусними нитками, що виділяються спеціальною залозою, і приклеюються під водою практично до будь-якого субстрату. Попри відсутність генетичної спорідненості ми можемо об'єднати ці організми за подібністю способу життя в групу прикріплених, або седентарних, організмів.

На дні, стеблах рослин мешкають також інші різноманітні не дуже крупні, але й такі, що їх можна розглянути без оптичних приладів, безхребетні. Якщо ми зачерпнемо небагато ґрунту з дна водойми і промиємо його, то побачимо, що тут мешкають різні черв'яки, личинки комах. Вони живляться або органічною речовиною з ґрунту, або бактерійною плівкою на його поверхні, або різними способами пристосувалися фільтрувати зависі з води, є серед них і хижакі.

Доповнюють наше знайомство з видимим світом озера риби. Їх «видимість» буває доволі умовною, вони рухливі, крупна риба рідко потрапляє в поле зору спостерігача. З усієї різноманітності риб (їх усього близько 30 тис. видів) хрящові, такі як акули, скати, мешкають здебільшого в морі; кісткові населяють як море, так і континентальні во-

дойми. Іхтіофауна України (у морі і в континентальних водах) представлена 247 видами (Мовчан, 2011). Прісноводна європейська фауна складається з понад 500 видів. Ведуть риби різний спосіб життя — їх можна розділити на пелагічних (мешкають у товщі води) і донних.

Є також світ водойми невидимий. Сьогодні нам складно поставити себе на місце не тільки простих, далеких від науки людей, а й учених XVI ст. Як і вони, ми не бачимо ні бактерій, ні дивовижного світу мікроскопічних водоростей і найпростіших, що мешкають буквально в кожній краплі води з будь-якої водойми, але ми знаємо, що вони там є, живуть, переміщуються, розмножуються. Відкриття цього світу було непростим, і започаткував його вивчення Роберт Гук (1635—1703). 1665 р. він опублікував книгу «Мікрографія», в ній яскраво описав світ малих живих об'єктів, яких не можна побачити без допомоги мікроскопа. Він перший, хто відкрив рослинні клітини.

Антоні ван Левенгук (1632—1723), ознайомившись із книгою Р. Гука, захопився ідеєю створення оптичних приладів, які б давали змогу побачити раніше невидиме. І не тільки побачити, а й вивчити. Він створив близько півтисячі унікальних маленьких, але дуже потужних лінз із понад два десятки мікроскопів, які давали збільшення у 275—500 разів.

Світ «невидимок» вкрай багатий як якісно, так і кількісно. Озброївшись сучасними приладами, ми можемо побачити тут віруси, різні бактерії, протисти і водорості, гриби, личинки різних тварин. Кількість бактерій у будь-якій водоймі величезна. Наприклад, у початковий період після введення в експлуатацію Київського водосховища, коли у воді було багато органічної речовини, що надходила із зони затоплення, чисельність бактеріопланктону досягла 12 млн клітин бактерій в одному кубічному сантиметрі, та й біомаса цілком відповідала біомасі водоростей — до 9,6 г/м³ (Растительность..., 1989).

За способом отримання необхідних живильних речовин, мінеральних або органічних, усі організми можна поділити на адсотрофні та фаготрофні (Алеев, 1986). Перші отримують необхідні речовини шляхом адсорбції або всією поверхнею тіла (як бактерії), або спеціалізованими його ділянками (як вищі рослини — коренями). Об'єм тіла цих невидимих адсотрофів дуже малий, порядку одиниць—сотень кубічних мікрометрів, тому, за законами стереометрії, вони мають величезну відносну поверхню (площа тіла, віднесена до об'єму). І чим дрібніші організми, тим вищий цей показник. У зв'язку з цим біологічно активна сумарна поверхня тіл організмів, яких ми навіть не бачимо, у водоймах величезна. Під одним квадратним метром морської поверхні містяться сотні квадратних метрів біологічних поверхонь! (Айзатуллин и др., 1979). Відомо, що й фаготрофи отримують деякі речовини з води крізь тонкі покриви тіла. Крім того, адсотрофна поверхня фаготрофів — це поверхня їхніх шлунків і кишковиків. Вона теж дуже велика.

В.І. Вернадський вважав, що основною функцією живої речовини є формування активного потоку атомів у біосфері. Такий потік і спрямований цілком реально крізь цю живу поверхню. Згадані біохімічні й біогеохімічні процеси відбуваються доволі подібно, проте кожен вид має свої особливості. У цьому полягає один з аспектів різноманітності біосфери.

Екологія значною мірою — наука абстрактна. Це означає, що як і в математиці, неважливо, що у нас було саме два яблука, а ми отримали ще два яблука. Незалежно від того, чи було у нас два яблука, чи два банани, все одно $2 + 2 = 4$. У тій частині екології, яка вивчає системи живих організмів — угруповання або біокосні екосистеми — не так важливо, які саме види організмів входять до них, важливе їх функціональне місце в системі взаємостосунків, важлива сама її конструкція.

Проте є галузь екології, яка вивчає особливості взаємозв'язків окремих видів із середовищем, біологічну різноманітність — аутоекологія. Відоме правило Раменського, або правило екологічної індивідуальності: кожен вид специфічний за екологічними можливостями адаптації, не існує двох ідентичних видів (Реймерс, 1992). Проте відомий і принцип Гаузе: якщо дві популяції використовують один і той самий ресурс, то одна з них витісняє іншу. Є в цих правилах певна суперечність: якщо всі види справді унікальні за своїми екологічними якостями, то, здавалося б, не може бути жодних перекривань їхніх потреб. Відомий біолог К.А. Тимірязєв у передмові до зібрання праць Ч. Дарвіна (1907) зазначав, що прагнення до різноманітності, до розбіжності своїх ознак виявляється корисним для всіх організмів, оскільки будь-яка частина землі може вмістити й прогодувати тим більше живих істот, чим вони різноманітніші. Таким чином менше стикаються між собою їхні потреби.

Однак слід взяти до уваги і міркування Й.Е. Вармінга — відомого данського еколога і ботаніка, який ще наприкінці ХІХ ст. зазначав, що види організмів, об'єднані в угруповання, мають вести один і той самий спосіб життя, ставити приблизно однакові вимоги до природи свого місцепроживання, тобто «між цими видами, що утворюють угруповання, має існувати рід симбіозу» (Вармінг, 1901; цит. за: Антологія..., 2004). Справді, взявши для порівняння, наприклад, два озера — солоно- та прісноводне — ми можемо, вивчивши склад їх населення, констатувати, що угруповання того й іншого формують види, яких загалом «влаштовує» мінералізація води в першому і другому з них. Просте і швидке змішування цих угруповань неможливе через пристосованість солоноводних і прісноводних саме до своїх умов, тобто у світі екології, як і в світі взагалі: 1) все відносно; 2) все діалектично пов'язане в єдності і боротьбі протилежностей. Має значення,

«яблука» це чи «банани», причому необхідно знати їхні основні якості, але важливо й те, що $2 + 2$ завжди дорівнюватиме 4.

Біотичні елементи пов'язані різноманітними зв'язками, але найважливіші, на думку В.М. Беклемішева (1951), чотири типи біоценотичних зв'язків:

- *топічні, або зв'язки, обумовлені спільним мешканням; так, наприклад, пов'язані губки й очерет, тому що другий «надає» першому свою поверхню для прикріплення;*
- *трофічні, або харчові, наприклад, хижа риба поїдає мирну, яка, в свою чергу, поїдає личинок комах;*
- *форичні, або зв'язки переміщення, коли одні види переміщуються за рахунок інших, наприклад, риба-присосок та акула;*
- *фабричні, або будівельні, коли одні організми створюють (фабрикують) щось для своєї життєдіяльності; наприклад, деякі личинки волохокрильців споруджують будиночки із черепашок дрібних молюсків.*

Продукцію рослин (первиннопродуцентів) споживають консументи, яких може бути кілька в харчовому ланцюзі: споживачі власне рослинної продукції (наприклад, планктонні ракоподібні) — їхні споживачі (мирні риби) — хижі риби. Оскільки деякі риби можуть харчуватися безпосередньо фітопланктоном, ланцюг стає частиною трофічної мережі. Отже, енергія, накопичена в органічній речовині, що продукується водоростями, передається по ланцюгу. Скільки може бути ланок у такому ланцюзі? З'ясувалося, він не дуже довгий. На початку 1940-х років американський учений Р. Ліндемман довів, що на наступний трофічний рівень передається всього близько 10 % енергії, тобто грубо — для створення одиниці вторинної продукції витрачається 10 одиниць первинної. Отже, продуктивність найвищих рівнів цієї енергетичної піраміди визначається найнижчим її рівнем — первинною продукцією фотоавтотрофів. Як продемонстрували В.В. Бульйон і Г.Г. Вінберг (1981), рибопродуктивність в озерах і водосховищах може становити 0,1—0,3 %, а в рибиницьких ставках — до

2 % первинної продукції. Загалом ефективність трансформації, як бачимо, невелика. Важливим є те, що кількість продукованої органічної речовини та довжина трофічних ланцюгів визначаються і кількістю видів (якщо кожен вид займає свій трофічний рівень). Відомий американський лімнолог і еколог Дж. Хатчинсон визначив, що коли врахувати зазвичай спостережуване збільшення розмірів організмів вгору по трофічній піраміді, то в ланцюзі з 50 трофічних рівнів останній консумент мав би мати водний басейн об'ємом 10^{20} м³. У природі найчастіше кількість трофічних рівнів не перевищує п'яти. На початку трофічних ланцюгів можуть бути або автотрофи, або рештки організмів. У першому випадку це будуть пасовищні ланцюги, у другому — детритні.

Наша схема вже істотно ускладнюється, тому збільшимо блоки: продукцію продуцентів-фотосинтетиків, а також детрит споживають у послідовному ланцюгу консументи II, III і вищих рівнів. Однак наша схема (а це практично є схема біоценозу) позбавлена вкрай важливих елементів і зв'язків, щоб стати схемою зв'язків у екосистемі. Система може існувати тривалий час тільки на основі циклічних процесів. Якщо ресурси не поновлюються, вони рано чи пізно виснажуються. Рослини-фотосинтетики теж мають чимось живитися, для створення первинно продукованої речовини потрібен матеріал! І цей матеріал у вигляді неорганічних речовин надходить з косної частини екосистеми. Океан уявляється нам невичерпним джерелом ресурсів, особливо стосовно його мікроскопічних мешканців. Проте, згідно з розрахунками В.Г. Богорова (1974), в зоні фотосинтезу (а це приблизно 200—250-метровий шар води) в Світовому океані міститься 1 млрд т азоту, тоді як протягом року всі фотосинтетики споживають 4 млрд т азоту та ще 0,5 млрд т фосфору, 1,2 млрд т заліза, тобто запаси згаданих елементів багаторазово проходять через біологічні цикли. Певна частина неорганічних речо-

вин повертається в середовище вже під час споживання фітопланктону організмами зоопланктону (I трофічний рівень). За даними Б.Л. Гутельмахера (1986), ракоподібні планктону виділяють у результаті метаболізму від 6 до 18 нг P/(екз·доба). Це дуже малі кількості, але й планктонні організми — гіллястовусі та веслоногі ракоподібні — також дуже дрібні — 60—100 мкг, проте чисельність їх може становити сотні тисяч екземплярів в одному метрі кубічному, а це вже міліграми азоту або фосфору на добу. Певні кількості біогенних елементів у процесі метаболізму виділяють також організми наступних трофічних рівнів. Проте рано чи пізно організми як автотрофні, так і гетеротрофні гинуть, пройшовши свій онтогенез, а спожиті іншими організмами перетворюються на фекалії і детрит. І ось тепер уся мертва біогенна органіка стає об'єктом споживання мікроорганізмами, які в екосистемі посідають місце редуцентів. Саме вони замикають метаболічний цикл екосистеми, вони «редують» складні різноманітні органічні речовини до мінеральних, які використовуються продуцентами для створення первинної продукції.

Екосистема як система підсистем. Підіб'ємо підсумок нашого дослідження. Екосистема водойми складається з двох підсистем: абіотичної та біотичної (рис 1.2). У першій основними елементами є водна маса, неоднорідна за своїми властивостями — параметрами підводної освітленості, температури, перемішування та ложе водойми з ґрунтами різного типу. У цій підсистемі постійно відбуваються різноманітні динамічні процеси поступального і циклічного характеру, обумовлені фізичними й хімічними законами. Друга підсистема має біотичну природу. Безліч організмів, що належать до різних таксонів, багато видів в екологічному аспекті утворюють усього кілька основних функціональних груп. Це продуценти, які виробляють органічну речовину з неорганічних елементів за рахунок енергії різної природи, консументи, що споживають органічну ре-

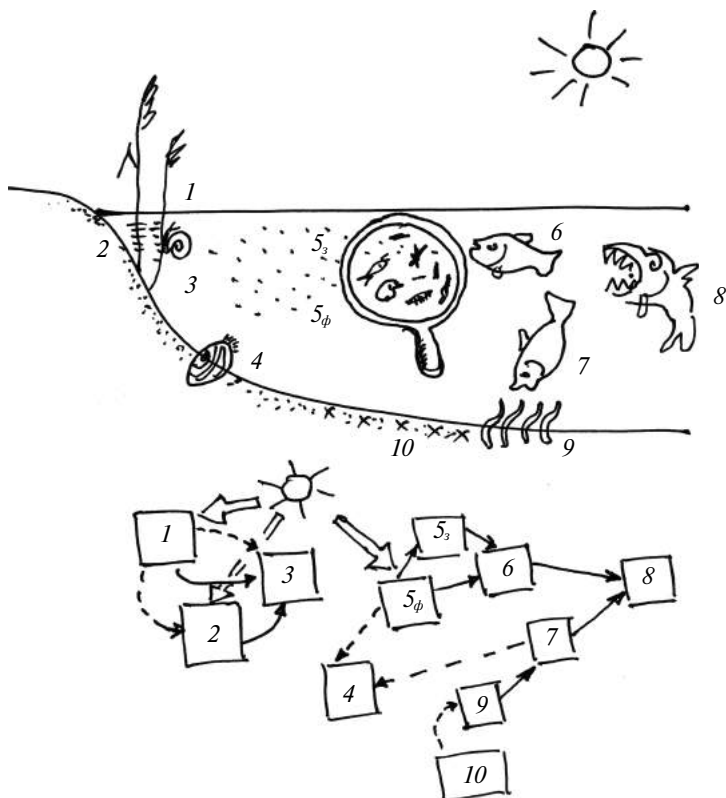


Рис. 1.2. Екосистема водойми: 1 — вищі водяні рослини; 2 — водорості перифітону; 3 — фітофаги; 4 — фільтратори; 5₂ — зоопланктон; 5_φ — фітопланктон; 6 — риби-планктофаги; 7 — риби-бентофаги; 8 — хижі риби; 9 — зообентос; 10 — детрит, бактеріо- й фітобентос; штрихові стрілки — топічні зв'язки; суцільні стрілки — трофічні зв'язки

човину і виробляють вторинну продукцію, редуценти, які розкладають органічну речовину до необхідних первинно-продуцентам біогенних елементів.

Відносно невеликі розміри ставка чи озера визначають більш-менш постійний контакт між окремими елемента-

ми. Проте у великій водоймі в літній період формується термічна стратифікація, гіполімніон мало контактує з епілімніоном, але раз або двічі на рік відбувається повне перемішування води, екосистему всієї водойми можна розглядати як єдине ціле. Інша річ у морі чи океані. Хоча ніщо не заважає нам розглядати океан як єдину динамічну систему, як це трактують Т.А. Айзатуллін та співавтори (1979), однак це все-таки система екосистем. Пелагічні та донні екосистеми розділені не тільки просторово, а й функціонально, вони мають різні склад і характер трофічних зв'язків.

Наземні, або атмобіонтні, екосистеми. Стоячи на березі водойми, ми з вами, власне, перебуваємо в наземній екосистемі. Принцип «всюдності життя» В.І. Вернадського у наш час на Землі реалізований практично повністю: на поверхні планети майже не залишилося місць, в яких би не існувала та чи інша екосистема. «Навколишнє середовище» для тієї або іншої з них — це інші екосистеми. У чому ж відмінність організації наземних екосистем (краще, мабуть, услід за Ю.Г. Алєєвим (1986), називати їх атмобіонтними) від водних, гідробіонтних?

Підемо тим же шляхом, як і в ознайомленні з водоймою — ознайомимось спочатку з ГЕОпідсистемою наземної екосистеми.

Тут нам доведеться зіткнутися з однією проблемою, яка дотепер в екології породжує безліч суперечок. Коли ми стояли біля водойми або плавали по ній у човні, вимірюючи глибину, ми цілком могли встановити межу водної екосистеми в навколишньому ландшафті. Це цілком реальна лінія доволі різкого переходу від суходолу, берега до води. Щоправда, точно кажучи, ця межа не така вже й очевидна. Ось, наприклад, озеро в заплаві річки із заболоченими берегами. Між власне суходолом і озером лежить широка перехідна зона, яку за певного рівня диференціації можна розглядати і як своєрідну, окрему біотичну екосистему, і як перехідну, яку називають екто-

ном. Однак між екосистемами наземними межі ще менш визначені, ніж між водними й наземними.

Ми стикаємося з проблемою, яка в екології, біогеографії є проблемою континуальності (безперервності) і дискретності (індивідуальності, роздробленості) живого покриву Землі. Її коріння сягає широких філософських узагальнень і ключових положень тектології — науки про організацію систем. Залежно від обраних ознак ми можемо отримувати різні ступені дискретності й континуальності, але не існує абсолютної дискретності чи абсолютного континууму. На жаль, як і все релятивістське, ця концепція мало допомагає нам як робочий інструмент у конкретному випадку, коли треба зробити вибір: безперервно чи дискретно? Уявлення про єдність живого покриву Землі, живої речовини планети (континуалістичний підхід) дає нам змогу виділити найбільшу індивідуальність — біосферу. Водночас тільки на дискретній основі ми можемо досліджувати конкретні екосистеми.

Важливо з'ясувати також і те, що питання про дискретність і континуальність — це не тільки питання про існування меж між екосистемами, виділення їх у просторі. Це й питання про структуру угруповань та екосистем. Ще на початку ХХ ст. російський та американський фітоценологи Л.Г. Раменський і Т. Глізон незалежно один від одного заснували в геоботаніці напрям континуалізму. Основні положення їхньої концепції такі: не існує окремих фітоценозів, вони поступово переходять один в одного, без різких меж. При цьому (важливо підкреслити) взаємостосунки між членами біотичного угруповання не мають істотного значення, тому популяція кожного виду — це екологічна індивідуальність, яка суто по-своєму реагує на зміни умов середовища. Тому угруповання як система взаємозв'язків — поняття умовне. Цю концепцію підтримують і сучасні фітоценологи — дослідники наземної рослинності (Миркин, Наумова, 1997).

Проте задовго до таких фітоценологічних узагальнень проблема структури угруповань гостро хвилювала гідробіологів. Ще 1877 р. К.А. Мьобіус — відомий німецький дослідник моря — запропонував термін і поняття «біоценоз». Вивчаючи життя устричної банки, він дійшов висновку, що угруповання, або біоценоз, є сукупністю особин різних видів, які знаходять сприятливі для всіх умови існування й обумовлюють один одного. На підставі цієї концепції на початку ХХ ст. відомий російський гідробіолог С.О. Зернов детально досліджував біоценози Чорного моря, давав їм назви за основними місцепроживаннями і цим утверджував ключове значення в біоценозі умов середовища, в якому формується своєрідне, тільки цим умовам властиве угруповання.

Отже, хай нас не бентежить те, що на суходолі дуже часто складно провести таку ж чітку межу, як між водою і сушею (втім, як і в гідросфері). А що ж обрати для основної характеристики у виділенні тієї чи іншої екосистеми на суходолі? Взагалі питання стоїть набагато ширше: як виділяти дискретності в такому континуальному, без чітких меж, світі біосфери? З приводу того, чи можна робити це в принципі, наведемо вислів відомого американського еколога Р. Уїттекера (1980): «Ніхто ще не стверджував, що не можна користуватися назвами відтінків кольору тільки тому, що вони є суб'єктивно розрізняваними частинами безперервного світлового спектра».

Ймовірно, слід говорити про якийсь градієнт екосистем, які на одному полюсі цілком реально обмежені, дискретні, а на іншому — континуальні, з розпливчастими межами. Візьмемо хоча б приклад водойми, яку ми досліджували. Це просторово цілком обмежена екосистема, має острівний характер серед абсолютно іншого типу наземних екосистем.

Читач може заперечити: а якщо ми маємо справу з озером, у якого є річки-притоки? Справді, тоді ми можемо

розширити нашу екосистему до меж водозбірної площі. Проте можемо цього й не робити, обмеживши об'єкт нашого дослідження саме екосистемою водойми. Річки-притоки тоді стануть входом нашої системи або виходом, якщо річка, як Ангара, витікає з Байкалу. Крім того, ми маємо справу з двома принципово різними водними екосистемами: текучих вод (лотичних) і малорухливих (лентичних). Тут ми і починаємо рух по цьому екосистемному градієнту. Ділянки суходолу, як і озера серед суші, можуть бути звичайними островами. Навряд чи хтось заперечуватиме, якщо ми кожен із групи Галапагоських островів розглядатимемо як окрему екосистему. Хоча на острові може бути виділена своя мозаїка екосистем. Такого роду ізоляція — штучний прийом, але це єдино можливий шлях пізнання світу, як вважав А. Тенслі (Антологія..., 2004).

Варто наголосити, що далеко не завжди дискретність у природі — плід наших умоглядних висновків. Не тільки чіткі фізичні межі місцепроживання (межа острова, наприклад) можуть визначати межу, а отже, індивідуальність екосистем. Існують і біотичні чинники такої дискретності. Показано (Жирков, 2010), що в континуальних біотичних системах унаслідок дії статистичних законів відбувається поступове виділення певних відособлених одиниць.

Проте повернемося до нашої водойми та її околиць. Перед нами ландшафт, в якому ми можемо, крім нашої водойми, виділити ще два елементи: луки і ліс. Ці два елементи земної поверхні ми виокремили абсолютно природно, вони справді істотно відрізняються за своїм виглядом. У реальному сприйнятті ландшафт — це та частина лику Землі (термін, а радше метафора, яку використовували і Е. Зюсс, і В.І. Вернадський як синонім біосфери), що доступна нашому зору. Саме слово походить від німецького Land — земля, край, країна і schaft — взаємозв'язок, об'єднання. Відоме визначення «географічного ландшафту», запропоноване Л.С. Бергом (1947): сукупність об'єк-

тів і явищ, в якій характерні для даного місця особливості рельєфу, клімату, вод, ґрунтового і рослинного покривів, тваринного світу, об'єктів діяльності людини зливаються в єдине ціле. Очевидно, всі ці складові є особливою системою біотичних та абіотичних елементів. Слід зазначити, що поняття ландшафту пов'язане не тільки з власне суходолом, Л.С. Берг писав, наприклад, про підводний ландшафт заростей ламінарії. Він розглядав ландшафти в їх ієрархії, виділяв елементарний ландшафт як географічний індивід. За всієї конструктивності географічного підходу до аналізу будови Лику Землі він має природні обмеження. Географ не йде далі за визначення цього географічного індивіда. Він може судити про його «морфологію», але залишає поза межами свого вивчення «анатомію», понад усе — «фізіологію», функціонування цієї елементарної одиниці Лику Землі.

Пізнання будови елементів біосфери в означеному напрямі дає нам вчення про біогеоценоз — біогеоценологія.

Виділимо з визначення, даного В.М. Сукачовим (1961), основні його характеристики.

Біогеоценоз — це: конкретна ділянка земної поверхні; простір, в якому існує і зберігається певна система взаємодій і взаємозв'язків компонентів; компоненти — рослинність, тваринний світ, мікроорганізми, а також мертва природа (літосфера, атмосфера, гідросфера); однорідна система надходження і перетворення речовини й енергії; система речовинно-енергетичних потоків, які існують усередині біогеоценозу і пов'язують його із середовищем природи.

Отже, біогеоценоз є просторово відособленою, тобто частково замкненою біокосною системою з властивим саме їй характером речовинно-енергетичних зв'язків. Це елементарна частинка Лику Землі, що пов'язує поняття біогеоценоз із географічним ландшафтом, з одного боку, та екосистемою — з іншого. Для просторового виділення біогео-

ценозу В.М. Сукачов запропонував використовувати межі природного фітоценозу, тобто однорідної рослинності.

Поняття «біогеоценоз» є ключовим і в концепції геосистеми відомого російського географа В.Б. Сочави (1978). В основу його класифікації геосистем, яка охоплює понад 10 рівнів, аж до «планетарної геосистеми», покладено «гомогенний ареал геосистем, елементарний геомер, або біогеоценоз». У цій класифікації використано й термін «геом», що розглядається як сукупність елементарних геомерів-біогеоценозів, і водночас — як складові типів ландшафтів, що входять до планетарної геосистеми.

Складність встановлення меж екосистем, з одного боку, й безумовне визнання принципу взаємозв'язку живого та косного в єдиній системі — з іншого, породили спроби розширення концепції екосистеми. Так, набула поширення концепція «екосистеми Еванса». Американський еколог Ф. Еванс запропонував розглядати як екосистему будь-які надорганізменні біокосні системи різних рівнів (Evans, 1956). Характерною є назва його публікації: «Екосистема як базова одиниця Екології», слід підкреслити — зовсім не «елемент Лику Землі».

Стосовно ж оцінки цієї концепції, то навряд чи можна сформулювати чіткіше основне критичне зауваження, зроблене видатним гідробіологом і екологом Г.Г. Вінбергом (Переписка..., 2013): «Я точно не знаю, чого хоче Ф. Еванс, але підозрюю, що за Евансом і жива жаба в глечики з молоком — екосистема. Але від розширеного розуміння екосистеми не змінюється те, що в природі йдеться про природну цілісність із супідрядними цілому частинами».

Проте в деяких випадках можливе використання цієї концепції. Наприклад, якщо ми маємо справу зі «штучною екосистемою». Треба сказати, що такі екосистеми, пов'язані з діяльністю людини, займають дедалі більше місця серед природних. Може, варто замислитися над якимось складним градієнтом екосистем-біогеоценозів, у якому б зна-

йшлося місце і для реального біогеоценозу на певній ділянці земної поверхні, і для штучної біокосної системи?

Отже, найважливішою характеристикою екосистеми-біогеоценозу є його структурно-функціональна цілісність і закономірність взаємозв'язків з іншими біокосними утвореннями на вищому рівні організації. Саме поняття природної екосистеми має сенс тільки в єдності з уявленнями про Лик Землі, Біосферу. Вони складаються з частин не випадкових, а закономірно пов'язаних, взаємообумовлених. Міцність цих зв'язків може бути різною, а їх ослаблення понад певну межу, характерну для кожного біогеоценозу, призводить до його деградації та руйнування.

Біокосні тіла. Ґрунт і вода. Уявімо собі, що ландшафт навколо нашого озера позбавлений рослинності. Зникли ліс і луки. Тільки один голий ґрунт вкриває простір, що межує з озером. А чи правильно ми позначили — «ґрунт»? Чи справді це ґрунт, якщо ми в нашій моделі прибрали живу компоненту?

Давайте уявимо собі ландшафт багато сотень мільйонів років тому, коли ще не було життя на суходолі. Верхній шар земної кори руйнувався під дією води, коливань температури. Цей процес називають *вивітрянням*. Скелі перетворювалися на дрібне каміння, потім — на пісок. Однак ґрунту не було, бо ґрунт — це не тільки, як пише Ю. Одум, «чинник» середовища для організмів, а водночас і продукт їхньої життєдіяльності. Саме тому В.І. Вернадський розглядав ґрунт як одне з найважливіших біокосних тіл біосфери. Ще в першій половині ХХ ст. було встановлено, що саме ґрунтові бактерії в основному забезпечують діоксидом вуглецю фотосинтетичні процеси рослин. Як зазначав Л.С. Берг, ні дихання тварин і рослин, ні вулканічні виверження неспроможні давати такої кількості вуглекислого газу, яка необхідна для зелених рослин планети. Це роблять бактерії ґрунту. За образним висловом С.П. Костичева, «ґрунт є гігантським колективним організмом, фізіологіч-

на діяльність якого перевищує таку життєдіяльність всієї решти населення Землі» (цит. за: Берг, 1947).

Ґрунт складається не тільки з вихідного матеріалу — підстильної породи, мінерального субстрату, а й з органічних речовин, що постійно переробляються різними організмами — від бактерій до хребетних. Простір між часточками заповнений водою і газами. Сьогодні велике значення в трансформації ґрунтів має діяльність людини: оранка, інший обробіток землі, внесення добрив. Характер ґрунтів пов'язаний як із локальними особливостями рельєфу, погодно-кліматичними умовами, місцевою рослинністю, так і в масштабах кліматичних зон Землі — з регіональним кліматом. Вміст органічних речовин, гумусу найбільший у лісостеповій зоні. У тундрі ж, в умовах низьких температур, шару вічної мерзлоти, надмірного зволоження влітку відбувається повільна гуміфікація, органічна речовина накопичується у вигляді крупного детриту — торфу. В степових ґрунтах міститься до 12000 т гумусу на 1 га, у лісових — усього близько 100 т. Загалом розподіл ґрунтів на земній кулі має певну зональність, оскільки не тільки або навіть не стільки клімат, як біоценози створюють ґрунти того чи іншого типу.

Як же влаштований цей «колективний організм» і яку функцію виконує він у наземній екосистемі? Насамперед ґрунт є механічною опорою, субстратом для організмів-атмобіонтів, усього угруповання. Якщо гідросфера — це світ, в якому сили гравітації можна «обдурити» протидією сили Архімеда, врівноваживши їх, і цим домогтися нульової плавучості, то інша річ на суходолі — густина повітря в 1000 разів менша за густина води, будь-який організм тут має значну негативну плавучість. Аеродинамічна ж дія може бути вельми істотною, тому проблема надійної опори на суходолі стоїть дуже гостро.

Цікаві відомості щодо розподілу організмів у ґрунті ми несподівано знаходимо в С.О. Зернова в його «Загаль-

ній гідробіології» (1949). Розглядаючи склад і структуру біотичних угруповань у різних біотопах, він непомітно полишає межу водойми.

Дослідженнями, проведеними ученими біологічної станції на р. Ока наприкінці 1920-х років, виявлено наявність тут, уже за межами водойми, у вологому піску багатого біоценозу, так званого псамону (від грец. ψαμμοζ — пісок). Навіть на відстані в кілька десятків метрів від води за вологості всього 5 % пісок був заселений різними організмами. До складу псамону входили звичайні прісноводні організми. Всього було знайдено більш як 200 видів тварин і рослин, особливо багато діатомових водоростей — близько 50 видів. Чим не модель завоювання суходолу?

Якось мені довелося на березі Індійського океану, на розкішному тропічному пляжі, копати цілком прозаїчні ями з академіком В.І. Монченком, карцинологом (знавцем ракоподібних) світового рівня. Це заняття цілком відповідало завданням нашої біологічної експедиції. В ямах швидко збиралася вода, яка була, по суті, водою, що просочила весь піщаний пляж. Далі все просто: треба було профільтрувати зібрану воду крізь планктонну сітку. За час експедиції Владислав Іванович знайшов кілька нових для науки видів веслоногих рачків-циклопід. І всі вони були мешканцями цього прикордонного біотопу — піску, пронизаного невидимими для нас водними каналами.

С.О. Зернов описав також дивовижні знахідки «пустельного псамону» в Каракумах, зроблені О.Л. Бродським у 1920-ті роки. За дві сотні кілометрів від Каспію, за тисячі кілометрів від «справжнього» моря, в колодязях були знайдені форамініфери — протисти, які мешкають здебільшого в океані.

Це дивовижне прикордонне угруповання вказує нам на один зі шляхів завоювання суходолу. Було виявлено два шари в прибережному піску: зелений і бурий. У першому відбувається фотосинтез, виробляється органічна речовина, у другому — накопичується, розкладається органіка. Так могли формуватися первинні ґрунти і в біо-

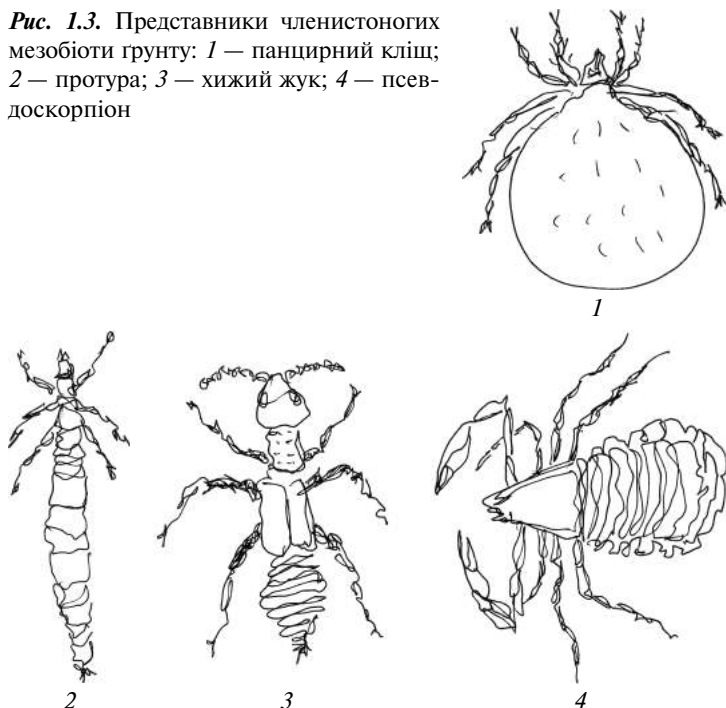
сферному масштабі багато мільйонів років тому. Саме зони контакту моря та суходолу, континентальних водами і суходолу були зонами первинного життя вже «майже» поза гідросферою (Пономаренко, 2013).

Для того щоб цей «зелений шар» існував, необхідна одна умова — проникнення світла. Як бачимо, навіть крізь піщинки вона проникає вглиб на кілька міліметрів. У лісі, де і ґрунт не той, і рослини затінюють, водорості мешкають на ґрунті, в найвищому шарі. Основна органічна речовина надходить від макроскопічних рослин у вигляді опадів, крупного детриту. Це листки, гілки і плоди, що впали, врешті-решт — старі дерева. Частину рослинної продукції споживають тварини — від личинок комах до крупних хребетних. Вони постачають у ґрунт перероблену органіку у вигляді фекалій і власних трупів. Далі на цьому конвеєрі життя екосистеми на крупний детрит очікує ціла армія деструкторів.

У лісовій зоні велике значення як первинні подрібнювачі рослинних решток мають деякі види мурашок. Окрім того, в утилізації органічної речовини беруть участь дошові черв'яки, нематоди, дрібні членистоногі (рис. 1.3), гриби. Загальна біомаса ґрунтових тварин у лісах Європи може досягати 1 т/га, а ґрунтових мікроорганізмів — 0,3 т/га (Второв, Дроздов, 2001). Вони утилізують також фекалії і трупи хребетних тварин. Цікаві спостереження за роботою «санітарного загону» комах-труподів провів наприкінці ХІХ — початку ХХ ст. славний французький ентомолог і популяризатор науки Ж.А.К. Фабр (1823—1915).

Крім того, як уже зазначалось, ґрунтові мікроорганізми забезпечують рослини діоксидом вуглецю, вони, як і у водній екосистемі, виконують функцію редуцентів. Мікроорганізми насичують ґрунт біогенними речовинами. Деякі у симбіозі з кореневою системою вищих рослин здатні поглинати азот з атмосфери. Отже, саме в ґрунтовій підсистемі відбувається перетворення органічних речовин

Рис. 1.3. Представники членистоногих мезобіоти ґрунту: 1 — панцирний кліщ; 2 — протура; 3 — хижий жук; 4 — псевдоскорпіон



на елементи мінерального живлення автотрофів. Укraj важлива ще одна функція ґрунту. Це функція утримування вологи. Ґрунт є складною системою капілярів, по яких вода з глибинних горизонтів підіймається до поверхні. Слід наголосити, що для наземних екосистем обводненість, тобто вміст води у ґрунті, у приземній атмосфері — вкрай важлива характеристика. По суті саме кількість вологи, пов'язана насамперед з опадами, і температура визначають характер екосистем як локально, так і розподіл типів екосистем на земній поверхні.

Скориставшись термінологією В.І. Вернадського, можна сказати: лик Землі на континентах визначається кількістю води. Відомий фахівець із ґрунтової зоології С.М. Гі-

ляров (1970) підкреслив стосовно цього ще одну особливу функцію ґрунту: перехід до життя на суходолі для водяних організмів, зокрема членистоногих, в еволюції біосфери був можливий тільки поступально, через середовище, в якому можливе дихання атмосферним повітрям без великої втрати внутрішньої вологи. Таким проміжним середовищем був першогоґрунт.

Вертикальна просторова складність екосистеми визначається її біотичними компонентами, зокрема екоморфним складом рослин. Варіантів ярусної структури може бути безліч, проте в найзагальнішому вигляді виділяють два типи екосистем: 1) двоярусні, де окрім ґрунтового є ще один — ярус трав'янистих рослин, чагарничків або мохів; 2) багатоярусні, де деревні форми створюють складну вертикальну структуру. Виділення ярусів не формальне, кожен ярус має свої екологічні середовищні характеристики, багато тварин мешкає строго в певному ярусі.

Життєвий простір. Об'єм, заповнений водою, донними відкладами, різними субстратами або повітрям, ґрунтом, є найближчим життєвим простором (НЖП) усієї сукупності організмів екосистеми. Це їхнє безпосереднє середовище мешкання.

Як справедливо зазначав К.М. Хайлов, «навколишнє середовище» для організму, угруповання нескінченне. Проте організм мешкає в цілком певному просторі. Це можна порівняти із середовищем оселення мешканця того чи іншого міста. Реально людину та її родину цікавить розмір житлової площі, надійність системи опалення, комфортність приміщення. Розміри міста, саме місто — це вже середовище вищого порядку.

Слід зазначити, що біотоп і найближчий життєвий простір — поняття близькі, але перше — ГЕОцентричне, друге — БІОцентричне. Взагалі введення в певне поняття «центричності», з нашого погляду, вельми зручне для зміщення акценту. Так, поняття ландшафту й екосистеми ціл-

ком збігаються, проте ландшафт — ГЕОцентричний, а екосистема — БІОцентрична. Розглядаючи біотоп, ми передусім звертаємо увагу на умови середовища, сукупність чинників, які забезпечують або, навпаки, обмежують існування асоційованих живих організмів на цій ділянці земної поверхні. Коли йдеться про НЖП, то перш за все ми визначаємо, як живі організми, їхні асоціації використовують об'єм цього простору.

Для нас у плані подальшого дослідження крупних одиниць біосфери концепція НЖП важлива тому, що дає уявлення про біосферу у вигляді мозаїки різних біокосних елементарних систем. Можна виділити цей елемент із загальної картини для докладного вивчення, проте слід зрозуміти три найважливіші речі. По-перше, межі цього елемента мозаїки умовні, розпливчасті, рухомі, хоча й цілком реальні. По-друге, цілісна картина не могла б існувати, якби елементи не були обмежені, різні, не доповнювали один одного в єдиній системі. По-третє, ці елементи, у свою чергу, складаються з дрібніших елементів, що взаємодіють, взаємозв'язок яких визначає цілісність самого елемента.

Структура та функціонування екосистем. Системи характеризуються структурою і певним чином функціонують. Українські екологи П.С. Гнатів, П.Р. Хирівський (2010) розглядали структуру системи як упорядкованість відносин між елементами. Щоб досліджувати екосистему, треба знати склад її елементів, спосіб і характер зв'язків між ними. Взаємозв'язок і взаємодія елементів у цілісній системі, які приводять до зміни одних елементів зі зміною інших, є функціями системи (Алимов, Богатов, Голубков, 2013). Вивчення функціонування екосистем — це пізнання їхніх здатностей здійснювати певні дії на рівні окремих елементів, у підсистемах і системній цілісності. Функціонування тих чи інших екосистем — це трансформування речовини різними способами під впливом енергії, що надходить ззовні.

Функціонування екосистеми, як і будь-якої іншої системи — це процес упорядкованої взаємодії елементів системи, спрямований на виконання певної функції. Наприклад, в автомобілі внаслідок згоряння палива виділяється енергія, яка приводить у взаємозв'язаний рух поршні, колінвал, колеса, що забезпечує поступальний рух транспортного засобу. При цьому значна кількість енергії витрачається на подолання сил тертя.

В екосистемі за рахунок зовнішнього джерела енергії виробляється первинна продукція органічної речовини, яка слугує джерелом енергії для консументів першого порядку і подальших трофічних рівнів. Витрати на «тертя» в екосистемі — це втрати енергії під час переходу від одного трофічного рівня до іншого. Крім потоків трансформованої енергії і речовинних колообігів у функціонуванні системи задіяні потоки інформації, які керують і регулюють внутрішні процеси, забезпечують зв'язок системи з навколишнім середовищем.

Ще на початку 1930-х років В.В. Станчинський (до речі, саме йому належить заслуга порятунку 1929 р. заповідника Асканія-Нова) одним із перших дійшов висновку, що в біоценозах існує рівновага між кількістю енергії, трансформованої автотрофними організмами, та кількістю енергії, поглиненої гетеротрофною частиною біоценозу (Станчинський, 1931). Американський еколог і гідробіолог Р. Ліндеман сформулював принципи біотичного колообігу в екосистемі (Ліндеман, 1943). По суті, він наповнив «енергетичним значенням» саму концепцію екосистеми.

Для постійного виробництва первиннопродуцентами органічної речовини з неорганічної необхідні «невичерпне» джерело біогенних елементів та енергія. «Невичерпність» забезпечується циклічними процесами, які підтримують організми-редуценти, а енергія надходить в екосистему ззовні, в основному це сонячна енергія. Отже, в екосистемі встановлюється баланс продукції та деструк-

ції на основі циклічних речовинних процесів, які відбуваються у безперервному потоці трансформованої енергії. Цей колообіг на основі односпрямованого потоку і є сутю функціонування екосистем. Він залучає як живі, так і косні елементи екосистеми.

Речовинно-енергетичний баланс можна виразити залежністю

$$A = P + R,$$

де A — асиміляція; P — продукція, R — енергія, розсіювана в процесі дихання.

Заслуга практичного введення «балансового підходу» в екологію водних екосистем належить Г.Г. Вінбергу. Під його керівництвом в одному з озер Білорусі в 1960-ті роки було проведено ретельні дослідження основних складових біотичного балансу екосистем (табл. 1.1). Як бачимо, первинна продукція фотоавтотрофів в озері повністю забезпечує витрати на метаболічні процеси та вторинну продукцію. Згодом аналогічні дослідження були проведені в багатьох водних екосистемах (Алимов, 1987).

Таблиця 1.1. Біотичний баланс оз. Дривяти (за: Вінберг, 1970)

Група	Баланс, кДж/м ² за сезон		
	Біомаса	Продукція	Деструкція
Фітопланктон	230,3	5124,2	1256,0
Макрофіти	334,9	418,7	83,7
Перифітон	29,3	502,4	125,6
Первиннопродуценти, всього	594,5	5945,3	1465,4
Бактеріопланктон	30,1	1850,6	1850,6
Зоопланктон	42,0	633,2	944,1
Зообентос	74,4	56,5	131,5
Риби	100,4	37,7	140,3
Деструкція, всього	247,1	2577,0	3066,5

Зокрема, розраховано біотичний баланс Київського водосховища, причорноморського лиману Сасик.

Оцінка балансу дає нам дуже важливі відомості про функціонування екосистем, спрямованість процесів. Істотними показниками є загальна продукція (A) та загальна деструкція (R). Якщо співвідношення A й R дорівнює 1, то процеси збалансовані, в екосистемі органічна речовина не накопичується, як за умови $A > R$. Це явище можна розглядати, як «самозабруднення», евтрофування. Якщо ж співвідношення $A < R$, то це означає, що екосистема має певне зовнішнє джерело органічної алохтонної речовини.

Ці співвідношення важливі і в наземних екосистемах. Перевищення деструкції над продукцією, очевидно, призводить до виснаження та деградації екосистеми. Проте співвідношення $A > R$ теж зумовлює негативні наслідки. В Асканії-Нові, відомому степовому заповіднику, на одній із ділянок повністю виключили споживання первинної продукції хребетними. Згодом з'ясувалося, що відмираюча фітомаса, яка накопичувалася, значно погіршила аерацію ґрунту, і на ділянці з'явилися явні ознаки деградації трав'янистого угруповання.

Класифікація екосистем. Класифікація — це спосіб знайти певне місце тому чи іншому явищу в системі відносин з іншими. Ухвалення тієї або іншої класифікації більшістю вчених, крім того, забезпечує певну стандартизацію понять, об'єктів дослідження, пропонує принципи та схему систематизації нових даних. Широковідома класифікація організмів, основи якої заклав знаний шведський ботанік К. Лінней (1707—1778). Суть її полягає в ієрархічному об'єднанні видів у роди, родів — у родини і т. д. на підставі подібності ознак, характерних для кожного рівня класифікації.

Екосистеми як явище природи вирізняються своєю індивідуальністю, але мають і подібні характеристики з іншими, що є передумовою їхньої класифікації.

Український еколог А.І. Ігнатюк (2006) запропонував типізацію і класифікацію екосистем на основі порівняння енергетичних, ценотичних, ландшафтних, кліматичних, геоморфологічних підходів. Проте, на його думку, найчіткіше та найочевидніше розділення можливе за двома ознаками: за середовищем мешкання організмів (водяні або наземні) і за ступенем антропогенного впливу (природні екосистеми та штучні). Можна було б із цим погодитися, проте біокосні системи складаються з двох блоків, тому для їхньої типізації необхідно розглядати ієрархічну структуру як косного, так і біотичного блоків.

Стосовно ж середовища існування біотичних систем, то, по-перше, слід виділити наземне (атмобіонтне) і водне (гідробіонтне) середовища, по-друге — океаносферу та сукупність поверхневих водойм і водотоків суходолу. Ці три підрозділи середовища мешкання живого у біосфері називають біоциклами. Це «найбільші біотопи». Крім того, доводиться зважати на те, що певну частину природних «великих біотопів» уже займають антропогенні. Відомий російський гідробіолог О.Г. Резниченко виділив у гідросфері окремий суббіоцикл — мезаль, або антропаль (1978), тобто всі місцепроживання антропогенного характеру. Ймовірно, слід поширити це поняття на всю біосферу.

Екосистеми суходолу та гідросфери. Продукційні й трофічні взаємовідносини в атмобіонтних і гідробіонтних екосистемах мають свої особливості. За атмобіонтних умов, у менш щільному середовищі, первинну продукцію створюють в основному макрофіти, вони ж визначають просторову складність біотичного угруповання. Роль «основного» біокосного тіла переходить на суходолі від води до ґрунту. Тут біомаса рослин у багато разів перевищує біомасу тварин. Відношення продукції до середньої біомаси за сезон невелике, на відміну від водних екосистем, де основою продукційного блоку є мікроскопічні водорості. Це

відношення тут у сотні разів більше, тобто вся система набагато динамічніша, швидкість оборотності органічної речовини значно вища. Проте велика частина поверхні планети взагалі позбавлена рослин-продуцентів і власної первинної фотосинтетичної продукції. На океанічному дні поза шельфом — це майже 2/3 поверхні планети — екосистеми живуть за рахунок інших, задовольняючись «рештками» детриту від органічної речовини, фотосинтезованої в екосистемах фотичної зони. Як зазначав Г.Г. Вінберг, значна частина нашої планети зайнята угрупованнями гетеротрофних організмів.

Значно поширені гетеротрофні угруповання в гідросфері завдяки транспортній функції води, яка переносить розчинені гази, мінеральні та органічні речовини, а також самі організми. Гідросфера єдина не тільки тому, що об'єднана планетарним циклом води, тобто фізичними процесами, а й через подібність біотичної структури. У всіх частинах гідросфери в різних «варіантах» представлені екосистеми, сформовані на основі невеликої кількості ектопічних угруповань гідробіонтів — планктону, нектону, бентосу, перифітону, нейстону. Основою продукції в цілому в гідросфері є продукція мікрowodоростей, багато з яких міститься у водній товщі.

Між наземними та деякими водними екосистемами, особливо літоральними, можна провести певні паралелі, вони дещо подібні. Проте наземні екосистеми значно відрізняються від морських пелагічних. Наземні тяжіють до двовимірності, пелагічні — тривимірні, опорою для організмів на суходолі є ґрунт і літосфера, для пелагічних — вода. Важливою особливістю пелагічних екосистем є постійна міграція живих організмів, вертикальні та горизонтальні переміщення мільйонів тонн живої речовини.

Проте між екосистемами гідросфери та суходолу немає кардинальних відмінностей. Тобто в цих комплексах могли бути вже свої продуценти, консументи і редуценти.

Образно кажучи, відбувся начебто повільний еволюційний вибух — на суші розлетілися «осколки» гідроекосистем. Так здійснювалась адаптація не тільки окремих груп організмів, а й цілих ценотичних комплексів.

Усім екосистемам властиві певні риси подібності. Вони складаються зі схожих блоків, взаємодія яких визначає подібність у багатьох аспектах функціонування екосистем. Обидва блоки елементів — сукупність косної речовини і вся сукупність живих організмів — мають свій склад і свою внутрішню структуру. Косна речовина — це атмосферне повітря, вода, мінеральні елементи, детрит (або мертва органічна речовина). «Живий блок» складається з кількох елементів: продуцентів, консументів і редуцентів. Усі елементи тією чи іншою мірою взаємопов'язані потоками речовини, енергії та інформації. Рухає ці потоки зовнішня енергія, в основному — енергія сонячного випромінювання. Варіантів реального втілення цієї схеми величезна множина, проте кількість типів екосистем набагато менша. Принципова єдність екосистем, що охоплюють різноманітні, часто дуже несхожі елементи, визначається близькістю принципів функціонування, яка керується, у свою чергу, законами термодинаміки.

«Як вимагає перший закон термодинаміки, приплив енергії врівноважується її відливом, і кожне перенесення енергії супроводжується розсіюванням недоступної для використання (при диханні) теплової енергії, як того вимагає другий закон» (Одум, 1975).

Схему потоків енергії, що охоплює кілька трофічних рівнів, можна подати у вигляді рівнів або посудин, сполучених каналами різного перетину, яка передбачає розмірність часу, тобто ми маємо справу з енергією, що надходить і виділяється за певний період часу, і продукцією, виробленою також за певний час (рис. 1.4).

Наведена схема сильно спрощує реальні потоки енергії. Наприклад, частина продукції автотрофів, яка не спо-

живається консументами першого порядку, переходить у накопичену органічну речовину, що дає початок детритним ланцюгам живлення. Проте схема відображає найважливіше: потоки енергії односпрямовані і «перетин труб» дедалі зменшується до верхніх рівнів споживачів.

По цих позначених на схемі каналах між трофічними рівнями не передається енергія як така, вона міститься в цілком реальній матеріальній речовині. В.І. Вернадський неодноразово підкреслював, що в живій речовині здійснюється рух атомів, об'єднуючи цим усю систему біосфери.

Трансформація органічної речовини також супроводжується її розпадом, деструкцією, деградацією. Проте ця деградація необхідна для постійного поповнення пулу «елементарних» мінеральних речовин, з яких знову створюється первинна продукція. Головне життєве коло замикається. Це нагадує рух воза, можливий тільки за одноманітного постійного обертання колеса.

Однак крім речовини та енергії в основі зв'язків між елементами екосистеми є ще й інформація.

Чим складніша і різноманітніша система, тим більше невизначеності буде знято у процесі пізнання цієї структури, тобто отримано більше інформації. Іспанський еколог Р. Маргалеф та американський А. МакАртур наприкінці 1950-х років запропонували оцінювати різноманіт-



Рис. 1.4. Потоки енергії (E) між трьома трофічними рівнями у лінійному ланцюгу живлення: P — продукція; R — дихання

ність угруповань кількісно через інформаційну функцію, яку американський інженер і математик К.Е. Шеннон застосував у теорії комунікації та передачі інформаційних сигналів. Різноманітність системи, важливо це підкреслити, слід розглядати не тільки як багатство елементів і зв'язків між елементами, а й як характер ступеня домінування одних елементів (за тими чи іншими ознаками) над іншими, тобто більшої або меншої вирівняності їхніх властивостей у цій системі.

Наприклад, кількість видів організмів у сосновому бору й на луці може бути однаковою, проте біомаса в першому угрупованні розподілена з явним переважанням одного виду — сосни, вирівняність тут буде низькою, тому різноманітність усієї системи оцінюється як невисока. У лучному ж угрупованні біомаса розподілена майже порівну між багатьма видами, тому різноманітність тут висока.

Відомий російський гідробіолог та еколог О.Ф. Алімов (2000) виявив багато закономірностей у взаємозв'язках між різноманітністю угруповань і їхніми структурно-функціональними показниками. Наприклад, на широкому матеріалі він показав, що зі зростанням біомаси угруповання його різноманітність знижується. Це означає, що біомаса збільшується, як правило, за рахунок одного виду або малої кількості видів. Звідси випливає важливий екологічний висновок: складно організовані угруповання мають низьку продуктивність, тобто основна енергія йде на підтримання впорядкованості системи, а не на утворення стійких зв'язків між елементами, як це спостерігається в неживій природі. Потоки інформації зв'язують організми та їхні асоціації з навколишнім середовищем. Так, істотними інформаційними чинниками є світло і температура. У разі досягнення ними певних значень вмикаються ті чи інші механізми в угрупованнях. Так, температура є важливим чинником початку розмноження у гідробіонтів.

Оскільки підтримання складності угруповань та екосистем потребує певних витрат енергії, а джерела її або фізично обмежені, або підвищення ефективності споживання енергії обмежене, існує, ймовірно, певний оптимум складності, оптимум різноманітності системи.

Отже, екосистеми різні, багатоманітні, багатство їх у біосфері дивовижне з огляду на величезну кількість живих елементів — видових популяцій, організмів, екоморф, життєвих форм, а також способів отримання та переробки матеріальних ресурсів, енергії, різноманітності цих ресурсів, заселених ділянок простору, джерел енергії. Здавалося б, це може призвести до того, що названо «поганою різноманітністю» (Протасов, 2002), коли кожен елемент системи «прагне до абсолютної індивідуальності». Система екосистем має характеризуватися своєю впорядкованістю, яка неминуче обмежує кількість і різноманітність елементів та їхніх зв'язків. Хоча ця «неминучість» не здається очевидною. Наприклад, слід зазначити, що існує доволі багато як суто фізичних, так і екологічних меж, які сприяють диференціації окремих і різних за своєю структурою екосистем. Це межі між суходолом і водоймами, між рівнинними ділянками, розділеними горами, між окремими водоймами — островами на суходолі та островами в морі. Це величезна кількість меж і перешкод, створених людиною (транспортні наземні шляхи, канали, дамби, індустріальні зони, агроландшафти тощо).

Існують певні причини обмеження багатства та різноманітності екосистем у біосфері. Площа поверхні Землі, об'єм життєвого простору цілком скінченні, а розміри біогеоценозів не можуть бути «нескінченно малими», щоб їх більше помістилося на певній території. Наприклад, окремі пелагічні екосистеми океану можуть існувати у вирах діаметром у сотні кілометрів. Склад основних екологічних чинників теж обмежений і їхні діапазони порівняно вузькі. Наприклад, переважна більшість усіх ор-

ганізмів на нашій планеті активно живе за температури від 2 до 30 °С.

Розглядаючи сучасну біосферу як систему багатоманітних екосистем, перший крок класифікації (виділення у біосфері її частин) слід пов'язувати з найістотнішими ознаками. Крім того, необхідно враховувати «двокомпонентність» біокосних систем будь-якого рівня — наявність ГЕО- і БЮелементів. Отже, класифікація має враховувати ієрархію як косних і живих елементів, так і власне біокосних систем.

Основним критерієм для виділення однорідних груп у класифікації ГЕО- може бути загальна характеристика середовища мешкання. Основних сфер мешкання живого на планеті дві. Організми існують в атмобіонтних і гідробіонтних умовах, тобто на суходолі й у водному середовищі. Чи треба розглядати власне літосферу як третє середовище мешкання — питання неоднозначне. Куди віднести мікроорганізми, що живуть у нафтоносних шарах глибоко під землею? Чи можна назвати їхню сукупність екосистемою?

Якщо атмобіонтне середовище в першому наближенні доволі однорідне, то в гідросфері доцільно виділити два «субсередовища»: Світовий океан, або галосферу, і сукупність континентальних, в основному прісних вод, або вод поверхневого стоку.

Як завжди, все, що стосується класифікацій найкрупніших біологічних явищ, набагато складніше. Йдеться не про характеристики власне організмів або їхніх сукупностей, а про принципи виділення екосистем відповідно до ознак їх біотичної частини.

Видається, що тут головною є ознака біотичного способу отримання і трансформації енергії.

Основних джерел енергії для екосистем три: 1) сонце; 2) енергія неорганічних сполук, у цьому випадку часто фігурують, наприклад, сполуки сірки; 3) органічні речовини. У тих або інших місцепроживаннях можуть бути

доступними різні джерела енергії. Проте реальна «доступність» її для екосистеми визначається особливостями первинного трофічного блоку. Отже, екосистеми можна віднести до фотоавтотрофних, хемоавтотрофних і гетеротрофних.

На наступному рівні класифікації умов (для атмобіонтних екосистем) може, очевидно, бути мінливість, циклічність або, навпаки, відносна стабільність умов. При цьому важливо врахувати два основні чинники: температуру та зволоженість. Таким чином, для геомів суходолу можна виділити чотири поєднання чинників: гумідотермоциклічні (умови гілеї, дощового тропічного лісу); олігогумідні ациклічні (умови пустель різного походження з постійним низьким рівнем зволоження); термоциклічні (умови тундри, тайги, лісів помірної зони); гумідоциклічні (умови степу).

Абсолютно інша класифікація умов у водному середовищі. Природно і цілком безумовно виділяються галосфера та водні об'єкти поверхневого стоку. Серед останніх докорінно відрізняються водотоки з лотичними умовами і водойми — з лентичними.

Стосовно ж біотичних характеристик, то можна запропонувати ознаку «біотопогенності». Якщо йдеться про габітуальні характеристики, зовнішній вигляд екосистем, то серед них можна виділити такі, в яких саме живі організми визначають характер ландшафту. Деревні форми рослин, герматипні корали із власних тілесних і позатілесних «конструкцій» створюють своєрідний біогенний ландшафт, біотоп для інших організмів. Їх можна назвати «біотопогенними» (що можуть створювати біотоп) формами. Наявність їх в екосистемі є однією з важливих біотичних характеристик.

Для наземних екосистем можна виділяти такі, де едифікаторами (будівниками екосистеми) є крупні деревоподібні форми. Зокрема, можна виділити екосистеми лісові,

деревні і трав'янисті, точніше «безлісі» (Разумовский, 1999), на відміну від екосистем, де загальний габітус і просторову структуру визначають небіотичні елементи. Реально ці класи угруповань суходолу представлені такими, як угруповання вологих тропічних лісів, лісів помірної зони, з одного боку, і тундри, степів — з іншого, а також пустель.

Гідросфера за своїми умовами набагато різноманітніша за суходіл. Насамперед слід зазначити, що в гідросфері існують екосистеми, в яких використовуються всі три джерела енергії. Відповідно до цього у біотичній частині екосистем на початку трофічних ланцюгів можуть бути фотоавтотрофи, хемотрофи та гетеротрофи. Ще складнішою для екосистем гідросфери є ознака біотопогенності, тобто формування як косних, так біокосних і біотичних елементів біотопу, значущих як чинник середовища для інших організмів та екосистем загалом. У деяких шельфових прибережних екосистемах аналогічно наземним існують угруповання з едифікаторами — крупними водоростями-макрофітами. Їх так і називають — «ліси моря». Проте основну частину первинної продукції в океані створюють мікроскопічні планктонні водорості. Деякі з мікроскопічних автотрофів, які мешкають на межі поділу фаз, можуть бути й біотопогенними організмами. Наприклад, ціанобактерії ще в докембрії формували крупні рифові споруди внаслідок відкладання карбонату кальцію. Нині найпоказовішим прикладом біотопогенної активності є герматипні корали, які формують рифові екосистеми. Пелагічні екосистеми океану, навпаки, є прикладом явного переважання абіогенного блоку екосистем.

Більшість екосистем існує в окиснювальних умовах, тобто у водному середовищі, насиченому киснем. Проте відомі екосистеми з відновлювальними умовами, де вода тією чи іншою мірою насичена сірководнем, іншими відновленими сполуками. Це екосистеми гідротермальних джерел і донних височувань таких газів, як метан, це і

значний об'єм сірководневих вод Чорного моря, а також деякі інші ділянки у Світовому океані. З погляду трофічної структури основу формують хемотрофні організми, найчастіше в симбіозі з гетеротрофами.

Для екосистем поверхневого стоку з погляду біотопу найважливішим чинником є характер водообміну. Екосистеми можна поділити на дві великі групи: лентичні, зі сповільненим водообміном, де переважають процеси акумуляції, і лотичні, з пришвидшеним водообміном, в яких превалюють процеси транзитного перенесення.

Усі епігейні (наземні) екосистеми входять до групи, де основним джерелом енергії є сонце, а споживачами і трансформаторами — фотоавтотрофи — зелені рослини. Саме рослинність визначає загальний габітус і просторову структуру більшості наземних екосистем. Для водних екосистем характерна різноманітність джерел енергії. У деяких із них зелені рослини виконують важливу енергетичну функцію, але не визначають фізіономію угруповань. У багатьох первиннопродуценти відсутні зовсім, їхня енергетика базується на алохтонній, органічній речовині, що надходить ззовні.

Отже, структура екосистем нескінченно багата на особливості, пов'язані з видовим складом організмів, їхніми взаємозв'язками, зв'язками живих і косних компонентів, які, у свою чергу, також багатоманітні. Водночас загальна «конструкція» екосистем доволі одноманітна, всі вони базуються на подібних механізмах трансформації енергії та колообігу речовин.

Техноекосистеми. Можна було б і спинитися на цьому переліку типових екосистем, якби йшлося про біосферу, якою вона була декілька десятків тисяч років тому. Проте в колишній хід розвитку живого покриву планети дедалі інтенсивніше втручалася людська діяльність.

Відповідно до своїх різноманітних потреб людина створює своєрідний новий антропогенний світ машин і агре-

гатів, споруд і цілих міст, шляхів сполучення і транспортних засобів, вона розорує землю, будує на річках греблі, водосховища. Перелік цей величезний. «Наші будинки, знаряддя і споруди, — писав В.М. Беклемішев, — входять як неживі частини в нову організацію живого покриву [Землі], яка створюється під впливом людства» (1964). Е. Одум (2001) застосував термін «techno-ecosystem» (техноекосистема) до тих, для яких, на відміну від природних екосистем, людина використовує енергію різного палива, тоді як природні залежать від енергії сонця.

Автор концепції екосистеми англійський еколог А. Тенслі розглядав її як природну одиницю, частину «Лику Землі», проте він дедалі більше змінюється, істотно поповнюється неприродними, антропогенними рисами. Саме А. Тенслі запровадив поняття «антропогенна екосистема».

Важливо підкреслити, що практично жодне з технічних творінь людини не міститься поза біосферою, за винятком космічних апаратів, хоча і їхнє тривале існування залежить від людини. Вони так чи інакше пов'язані з біотою і косними елементами. Формуються нові типи екосистем: техноекосистеми, агроекосистеми, урбоекосистеми. Їх головною особливістю є те, що до двох основних елементів природних екосистем — косного та біотичного — додаються нові — антропогенні. Крім того, що важливо для розвитку людського суспільства, для існування нестійких систем, позбавлених здатності самопідтримання, людина має постійно витрачати додаткову енергію, причому це не тільки «прямі» витрати, пов'язані з тими чи іншими процесами, а й енергія, спрямована на створення та підтримання потоків інформації для керування такими системами.

Людина може додавати в структуру екосистеми так багато нових елементів, що вона вже набуває вигляду не біполярної БІО—ГЕО, а триангулярної «конструкції»: БІО—ГЕО—ТЕХНО. У кутах цієї схеми містяться три типи еко-

систем. Це екосистеми, в яких: 1) домінують біотичні елементи, наприклад, коралові рифи, в них сам біотоп створений живими організмами; сюди також можна віднести лісові екосистеми; 2) домінують косні елементи (водна товща океану з його населенням, пелагічна екосистема, екосистеми пустель); 3) переважають технічні або антропогенні елементи (штучний водотік, система водопостачання, техноекосистеми). У цьому трикутному полі ближче або далі до одного з його трьох «полюсів» можна розмістити всі відомі нам типи екосистем. Очевидно, що після появи людини і початку її як творчої, так і руйнівної діяльності, біполярна схема істотно змінилася. Формально — структура біосфери збагатилася новими елементами. Проте, на жаль, поки немає підстав стверджувати, що вона як система стала стійкішою та надійнішою.

Порівняльна біогеоценологія гідросфери і суходолу. Життя зародилося у воді і пододало багатомільйонорічний шлях еволюції до того, як з'явилися перші біоценози аеробіонтних організмів. Принцип єдності біосфери змушує нас розглядати гідробіонтні й аеробіонтні екосистеми як в еволюційно-тимчасовій, так і в просторовій взаємодії. Порівняльні оцінки допомагають глибше зрозуміти й особливості організації водних екосистем.

«...описуючи, як саме рослини, безхребетні та хребетні залишили море, ми вживаємо вираз "завоювання суходолу", а ліпше було б назвати цей грандіозний етап в еволюції адаптацією до повітря» (Коуен, 1982).

Якісні та кількісні відмінності чинників середовища для гідро- й аеробіонтів великі і доволі очевидні. Слід підкреслити таку особливість гідросфери, передусім галосфери, як її значна просторова і тимчасова стабільність (Зенкевич, 1967). Навіть водойми поверхневого стоку в певному розумінні стабільні, оскільки кількість води в них у цілому залежить від балансу загального гідрологічного циклу. Основою стабільності умов в океаносфері є її

великий об'єм. Високу стійкість температури визначає велика теплоємність води.

На суходолі основною біокосною речовиною є ґрунт, що відносно тонким шаром вкриває біологічно інертні мінеральні породи. Абсолютно інша картина в гідросфері.

Уся товща вод морів і океанів, як і поверхневий шар донних відкладів, є біокосним тілом. Лише два природні тіла — ґрунт і вода водойм — здатні забезпечувати процеси продукування, та тільки в ґрунті цей шар становить близько 1 м, а в морі — в середньому 4000 м, хоча може досягати й 11 000 м.

З відносно тонким шаром ґрунту пов'язаний і «шар живої речовини» наземних продуцентів (Лавренко, 1964) завтовшки не більш як декілька десятків метрів. У морі рослинний покрив дна розвинений тільки у верхній літоралі на порівняно невеликій площі дна. Тільки в мілководних озерах, водосховищах, деяких типах водотоків автотрофи, що вкорінені або прикріплені до донного субстрату, відіграють помітну роль у продукційних процесах. В океані, морях і більшості прісних водойм ключовими в процесах продукування органічної речовини є мікрowodорості планктону. Потужність трофогенного шару у водоймах досягає багатьох десятків метрів і обмежується глибиною проникнення сонячного випромінювання в діапазоні хвиль, ефективних для фотосинтезу. В глибинах моря у великих кількостях накопичуються мінеральні біогенні елементи. За стійкого підймання глибинних вод (зони апвелінгу) продукційні процеси значно активуються. В наземних біогеоценозах запас біогенів, як правило, дуже невеликий. Такі високопродуктивні біоценози, як тропічний дощовий ліс, працюють, так би мовити, «з коліс», тобто мінералізація органічної речовини та споживання біогенів відбуваються дуже швидко, за майже повної відсутності відкладання біогенних елементів у ґрунті. Загалом процеси продукування, споживання органічної речовини і мінераліза-

ції принципово подібні в будь-яких екосистемах, проте їхні кількісні характеристики істотно відрізняються.

На суходолі біомаса рослин у багато разів більша за біомасу тварин. У водному середовищі зазвичай співвідношення зворотне. Загальна біомаса фітопланктону Світового океану майже в 20 разів менша за біомасу тваринного населення (Винберг, 1967; Богоров, 1974). Це не порушує, проте, правила енергетичної піраміди, оскільки, незважаючи на малу біомасу, фітопланктон дає велику продукцію, яку безперервно споживають зоопланктон, риби та інші організми.

На початку трофічних ланцюгів більшості наземних біоценозів перебувають фотоавтотрофні організми. Винятки доволі рідкісні. Наприклад, екосистеми печер, де органічна речовина, споживана первинними консументами, має алохтонне походження. В океані афотична зона, де відсутні фотоавтотрофи, величезна, лише не набагато менша за площу всього Світового океану. За середньої глибини Світового океану близько 4000 м глибина незаселеного фотоавтотрофами шару не перевищує 200—250 м. Гетеротрофні організми в афотичній зоні водойм повністю (за невеликим винятком, у зв'язку з процесами хемосинтезу) залежать від отримання органічної речовини з фотичної зони. Біоценози абісали й ультраабісали характеризуються низькою продуктивністю і відносно невеликим видовим багатством. Винятком є угруповання глибоководних гідротерм, в основі речовинно-енергетичного потоку яких лежать процеси хемосинтезу і симбіотрофії. Саме тому Г.Г. Вінберг (1967) дійшов висновку, що «...велика частина океану, а отже, і велика частина нашої планети зайнята угрупованнями гетеротрофних організмів, що потребують припливу органічної речовини».

Загалом, завдяки транспортній функції водного середовища, суто гетеротрофні біоценози значно поширені в гідросфері. У структуру наземних і водних біоценозів входять

консорції — стійкі угруповання організмів з популяцією едифікувального виду в центрі, як правило — автотрофного на суходолі. У водних біоценозах існують консорції як автотрофні, так і гетеротрофні. Основою водних консорцій найчастіше бувають седентарні організми. Ефаптобіонтність (седентарний, прикріплений спосіб життя) багатьох гетеротрофів — також межа, характерна для водних біоценозів. Роль рослинної частини біоценозів суші надзвичайно важлива, не тільки в трофоенергетичному аспекті, а й у топічному. Це дало підставу В.М. Сукачову (1967) пов'язати виділення меж біоценозів з межами фітоценозів. Певна однорідність фітоценозу є показником однорідності умов біотопу. В біогідроценозах ситуація складніша і в першому наближенні йдеться про три варіанти індикації біоценозів: за рослинною частиною (наприклад, макрофіти літоралі); за тваринною частиною (коралові рифові біоценози, конгрегації прикріплених двостулкових молюсків); за однорідністю власне топічних умов (пелагічні біоценози).

«У морському середовищі, за межами верхньої евфотичної зони, переважає повна роз'єднаність тваринного населення і рослинних асоціацій. 99 % біогеоценозів водної маси океану існують без безпосереднього контакту з живою рослинністю, яка зосереджена тільки в поверхневій зоні, що становить мізерно малу частку всього об'єму океану — не більш як 2 %» (Зенкевич, 1967).

Дуже важлива відмінність біогідроценозів, особливо морських, від наземних полягає в тому, що в морях, океанах, прісних водах багато мільярдів живих організмів, величезні маси живої речовини (на думку Л.О. Зенкевича (1967), близько однієї третини від їх загальної кількості у Світовому океані — 10 млрд т) перебувають у складній системі постійних міграційних вертикальних і горизонтальних переміщень. Певну частку цієї маси організмів становить ларватон — личинкові стадії гідробіонтів. У водних біоценозах взагалі значно поширене явище амфібіонтності, коли на різних стадіях онтогенезу організми

представлені різними екоморфами, мешкають у різних біотопах і займають абсолютно різні екологічні ніші. Населення гідросфери, склад біогідроценозів не тільки в таксономічному (якщо не враховувати комах), а й в екоморфному плані набагато багатше за наземні біоценози. Отже, у водних біоценозах кількість зайнятих екологічних ніш більша, ніж кількість існуючих видів, оскільки дорослі та личинкові стадії займають різні місця проживання, різняться за трофічними потребами.

Важливо підкреслити постійність і цілісність взаємозв'язків у наземних і водних екосистемах. Вихід водяних організмів на суходіл не міг відбуватися як процес, властивий окремим видам. Атмобіосфера, як і гідробіосфера, могла формуватися відразу як доволі складна система.

«Можна припускати, що вихід у повітряне середовище здійснювався біоценотичними комплексами простого типу, але, вірогідно, вже в триєдності мікробного, рослинного і тваринного компонентів, з основними характерними особливостями біологічних циклових зв'язків продуцентів, консументів і редуцентів. Можливо, якоюсь мірою цим пояснюється, за величезних відмінностей двох середовищ мешкання та їх населення, така ж разюча подібність біогеоценотичних властивостей і структурних зв'язків трьох груп організмів в обох середовищах» (Зенкевич, 1967).

За всіх відмінностей, атмобіонтні та гідробіонтні екосистеми тісно взаємопов'язані. Величезна їх різноманітність об'єднана в обмежену кількість біогеомів, система яких і є живим покривом Землі. Взаємозв'язки між екосистемами визначаються постійними потоками органічних і неорганічних речовин, у перетворенні яких провідну роль відіграють живі організми, потоком живих організмів, що активно або пасивно мігрують, перенесенням продуктів фотосинтезу в дисфотичну зону.

В.І. Вернадський використовував як синоніми два терміни: «у **Лику Землі** виявляється поверхня нашої планети, її **біосфера**» (Вернадский, 1926).

Лик Землі, її біосферу, ми можемо не тільки вивчати, описувати в наукових термінах і поняттях, а й споглядати. Це можна порівняти з текстом монографії, написаним сухою, академічною мовою, і барвистим описом пейзажу, строгим, неупередженим фотознімком та мальовничим ландшафтом, що милує око. З цього випливають два взаємопов'язані підходи, які умовно можна назвати «екологічним» і «географічним».

Були, щоправда, щасливі вчені, які вміли поєднувати наукову строгість висновків з барвистим описом предмета своїх досліджень.

«Природа розглядається в цілому, споглядання полів і лісів дає насолоду, що значно відрізняється від тієї, яку викликає анатомування якогось організму або вивчення гідної подиву його структури. Які різні відчуття викликають свіжа зелень луків і густа тінь ялиць, ліси помірної зони і тропічних країн, де струнки стовбури, утворюючи начебто колонаду, підносяться під невинною зеленню дерев» (Гумбольдт, 1936).

Два підходи до вивчення Личу Землі — біосфери: географічний та екологічний. І «природа, що розглядається в цілому», і живий покрив Землі, світ екосистем, мають певну структуру. Кожному ландшафту властивий свій вигляд, поєднання його елементів є неповторним. Саме тому Л.С. Берг (1947) розглядав ландшафти як «географічні індивіди», або «особини». Цей погляд важливий тим, що підводить нас до деяких аналогій: якщо особини, живі організми, які мають безумовну індивідуальність, проте об'єднуються в популяції, більш того, вони не можуть існувати поза ними, то чи не можна говорити про «популяції» географічних ландшафтів? Локальні популяції мають свої ознаки індивідуальності, на відміну від інших популяцій того ж виду. Однак загалом вони в своїй сукупності утворюють видовий ареал. У біогеографії виділяють суцільні та диз'юнктивні, тобто розірвані, фрагментарні ареали. А оскільки будь-який ареал не є сукупністю щільно прилеглих одна до одної популяцій, має

йтися, напевно, про «мереживо ареалу» (Реймерс, 1992). Отже, біотичні системи (та й усі ієрархічні) мають важливу властивість індивідуальності, а властивість асоціативності на основі конвергентно подібних рис визначає їхнє об'єднання в системи вищого рівня.

Ще 1807 р. О. фон Гумбольдт писав: «Як окремим органічним істотам властива своя фізіогномія, так існує і фізіогномія природи, що належить винятково одному клімату» (цит. за: Кафанов, 2004). Отже, в подібних умовах формуються подібні угруповання, які і створюють «фізіогномію», вигляд природи. На суходолі ця фізіогномічна подібність визначається насамперед подібністю рослинності. Ознайомившись безпосередньо з природою різних країн і континентів, О. фон Гумбольдт дійшов важливого висновку, що «фізіогномію природи» (видимої, наземної її частини) визначають близько 20 життєвих форм рослин (Гумбольдт, 1936). Таку закономірність можна вважати принципом розповсюдження близьких життєвих форм або законом «відповідності життєвих форм умовам середовища» Гумбольдта.

Однак вигляд, фізіогномія, габітус — це тільки видима частина образу природи, і, як зазначав видатний російський мікробіолог і еволюціоніст Г.О. Заварзін (1994), «... ландшафт може бути описаний не тільки фізіогномічно, в стилі О. фон Гумбольдта, а й хімічно, за домінуванням певних хімічних процесів». Маються на увазі процеси трансформації речовини за рахунок енергії, що надходить до екосистеми. Саме в екосистемі і відбувається той самий обмін атомами, про який писав В.І. Вернадський.

Взявши, але й уточнивши синонімічний підхід В.І. Вернадського до визначення біосфери — Лику Землі, ми можемо сказати, що «біосфера» в основі своєї структури має екосистему, а «Лик Землі» — ландшафти. Їхні відмінності у тому, що поняття ландшафту геоцентричне, екосистеми — біоцентричне. При цьому слід підкреслити саме

центричність, оскільки за своєю суттю як реальні «осередки» біосфери біогеоценози, екосистеми, ландшафти — близькі. Необхідно також зробити ще одне дуже важливе зауваження: Лик Землі — це не тільки сукупність ЛАНД-шафтів (від ще протогерманського кореня Land), а й акваландшафтів — власне ділянок суші або водойми, це справді Лик усієї планети Земля. Крім суходільних ландшафтів-екосистем він охоплює водні океанічні, підводні донні ландшафти та інші, тобто рівнозначно — гідросфери та суходолу. Крім того, нині образ цього лику дедалі більше доповнюється рисами антропогенної природи.

Один із системних законів (він же — один із постулатів диверсіології, розділу екології, що вивчає закономірності біологічної різноманітності) стверджує: функціонуюча система не може складатися з однотипних елементів (Реймерс, 1992; Протасов, 2002). Справді, багатство екосистем як елементів біосфери величезне, при цьому різко домінуюча роль будь-якої з них не виражена, тобто в цілому їхня сукупність характеризується високою різноманітністю. Проте існує й інша закономірність: «загальна конструкція» екосистем досить типова, в подібних умовах (подібність ГЕО) подібними виявляються й біологічні структури надорганізмального рівня (подібність БІО). Отже, на фоні широкої дивергенції, різноманітності створюються передумови конвергентної подібності.

Екологічна конвергенція. Поняття конвергенції (від лат. *convergio* — сходитися) і дивергенції (від лат. *divergio* — відхилятися) є одними з ключових у біології. Термін «дивергенція ознак» був запроваджений Ч. Дарвіном, який основою цього явища вважав конкуренцію, оскільки вона найгостріша саме між найподібнішими за своїми характеристиками організмами. Водночас чим більша між ними розбіжність у потребах, наприклад, за харчовими ресурсами, тим слабша між ними конкуренція. Під біологічною конвергенцією розуміють незалежний розвиток подібних

ознак у різних груп організмів за близьких умов середовища. Прикладів конвергенції організмів безліч в екоморфології. Один із найяскравіших — обтічна форма тіла у риб, іхтіозаврів, китоподібних, яка виникла й еволюціонувала виключно на основі однакової гідромеханічної взаємодії між організмом і доволі щільним середовищем, в якому він переміщувався. В атмобіонтів — мешканців набагато менш щільного середовища — обтічна форма властива тільки найрухливішим тваринам. Саме процеси дивергенції та конвергенції створюють необхідний баланс оптимальної різноманітності біологічних систем: процеси дивергенції мають «відцентрову» природу, забезпечують збільшення різноманіття пристосувань, форм; конвергенція, навпаки, обмежує різноманітність, закріплює оптимальні в даних умовах форми. Ці процеси існують на всіх рівнях організації живих і біокосних систем.

Що ж створює і підтримує різноманіття екосистем, які тут передумови *дивергентних* процесів? Їх кілька.

Екологічна індивідуальність окремих видів, екоморф, а саме: різноманіття способів отримання поживних речовин та енергії; безліч адаптацій розмноження, збільшення чисельності, збереження популяцій в умовах конкуренції і впливу середовища; різноманіття шляхів освоєння й утримання життєвого простору.

Крім того, існує багато біоценотичних зв'язків, які змінюються в часі.

Значними є комбінації різних чинників середовища, різноманіття косного оточення угруповань організмів.

Проявів і передумов *конвергентних* процесів також доволі багато. Ось основні з них: морфологічна, поведінкова подібність видів, які входять до складу однієї екоморфи, однієї життєвої форми; подібність трофічних адаптацій, обмеженість трофічних рівнів; обмеженість типів життєвих стратегій; обмеженість основних джерел енергії, типів її біологічної трансформації; існування всього декіль-

кох основних типів середовищ мешкання організмів; обмеження «загальної конструкції» угруповань, а також біоценотичного (МР)-градієнта.

Слід зазначити, що в екології явно переважає концепція різноманіття: у будь-якому посібнику з екології можна знайти багато відомостей про різноманітність екологічних ніш, умов мешкання організмів, різноманітні адаптації, але дуже мало інформації про конвергентні процеси. Тому варто на них спинитися.

Екоморфи. Кожен організм існує у вигляді певної екоморфи. Екоморфу розглядають як загальну конструкцію тіла, що визначається як історичним розвитком, так і онтогенезом, зв'язками конкретного організму із середовищем його мешкання (Алеев, 1986). Формування екоморф, екоморфогенез відбуваються і в еволюційному часі, і в масштабах онтогенезу окремого організму. Організм має не тільки певну генетичну інформацію, яка визначає його видову належність, тобто весь набір морфологічних, анатомічних, біохімічних, фізіологічних ознак і властивостей, а й характеристики тієї форми, морфи, в яку, як у форму для литва, за даних умов буде «відлита» ця генетична інформація. Одним із важливих явищ еволюції є екоморфогенез — формування екоморф організмів.

Навіть якщо ми маємо справу з амебою, яка постійно змінює контури, форму меж свого тіла-клітини, ця мінливість має ознаки постійності. Ми можемо назвати таку морфологічну форму амебоїдною, в даному випадку форма організму рухома, тобто саме цю мінливість слід розглядати як характерну ознаку даної форми живої істоти. До речі, мінливість форми і тут обмежена, наприклад, у *Amoeba limax* немає довгих псевдоподій, таких як у *A. proteus*, що слугує однією з видових морфологічних ознак. Важливо й те, що амебоїдна форма значно поширена в живому світі, причому вона властива не тільки окремим організмам (амеби, жовтозелені й золотисті водорості), а й деяким

спеціалізованим клітинам у нашому організмі — фагоцитах, а також колоніям, наприклад у міксоміцетів.

В альгології — науці про водорості — існує добре розроблена система так званих типів морфологічної структури (Водоросли..., 1989). Окрім уже згаданого амебоїдного виділяють монадний (джгутиковий) тип, нитчастий, різнонитчастий, паренхіматозний та кілька інших. Отже, різноманітність багатьох сотень видів водоростей різного походження існує в екосистемах у вигляді всього кількох морфологічних типів.

Такий же підхід, заснований на виділенні подібних рис структури організму, дає змогу виокремити декілька еколого-морфологічних типів серед вищих водяних рослин. Це напівзанурені, або гелофіти, занурені, або гідрофіти, а також такі, що мешкають поблизу води — гігрофіти. Серед гідрофітів виділяють повністю занурені, такі як рдесники, і з плаваючими листками — латаття *Nuphar luteum*. Як бачимо, і тут велику кількість видів вищих водяних рослин, а їх існує декілька сотень, можна звести всього до 3—4 екоморф і життєвих форм. Вони мають багато схожих рис будови, ведуть подібний спосіб життя.

На прикладі вищих водяних рослин можна простежити ще одне важливе екоморфологічне явище — екоморфогенез на рівні онтогенезу. Рослини одного й того самого виду чудово почуваються в різних середовищах: на суші поблизу води, на межі вода—повітря і власне у воді. Так, обстежуючи заплавні озера, ви можете знайти невелику рослину латаття жовтого (*Nuphar luteum*) прямо на березі біля води, якщо озеро поволі висихає. На воді, неподалік від берега, можна побачити добре всім відомі шкірясті щільні плаваючі листки латаття, товсті черешки яких йдуть до кореневища до самого дна. І, нарешті, озброївшись підводною маскою, на дні можна побачити цілі зарості світло-зеленого, гофрованого, дуже ніжного, подібного до салатного листя. Все це — різні екоморфи одного виду рос-

лини. Тільки потрапили вони в різні умови і форма їх змінилася. Виявляється, недостатньо сказати, що у фітоценоз входить вид *Nuphar luteum* — латаття жовте, бо в кожному місцепроживанні воно може мати абсолютно інший морфологічний вигляд. У зв'язку з цим його місце і роль в угрупованні будуть іншими.

Очевидно, що рослини хоча й одного виду, але різних форм, утворюватимуть різні за своєю просторовою структурою угруповання.

Відомий український біолог Ю.Г. Алєєв створив цілісну систему екоморф (1986). За способом отримання екзогенного живлення всі організми можна віднести до двох типів екоморф — адсону та фагону. Адсотрофні організми отримують поживні речовини за допомогою адсорбції всією поверхнею тіла або спеціальними його ділянками. Отже, основною умовою живлення і життя величезної кількості адсотрофів — бактерій, водоростей, грибів, вищих рослин, деяких тварин — є наявність водних розчинів, що містять необхідні елементи живлення.

Фаготрофи (від грец. φαγοξ — пожирати) живляться оформленою їжею, твердою або рідкою. Фаготрофія — це вже набагато складніший фізіологічний і поведінковий акт. Харчові об'єкти мають бути знайдені, захоплені, їх треба проковтнути і перетравити. Трофічних пристосувань для цього існує величезна кількість. Павук, наприклад, у зв'язку з особливостями будови ротового апарату не може споживати тверду їжу, тому в спійману в ловчу сітку комаху (плетіння складної павутини також одна з трофічних поведінкових адаптацій) він вводить травні ферменти і висмоктує вже перетравлені тканини. Морська зірка не заковтує їжу, а навпаки — вивертає свій шлунок і перетравлення їжі відбувається, власне, поза організмом. А скільки спеціалізованих органів для захоплення, подрібнення їжі існує в різних організмів! Одних тільки типів дзьоба у птахів, пристосованих до тієї чи іншої їжі, не один десяток.

Отже, вся різноманітність живих організмів за ознакою способів отримання поживних речовин укладається всього в три великі групи: адсотрофи-автотрофи, поживними речовинами для них є мінеральні речовини, з яких вони синтезують органічні; адсотрофи-гетеротрофи; фаготрофи. Хіба це істотно не звужує, робить більш загальним наш погляд на загальну структуру як екосистем, так і біосфери в цілому?

Є ще дві важливі екоморфологічні групи. Це ефаптон (від грец. εφάρτοξ — прикріплювати) — прикріплені, відносно нерухомі організми і планктон або рухомі (від грец. πλωτοῦ — блукаючий). Екосистеми можна класифікувати, окрім інших ознак, і за переважанням, основною роллю плано- й ефаптобіонтів. Більшість наземних екосистем — це екосистеми з угрупованнями, в яких домінують ефаптобіонти-адсотрофи, рослинні організми. У гідросфері — набагато складніше. Водна маса океану — це царство планобіонтів, як адсотрофів, так і фаготрофів. А ось коралові екосистеми базуються на життєдіяльності ефаптобіонтів-гетеротрофів. Та оскільки автотрофний вільноіснуючий «блок» — планктонні водорості цієї екосистеми розвинений поблизу коралових рифів доволі слабо через недостатність мінерального живлення у водній товщі, основна продукція створюється адсотрофними симбіотичними водоростями. Дивно, що на цьому рівні порівняння до коралових екосистем близькі за своєю будовою екосистеми глибоководних гідротермальних височувань! Тільки там функцію автотрофів виконують адсотрофні, також симбіотичні гетеротрофи та хемосинтетики.

Отже, світ біоценозів, що складаються не з видових популяцій та їхніх угруповань, а екоморф і їх груп, може мати абсолютно інший вигляд, у такому, більш узагальненому вигляді різноманітність біоценозів знижується.

Життєві форми. Екоморфи та життєві форми — поняття доволі різні. Відомий російський еколог Д.Н. Каш-

каров (1933) писав: «у життєвій формі як у дзеркалі відбиваються найголовніші риси місцепроживань тварини». І наводив за приклад водоплавних птахів. Усе в них підпорядковано адаптаціям до мешкання, живлення, життя поблизу води, на воді, переміщення під водою.

Сам термін «життєва форма» був запроваджений данським ботаніком Й.Е. Вармінгом наприкінці XIX — початку XX ст. Він розумів під нею форму вегетативного тіла рослини, яка живе в гармонії із зовнішнім середовищем протягом усього життя. Великий внесок у розробку системи життєвих форм рослин зробив радянський учений І.Г. Серебряков. Підкресливши, що «життєва форма» — поняття морфологічне, він визначив її як загальний вигляд деякої групи рослин, що склався в певних умовах середовища. З еколого-ценотичного погляду життєві форми, на його думку, виражають пристосованість певної групи організмів до якнайповнішого використання всього комплексу умов (Серебрякова, 1972). Отже, в рослинних організмів життєва форма і поняття екоморфи дуже подібні.

Показовим прикладом таких «біологічних ознак» є кактуси та кактусоподібні молочайні. Вони є прикладом загальної, дуже характерної життєвої форми, особливо чітко пристосованої до умов життя в аридних умовах, і яка з'являється в родинах, розміщених у системі далеко одна від одної. Проте в загальноекологічному значенні життєва форма — поняття ширше, ніж екоморфа. Воно охоплює не тільки комплекс морфологічних (наприклад, обтічна форма тіла швидкоплаваючих гідробіонтів), а й фізіологічні, поведінкові адаптації, а також анатомічні.

Так, риби і китоподібні належать до однієї екоморфи, але до різних життєвих форм. Останні як життєва форма ближчі до деяких викопних рептилій — гідробіонтів, у кожному разі, за ознакою дихання атмосферним повітрям, крім того, і ті, й інші — вторинноводяні організми.

Як зазначав Й.Е. Вармінг, у різних країнах ми можемо знайти такі самі форми рослинних угруповань, але з абсолютно відмінним при цьому флористичним складом. Тропічний ліс в Африці й Амазонії може бути схожим зовні, містити одні й ті самі життєві форми, бути подібним за своєю структурою угрупованням, проте складатися з різних видів рослин. Вельми показовий аналіз структури фітоценозів у різних кліматичних зонах, а по суті, в біомах, провів відомий американський еколог Р. Уїттекер за характером розподілу життєвих форм рослин.

Перш ніж навести ці дані, розглянемо одну з поширених систем життєвих форм рослин, запропоновану данським ботаніком Х. Раункієром 1905 р. Вона заснована на виділенні життєвих форм на основі їхніх пристосувань до несприятливих умов. Усього було виокремлено п'ять їхніх типів:

- фанерофіти (Ф) — з бруньками високо над землею, у помірній зоні вони набагато вищі за сніговий покрив і можуть постраждати взимку від морозів;
- хамефіти (Х) — невисокі кущі; бруньки відновлення на висоті 20—25 см над землею, тобто можуть і не вкриватися снігом;
- гемікриптофіти (Гм) — багаторічні трави з бруньками відновлення на рівні ґрунту;
- геофіти (Г) — багаторічні трави, з бруньками відновлення глибоко в землі (кореневища, цибулини);
- терофіти (Т) — однорічники, що переживають несприятливі умови у вигляді насіння.

Так от, Р. Уїттекер навів дані, представлені в табл. 1.2.

Очевидно, що з наростанням несприятливих умов збільшується кількість терофітів, тобто такої життєвої форми, яка зберігає потомство в максимально криптичному (потайному, прихованому) стані. Очевидними стають відмінності між цілими блоками екосистем і водночас очевидно, що всі екосистеми, які входять у цей блок, подібні за дуже важли-

Таблиця 1.2. Спектри життєвих форм для основних рослинних формацій, % загальної кількості видів рослин, віднесені до тієї чи іншої життєвої форми (за: Уиттекер, 1980)

Формація	Життєва форма				
	Ф	Х	Гм	Г	Т
Дощовий тропічний ліс	96	2	—	2	—
Ліс помірно теплої зони	54	9	24	9	4
Ліс помірно холодної зони	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
Напівпустеля	—	59	14	—	27
Пустеля	—	4	17	6	73

вими ознаками, не менш, а може й більш істотними, ніж їхній видовий склад.

Життєві стратегії. Кожен вид має певний спектр, комплекс адаптацій до основних чинників середовища, того місцепроживання, яке він займає. Цей комплекс і є життєвою стратегією виду. Ще Ч. Дарвін зазначав, що в кожній популяції закладено потенційну можливість необмеженого зростання, проте кожен вид по-своєму реалізує можливості підтримання чисельності популяцій. Тріска викидає мільйони ікринок, а буревісник відкладає тільки одне яйце, проте обидва види успішно існують, досягають високої чисельності, продовжують життя окремих популяцій і виду в цілому. Їхні стратегії у цьому прикладі такі: перший вид застосовує стратегію надмірного потомства без піклування про нього, енергія витрачається на вироблення статевих продуктів; другий вид витрачає енергію в основному на вирощування нечисленного потомства. Цих двох стратегій дотримується безліч різних видів.

Ще наприкінці XIX ст. англійський ботанік Дж. МакЛеод розділив рослини на «капіталістів» і «пролетарів», підкресливши цим принципово різні стратегії життя. Перші

спрямовують усю енергію на накопичення біомаси, соматичну продукцію, проте нестійкі до сильних зовнішніх впливів. Другі, навпаки, швидко розмножуються, захоплюють вільний простір, швидко відновлюють свою чисельність після стресів.

Відомий радянський фітоценолог і еколог Л.Г. Раменський запропонував (1935) класифікацію названих ним ценобіотичних типів, серед яких виділив віоленти, експлеренти і пацієнти. Він скористався порівняннями з тваринного світу. Віолентів (лат. *violentia* — схильність до насильства) він порівнював з левами, експлерентів (лат. *explere* — наповнювати, заповнювати) — із шакалами, пацієнтів (лат. *patientia* — терпіння) — з верблюдами. Ці порівняння відразу прояснюють характер стратегії.

Таким чином, була запропонована система життєвих стратегій, тобто пристосувань загального характеру до умов мешкання. Одні й ті самі види в різних умовах, у різних угрупованнях можуть дотримуватися різних стратегій. Причому та чи інша стратегія потребує різних адаптацій, які можуть виявлятися швидше на екоморфному рівні або на рівні життєвих форм, а не бути строго видоспецифічними. Наприклад, віолентність різних видів дерев визначається саме тим, що вони належать до деревної екоморфи.

Через 40 років після Л.Г. Раменського, не знаючи про його роботи, практично такі самі три стратегії запропонував англійський еколог Дж. Грайм (Grime, 1974). Організми з різними типами стратегій він назвав конкурентами, стрес-толерантами та рудералами (лат. *ruderalis* — смітний). Під стресом він розумів брак ресурсів або дію сил, що обмежують можливість їх отримання, вплив несприятливих фізичних умов; під порушеннями — виїдання хижакми, фізичні порушення під дією біотичних (наприклад, витоптування) чи абіотичних чинників.

Виділення життєвих стратегій визначає поєднання умов мешкання організмів: слабкий стрес (велика кількість ре-

сурсів) і слабкі порушення сприятливі для конкурентоспроможних; така ж кількість ресурсів, слабкий стрес, але сильні порушення — для рудералів; сильний стрес і слабкі порушення — для стійких до стресу. Таку схему називають *триангулярною* (трикутною) схемою життєвих стратегій Грайма. Ідея була сприйнята екологами і дещо видозмінена американськими вченими Р. МакАртуром та Е. Уілсоном (MacArthur, Wilson, 1967). Вони запропонували двополюсну модель життєвих стратегій. К-стратегія пов'язана з добром, спрямованим на підвищення здатності до виживання, активне, але збалансоване споживання ресурсів в умовах стабільної чисельності за сильної дії конкуренції; г-стратегія визначається добром, спрямованим насамперед на пришвидшення росту популяції в початковий період збільшення її чисельності. Сформувалися уявлення, що г-добір — це добір, спрямований на високу плодючість, швидке досягнення статевої зрілості, короткий життєвий цикл, здатність до швидкого поширення в нові місцепроживання, відносно малі розміри особин, а також здатність до переживання несприятливих умов у криптичному стані. К-добір — це добір на конкурентоспроможність, підвищення захищеності від біотичних чинників, зростання вірогідності виживання кожного потомка, на розвиток досконаліших механізмів внутрішньопопуляційної регуляції чисельності (Гиляров, 1990). Усі три концепції доволі добре збігалися: К-стратегії, конкуренти Грайма, капіталісти МакЛеода, віоленти Раменського; г-стратегії, рудерали, пролетарі; експлеренти, стрес-толеранти, пацієнти.

Як зазначав Д.М. Гродзинський (2013), тип стратегії відображає здатність видів протидіяти конкуренції, займати той чи інший об'єм простору, переживати дію тих чи інших несприятливих чинників середовища, а також відновлюватися після отриманих пошкоджень.

Проте, якщо розглянути все поле можливих поєднань кількості ресурсів і порушень, одна ділянка залишається

«незайнятою» організмами з будь-якою стратегією. Це ділянка з високим ступенем порушень і малою кількістю ресурсів. Ми запропонували нову стратегію — екстремалів (Протасов, 2011). Справді, умови в цій ділянці украй несприятливі для життя і життя в них мізерне, проте такі ділянки в біосфері існують і їх освоєння потребує своєї стратегії.

Показовий приклад екстремальних умов і формування специфічних угруповань екстремалів навів видатний український гідробіолог Ю.П. Зайцев (2008). У дуже широких масштабах, повсюдно, на всьому морському узбережжі утворюються угруповання прикріплених організмів на скелях, що омиваються морською водою, в зоні запліскування. У період осушення перифітон тут стає сухою темною плівкою, що складається здебільшого з водоростей, які на повітрі перебувають у зневодненому стані (приховане, криптичне життя, від грец. *αερυπτοζ* — таємний, прихований). Перехід у цей стан є єдино можливою адаптацією до екстремальних умов. За тимчасового обводнення біотопу життя на деякий час поновлюється, але ресурси такі мізерні, що тут ніколи не формуються складні та багаті біоценози.

Саме поняття стратегії (від грец. *στρατηγία* — наука про майстерність, мистецтво керування, шлях до успіху) передбачає багатоплановість і значну різноманітність адаптаційних механізмів і можливостей. Важливо підкреслити, що, використовуючи елементи тієї чи іншої стратегії, виграючи в одному, популяція програє в іншому. Не можна одночасно бути і верблюдом, і левом, і шакалом.

І ще один важливий чинник конвергентних явищ у світі угруповань та екосистем. Це певні обмеження в «загальній конструкції» угруповань, їхніх зв'язків із середовищем. Під «загальною конструкцією» слід розуміти ключові принципи формування ценотичних та екосистемних взаємозв'язків.

Один із принципів системології такий: підсистеми мають певну індивідуальність і певну незалежність (Реймерс, 1992). Незалежність відповіді різних популяцій на дію чинників середовища є наслідком екоморфної, екофізіологічної різноманітності, диференціації способів розділення ресурсів. Проте відомий американський ботанік і фітоценолог Г. Глізон, творець індивідуалістичної концепції рослинних асоціацій, безумовно, перебільшував відособленість, незв'язаність популяцій.

Відомий російський фітоценолог Л.Г. Раменський у 1924 р., а за ним американський ботанік Г. Глізон у 1926 р. запропонували концепцію континууму угруповань. Згідно з нею, угруповання непомітно переходять одне в одне, тобто не мають індивідуальності.

Строго кажучи, Г. Глізон і Л.Г. Раменський не були першими у своїх побудовах концепції біотичного угруповання на основі малопов'язаних між собою видових популяцій. Ще наприкінці ХІХ — початку ХХ ст. данський гідробіолог К. Петерсен, дослідивши бентичні морські угруповання, дійшов подібних висновків. Вивчаючи донні угруповання, де структурне та функціональне домінування виражене слабо, він виявив, що угруповання побудоване не на біотичній взаємодії, а на індивідуальній, незалежній реакції кожної популяції на дію середовища. Водночас широковідома концепція біоценозу запропонована німецьким гідробіологом К.А. Мьобіусом ще 1877 р. Він досліджував життя устричної банки, підкреслював взаємну відповідність набору видів, їх кількісної представленості умовам середовища, мав справу з абсолютно іншим типом угруповань, ніж К. Петерсен, а саме з угрупованнями з добре вираженим домінантом, що визначав характер біоценозу.

Принцип біоценотичного МР-градієнта. Кожна з концепцій — індивідуалістична чи континууму — окремо неспроможна адекватно характеризувати всі сукупності

угруповань. Як компроміс ми запропонували концепцію біоценотичного градієнта (Протасов, 2002, 2011).

Принцип біоценотичного МР-градієнта (ми його назвали за першими літерами прізвищ двох дослідників — Möbius—Petersen) покликаний примирити ці дві концепції. Усі угруповання можна розмістити в безперервному градієнті їхньої структури відповідно до умовної близькості до того чи іншого полюса з такими характеристиками:

М-полюс	Р-полюс
Домінуюча форма реально й істотно модифікує середовище, змінює характер біотопу; впливає на доступність ресурсів для інших членів угруповання	Домінант, якщо його взагалі можна виділити, формальний, статистичний, істотно не впливає ні на формування біотичних взаємозв'язків, ні на умови мешкання інших членів угруповання
Домінуюча форма визначає переважання біотичних зв'язків	Склад, структура угруповання більшою мірою визначаються абіотичними чинниками
Домінуючі види мають малу резистентність до різких змін умов	Угруповання високорезистентне і може швидко відновлюватися після припинення дії несприятливих чинників

Отже, тут ми також вбачаємо певні елементи конвергенції, адже безліч угруповань можна розмістити в цілком обмеженому градієнті структур.

Концепція паралельних угруповань. У гідробіології в результаті накопичення та аналізу матеріалів щодо структури біоценозів морського бентосу було створено концепцію так званих паралельних угруповань (Thorson, 1960; Кузнецов, 1980).

К. Петерсен, проаналізувавши матеріал щодо структури багатьох бентичних морських угруповань, виділив усього 14 їхніх типів, названих за домінуючими організмами. Розвиваючи ідею конвергентної подібності угруповань, данський гідробіолог Г. Торсон наприкінці 1950-х років запропонував концепцію паралельних угруповань, яка,

щоправда, як і у К. Петерсена, ґрунтувалася на подібності таксономічного складу, домінуючих видів, родів.

Відомий російський гідробіолог О.П. Кузнецов (1980) писав про цю концепцію Г. Торсона: «... був зроблений крупний крок уперед у вченні про конвергентну еволюцію. Його дослідження і висновки демонстрували прояви паралелізму в розвитку органічного світу на синекологічному (біоценотичному) рівні».

Проте О.П. Кузнецов звернув увагу на те, що критерії таксономічної подібності недостатні, а в деяких випадках і суперечать концепції, оскільки близькоспоріднені види можуть розрізнятися як за характером живлення, так і за рівнем метаболізму. Це цілком у дусі концепції О. фон Гумбольдта, який виділив не таксономічні, а саме екоморфологічні маркери вигляду рослинності, отже, маркери крупних типів наземних екосистем. Стосовно ж морських донних угруповань, то тут було запропоновано як маркери використовувати трофічні групи (рис. 1.5).

Звернемо увагу на те, що розподіл угруповань різних трофічних груп обумовлений не тільки характером течій у морі й накопиченням донних відкладів з тим чи іншим вмістом органічних речовин. В інших ділянках Світового океану може бути зовсім інший видовий склад бентичних угруповань, однак розподіл трофічних груп дуже подібний.

Угруповання природних зон та біоми. Відповідно до принципів зонального розподілу живих організмів по поверхні Землі (Вальтер, 1975; Кафанов, 2004), «ареали» подібних ландшафтів поширені цілком закономірно. На континентах у них досить добре виражена широтна зональність.

У розподілі природних зон Землі існує певна просторова відповідність БІО і ГЕО. Те, на що дослідники гідросфери звернули увагу порівняно нещодавно (концепція паралельних угруповань у гідробіології), було очевидним для бага-

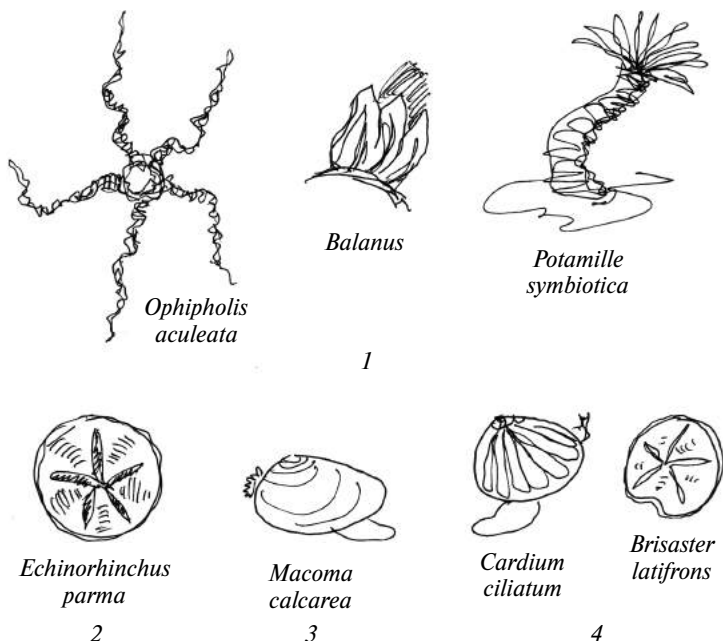


Рис. 1.5. Представники окремих трофічних груп, які домінують в угрупованнях Охотського моря: сестонофагів нерухомих (1) і рухомих (2), детритофагів, які збирають (3) і заковтують ґрунт безрозбірно (4)

трьох із тих, хто вивчав наземні екосистеми. Результат цих узагальнень видно з розподілу природних зон (рис. 1.6).

Ще у XIX ст. В.В. Докучаєв сформулював концепцію широтної зональності, хоча, як вважав відомий російський біогеограф О.І. Качанов, сама ідея зональності була поширена серед учених ще у XVIII ст. Розподіл комплексів екосистем не має строго широтного характеру, оскільки велику роль відіграє взаємодія континентів і Світового океану. Тому деякі такі комплекси виглядають острівцями на біогеографічній мапі Землі (див. рис. 1.6). Крім поняття широтної зональності значно поширене поняття біому.



Рис. 1.6. Біоценотична зональність Східної півкулі: 1 — тундра; 2 — тайга; 3 — помірні ліси; 4 — степ; 5 — пустелі; 6 — савани; 7 — тропічні дощові ліси, гілея; ▲ — гірські регіони

Поняття «біом» і сам термін запровадив в екологічну науку американський ботанік і еколог Ф. Клементс 1916 р. У фундаментальній монографії «Bio-ecology» («Біоекологія»), написаній ним у співавторстві з В. Шелфордом, наведене таке визначення біому: «Це рослинно-тваринна формація, базовий блок угруповань (basic community unit)» (Clements, Shelford, 1939). Таке визначення не дуже чітке, тому згодом почали широко трактувати саме поняття і термін. Так, «формація», наприклад рослинна або геологічна — це єдність, природне поєднання однотипних структур (приміром, сосновий ліс, незалежно від місця його зростання), поєднання гірських порід, пов'я-

заних єдністю походження, що утворилося в близьких умовах незалежно від часу і місця походження. Біом — це швидше тип угруповань із досить узагальненим складом, характерними процесами обміну речовин, сукцесії. Справді, як приклад біому Ф. Клементс і В. Шелфорд навели степовий та інші подібні біоми, тобто йдеться не про конкретне, точно локалізоване угруповання, а про тип угруповань.

Отже, біом варто розглядати як крупну біотичну систему, сукупність угруповань, подібних за складом (радіше за складом екоморф, життєвих форм, аніж таксонів), за характером продукційно-деструкційних процесів, динамікою процесів у часі.

Певної неоднозначності у визначенні біому не уникли й ми. Так, у праці «Життя в гідросфері» (Протасов, 2011) ми визначали біом як сукупність подібних екосистем, тобто не біотичних, а біокосних систем.

Неоднозначність у визначенні біому є і наслідком широти загальноєкологічних уявлень. Начебто само собою зрозуміло, що подібність угруповань, власне БІОМУ, великою мірою визначається подібністю умов, тобто ГЕОМОМ. Тому ми вважаємо за доцільне вживати термін **біогеом**, у якому поєднані як біоценотичні, так і середовищні ознаки груп подібних за своїм характером екосистем, залишивши за поняттям «біом» узагальнену характеристику подібних біоценозів.

У нашому уявленні біогеом — це один із великих підрозділів біосфери, що об'єднує близькі за своїм складом, характером і структурою екосистеми.

Строго кажучи, термін «біогеом» у літературі вживали й раніше. Під цим поняттям відомий російський палеонтолог і фахівець у галузі стратиграфії Ю.І. Тесаков (1978) розумів «біогеологічне об'єднання, пов'язане з біомом осадового басейну та його (біому) середовищем проживання, або геомом». Сучасні «живі» екосистеми та

їхні палеорекоконструкції, безперечно, явища вельми різні. Однак, що їх безумовно об'єднує — це нерозривний зв'язок БІО і ГЕО, життя (реального чи минулого) та середовища проживання. Тому поняття біогеому і сам термін доцільно використовувати під час розгляду як екологічних палеорекоконструкцій, так і сучасних структур біосфери.

Поняттям «геом» скористався В.Б. Сочава (1978) у розробленій ним класифікації одиниць структури географічної оболонки Землі. Вони об'єднували групи фацій, що належать до різних класів. Строго кажучи, в це поняття також вкладався сенс, подібний до наших уявлень: наприклад, в один тайговий тип природного середовища входили, за класифікацією В.Б. Сочави, геомі різних біогеоценозів тайги.

Біомі суходолу в градієнтах чинників. На суходолі в масштабах усіх континентів розподіл тих чи інших типів рослинності, а отже, і біогеоценозів, вигляд яких рослинність в основному і визначає, пов'язують зі співвідношенням температури та вологості (Риклефс, 1979; Уиттекер, 1980). Певному поєднанню умов відповідає певна група або клас екосистем (рис. 1.7). Саме екосистем, а не тільки рослинності.

Ця система має для всієї концепції біогеому вельми важливе значення. Вона демонструє взаємозв'язок двох основних компонентів біокосної системи — тип рослинності, який маркує біотичну частину екосистем, або БІОм, та головні чинники середовища, що визначають характер ГЕОму.

Наведена діаграма відображає поєднання найважливіших чинників, але не дає чітких кількісних оцінок цих залежностей. Відомий дослідник глобальних біосферних процесів М.І. Будико (1977) запропонував використовувати індекс сухості I , що є відношенням річного радіаційного балансу R (МДж/(м²·рік)) до загальної кількості

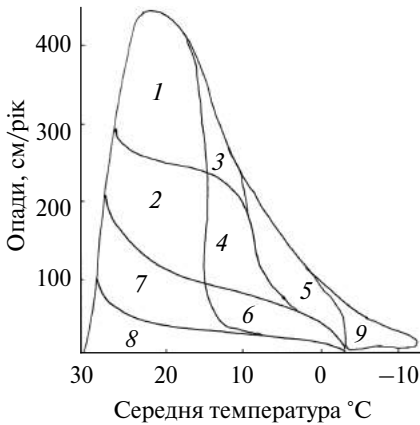


Рис. 1.7. Середньорічні показники температури і опадів, які визначають класи екосистем: 1 — тропічні дощові ліси; 2 — листопадні тропічні ліси; 3 — дощові ліси помірної зони; 4 — ліси помірної зони; 5 — тайга; 6 — трав'яні екосистеми та рідколісся; 7 — савана; 8 — пустелі; 9 — тундра (за: Уиттекер, 1980)

енергії, необхідної для випаровування річної суми опадів у певному географічному пункті:

$$I = R/Lr,$$

де L — прихована теплота випаровування води; r — річна кількість атмосферних опадів; Lr , МДж/(м²·рік).

Інакше кажучи, це відношення об'єднує найважливіші характеристики наземного середовища: сонячну енергію, що надходить, і кількість опадів. Порівнявши карти розподілу радіаційного індексу з картами зональності, геоботанічними і ґрунтовими (рис. 1.8), можна встановити такі взаємозв'язки: якнайменші значення індексу сухості (до 1/3) характерні для зони тундри, тут кількість опадів хоча відносно й невелика, але сонячної енергії надходить мало; значенням від 1/3 до 1 відповідає лісова зона, від 1 до 2 — степова, більш як 2 — зона напівпустель, понад 3 — пустель, тобто в пустелі кількість енергії, яка надходить, утричі перевищує необхідну для випаровування мізерної кількості опадів. Зв'язок геоботанічної, а точніше біоценотичної зональності ілюструє графік співвідношення індексу сухості й сонячної радіації, що надходить (рис. 1.8). Суцільні лінії на графіку обмежують

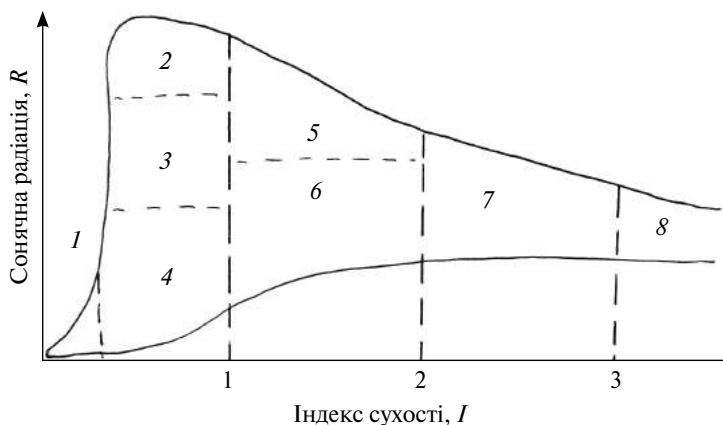


Рис. 1.8. Біоценотична зональність: 1 — тундра; 2 — тропічний ліс; 3 — волога савана; 4 — субтропічний ліс; 5 — савана; 6 — степ; 7 — напівпустеля; 8 — пустеля (за: Будыко, 1977)

ділянку значень показників, що реально трапляються. Слід звернути увагу на важливу особливість: найпродуктивніші біоценози з едифікаторами — деревними формами займають найширший діапазон по осі радіації, що надходить. Це, безумовно, важливо для продукційного потенціалу всієї біосфери.

Подавши розподіл біоценотичних зон у вигляді матриці, де по вертикалі вказані різні градації радіаційного балансу, а по горизонталі — умови зволоження у вигляді індексу сухості, отримаємо не що інше, як ілюстрацію періодичного закону географічної зональності (табл. 1.3).

Хоча зв'язок між характером біому й умовами, такими як зволоженість, є очевидним, існує багато даних щодо ролі біотичних чинників у формуванні, зокрема, трав'янистих екосистем — степів, памп, прерій (Жирков, 2010). Локально в межах регіону або географічного пункту спостереження співвідношення найважливіших кліматичних чинників на суходолі в тих чи інших районах демонструють так

звані клімадіаграми, на яких показано зміни температури та кількості опадів протягом року. Важливим є сам характер цієї картини. Наприклад, для Києва (помірна кліматична зона) характерне збільшення кількості опадів і температури у літній період, відносно невеликі морози взимку. На відміну від помірної для арктичної зони характерні суворі зими та значний діапазон температур протягом року.

Клімадіаграма містить у концентрованому вигляді велику інформацію про кліматичні умови, проте цього недостатньо для повної характеристики геому. Які ж найважливіші ознаки Геому та Біому? Очевидно, що це мають бути як біотичні, так і абіотичні характеристики. Стисло їх можна подати своєрідною «формулою» біогеому.

Для наземних біогеомів ця формула може мати такий вигляд: Геом = Кліматичні умови (Ку — температура, вологість) + Характер ґрунтів (Г); Біом = Ключові життєві форми (Жф), екоморфи організмів + Хорологія (Х — локалізація і характер меж, ярусність, стратифікація, мозаїчність) або в короткій формі:

$$\text{Біогеом суходолу} = (Ку + Г) + (Жф + Х).$$

Для водних біогеомів важливі інші, ніж для суходолу, характеристики середовища. Формула біогеому в гідро-

Таблиця 1.3. Матриця географічної зональності
(за: Будько, 1977, спрощено)

Радіаційний баланс, МДж/(м ² ·рік)	Режим зволоження (індекс сухості)		
	1/5 — 2/5	1	3 і більше
0—210	Тундра	Листяний ліс і лісостеп	Пустеля помірного поясу
210—315	Субтропічні гемігілеї	Дошовий тропічний ліс (гілея)	Субтропічна пустеля
>315	Екваторіальні лісові болота	Тропічний ліс, перехідний у савану	Тропічна пустеля

сфері така: Геом = Термічні умови (Т) + Динаміка водних мас (Д — інтенсивність водообміну, швидкість і характер течій) + Співвідношення окиснювальних і відновних умов (ОВ) + Субстрат (С); Біом = Ключові життєві форми біоти (Жф — екоморфи, ценокоморфи) + Трофічна структура (Тр — основні трансформатори енергії від тих або інших джерел, основні трофічні зв'язки) + Хорологія (Х — межі, ярусність, стратифікація, мозаїчність):

Водний біогеом = (Т + Д + ОВ + С) + (Жф + Тр + Х).

Типи біогеомів, критерії їх виділення. Залежно від ступеня деталізації або, навпаки, більшого ступеня узагальнення, можна виділити певну кількість біогеомів. Наприклад, Р. Уїттекер (1980) виокремив понад 30 «типів біомів» або «головних типів угруповань» (наголос він робив на фітоценозах), в характеристиці яких неодмінно використовував не тільки біотичні, а й абіотичні середовищні показники. Біогеом начебто мався на увазі. Важливо, що Р. Уїттекер постулював принципову не тільки різноякісність екосистем, а й подібність, що припускає необхідність їхньої класифікації, об'єднання подібних у певні групи, типи.

Екосистеми умовно можна розділити на три типи: «біотичний», «олігобіотичний» і «суббіотичний». Ці назви стосуються лише ступеня вираженості живих або косних елементів і, звісно, не власне структури екосистем. Такий поділ, що заснований на більшій або меншій значущості біотичної чи абіотичної фізіономічних складових, дає змогу розглядати в єдиній класифікації наземні та водні екосистеми, а отже, їхні сукупності — біогеоми. Значне переважання косних елементів в екосистемах нашої планети деяких авторів на думку, що можна не класифікувати такі ділянки земної поверхні, як екосистеми (Дідух, Кузьманенко, 2010).

До першого типу належать екосистеми з явно вираженою едифікувальною роллю біотичних компонентів. Це

лісові екосистеми на суходолі, коралові (біогермові, ми використовуємо геологічний термін «біогерм», від грец. βιοζ — життя, ερμη — шолом), оскільки коралові екосистеми насправді утворюють біологічним шляхом справді геологічні споруди. Корали, які будують рифи, іще називають герматипними. Весь їхній вигляд і просторова структура визначаються біотичними елементами екосистем. Формують ці екосистеми, біотопічне середовище для інших організмів ті чи ті екоморфи і життєві форми рослин та (або) тварин. Екосистеми «олігобіотичного» типу (з незначним ступенем «твірних» біотичних чинників) — це екосистеми, в яких біоценоз не має такого вирішального значення в загальному вигляді. Так, характер ґрунтів у степових і тундрових угрупованнях визначається не тільки діяльністю живих організмів, а й кліматичними умовами (наприклад, глибиною відтавання ґрунту в тундрі в літній період). Нарешті, «суббіотичний» тип екосистем характеризується домінуванням елементів і чинників косної природи у формуванні їх загального вигляду. Пелагічні океанічні екосистеми та екосистеми пустель можуть бути такими прикладами.

Складним є питання щодо об'єднання екосистем у біогеоми за ступенем їхньої габітуальної та структурно-функціональної подібності. Власне, завдання полягає в тому, щоб знайти «золоту середину» між найбільш подрібненою системою, коли мало не кожен біогеоценоз, що в принципі характеризується унікальністю і своєю специфікою «претендує» на виділення, до максимального укрупнення, коли, наприклад, усі екосистеми суходолу можна об'єднати в одну категорію, на противагу всім або більшості екосистем гідросфери. Скористаємося для формування такої класифікації запропонованими «формулами» біогеомів і принципом біотичності.

На суші виділення різних типів екосистем — лісових, з деревними формами у ролі едификаторів і безлісих, трав'я-

нистих або трав'яних має екологічні підстави (Разумовський, 1999). Слід зазначити, що в еволюційному аспекті трав'яниста екоморфа молодша за деревну (Тахтаджян, 1980). Хоча є багато прикладів біогенної трансформації екосистем із домінуванням деревних форм у безлісі екосистемі (Жирков, 2010), процеси ці, найімовірніше, мають комплексний характер. Стосовно ж особливостей лісових екосистем, на відміну від трав'яних, то тут слід підкреслити, що органічна речовина накопичується здебільшого в біотичній частині екосистемі (Основы лесной..., 1964). Постає й інше питання: чи доцільне розділення всієї сукупності лісових екосистем на декілька біогеомів, чи слід розглядати їх як єдину біосферну одиницю — лісовий біогеом? Передусім як аргумент «дроблення» свідчить те, що існують так звані зональні типи екосистем, тобто їхні певні сукупності або типи екосистем кліматичних зон суші. У них різні кліматичні умови та ґрунти, характер трофічних зв'язків, метаболічної активності в часі. Різна часова циклічність умов середовища (Станюкович, 1970). Проти розділення «виступає», власне, тільки те, що деревні форми в усіх екосистемах формують складну просторову структуру угруповань, а також те, що деревні форми з їх масивними опорними елементами вегетативного тіла створюють великий запас поволі споживаної органічної речовини. У загальному вигляді ліс — це «природна система, в рослинних угрупованнях якої головну роль відіграють деревні рослини» (Биологический..., 1986). Ця «головна роль» виражається в багатьох аспектах, насамперед у тому, що деревна рослинність створює абсолютно специфічний біогенний біотоп для інших організмів. Найважливішими з погляду оцінювання відмінностей геому видаються сталість і періодичність середовища. Це накладає свій відбиток і на особливості біому та екосистем загалом. З урахуванням едифікувальної ролі деревних екоморф і періодичності або відносної стабільності геому можна виділити

два лісові біогеоми: дощового тропічного лісу, або гілеї, і сезонних, або періодичних лісів.

Стосовно біогеомів «біотичного» типу в гідросфері, виділення біогермових екосистем безсумнівне. У них біотичні елементи екосистем створюють абсолютно нове середовище мешкання для інших членів біоценозів, біогенні елементи підводного ландшафту, причому не тільки за рахунок біологічних елементів (колоніальні седентарні організми), вони створюють частину геому, реально стають «геологічною силою», — пригадаємо слова В.І. Вернадського. Своєрідна, в усякому разі у сучасних ключових організмів біоценозів цього біому, і система трофічних відносин, яка будується на трофосимбіозі. Як і для геому гілеї, у біогермовому біогеомі дуже слабо виражена часова періодичність умов.

Для екосистем «олігобіотичного» типу характерно, що деякі абіотичні чинники разом з біотичними формують їхній вигляд. Низькі температури взимку, нетривале літо сприяють формуванню шару вічної мерзлоти в ґрунтах тундри (характеристики геому). Цим визначається характер низькорослої місцевої рослинності, відсутність деревних форм (ознаки біому). Проте влітку, в період тривалої інсоляції, створюється багато первиннопродукентної органіки, яка накопичується у вигляді торфу, крупного детриту. В злаковниках помірної зони (степ, прерії) важливим абіотичним чинником є невисока зволоженість у літній період, засуха, що призводить до зниження інтенсивності деструкції органічної речовини, накопичення її в ґрунті.

У гідросфері чимало екосистем можна віднести до олігобіотичного типу. Екосистеми шельфу дуже різноманітні, сильно варіює і співвідношення біотичної та абіотичної складових. У підводних «лісах» бурих водоростей, у верхній кам'янистій літоралі, щільно заселеній як седентарними, так і рухомими формами, явно переважають біотичні елементи. Водночас життя в літоралі великою мірою

визначається припливно-відпливними явищами. Безперечним є виділення в окремий біогеом екосистем гідротермалі (глибоководні донні виливи гарячих флюїдів). Вони на фоні більшості — фотоавтотрофних і гетеротрофних — видаються абсолютно відособленими. Якщо переважна більшість екосистем Землі отримує енергію від сонця (органічна речовина гетеротрофних угруповань теж має фотосинтетичну природу), то гідротермальні угруповання, сформовані під впливом діяльності хемосинтетиків, мають вигляд острівців в океані «зеленого життя» (термін В.І. Вернадського).

Екосистеми водних об'єктів поверхневого стоку хоча й тісно пов'язані з наземними екосистемами, заслуговують на виділення їх в окремі біогеоми. Саме габітуальний критерій змушує нас віднести їх до «олігобіотичного» типу (біотичні компоненти також визначають загальний габітус екосистеми). Насамперед це вища водяна рослинність, для якої характерне контурне (прибережне) розміщення. Для виділення ж двох біогеомів основним критерієм є абіотичний — інтенсивність водообміну. З цим пов'язані й відмінності в характері процесів у часі. У водоймах (сповільнений водообмін) сукцесії мають поступальний характер. У водотоках з інтенсивним водообміном виражені циклічні зміни як косних, так і біотичних елементів.

В екосистемах, що входять до «суббіотичного» типу, косні елементи визначають їхній загальний габітус. На суходолі — це різні пустелі (сама назва свідчить про бідність життя), їх формування та існування визначаються поєднанням чинників, які наближаються до екстремальних: високі або низькі температури, вкрай низька обводненість.

В океані до цього типу біогеомів можуть входити два, в екосистемах яких явно переважають косні елементи — океанічний пелагічний і донний.

Отже, ми виділяємо 12 біогеомів, які охоплюють практично всю біосферу Землі (табл. 1.4).

Таблиця 1.4. Характеристика біогеомів з використанням класифікації типів біомів (Уйттекер, 1980), класифікації гідробіомів (Протасов, 2011), зі змінами та доповненнями (літерами позначено складові «формул» біогеомів)

Номер біогеому	Біогеом	Характеристика геому	Характеристика біому
<i>Біогеоми «біотичного» типу наземні (вигляд екосистем визначають в основному біотичні елементи)</i>			
1	Біогеом тропічних дощових лісів, гілея	Ку — значна рівномірність рясних опадів і відносно високої температури протягом року. Г — бідні на гумус латеритові ґрунти	Жф — високі дерева, лани, епіфіти. Тр — висока первинна продукція, висока трофічна спеціалізація гетеротрофів. Х — висока просторова складність угруповань, що визначається біотичними чинниками. Особливість: виняткове багатство видів, життєвих форм, зокрема рослин і безхребетних
2	Лісовий біогеом із періодичними кліматичними умовами і вираженою періодичністю біотичних фаз	Ку — клімат із суворою зимою і доволі теплим літом. Тривалий сніговий покрив. Максимум опадів припадає на літні місяці. Клімат помірний, з холодною зимою і теплим літом, опади переважно влітку. Клімат тропічний. Тропічні літні дощі і посушливий сезон від 2 до 10 місяців. П — ґрунти бідні на біогени, виражені процеси підвищення кислотності, вимивання карбонатів. Бурі та сірі лісові ґрунти з невеликою кількістю гумусу. Розвинений шар підстилки з листового опад	Тр — основні фотоавтотрофи — великі дерева, переважно хвойні. Характерний трофічний симбіоз грибів і вищих рослин — мікориза. Основні фотоавтотрофи — листопадні дерева. Х — деревні форми утворюють доволі складну просторову структуру ценозу. Особливості: для гетеротрофів характерна значна роль грибів, комах, круглих фітофагів. Багаті угруповання ґрунтових безхребетних, комах-фітофагів, комахоїдних птахів

Номер біогеому	Біогеом	Характеристика геоому	Характеристика біоому
<i>Біогеоми «біотичного» типу в гідросфері (вигляд екосистем визначають в основному біотичні елементи)</i>			
3	Біогермовий	Т — висока стабільна температура води. Циркумтропічне поширення. Частина біогермових екосистем існує в глибоководній зоні за низьких температур. Біогенні біотопи — коралові рифи. У минулі епохи рифи створювали інші організми. Велика частина екосистем існує у верхній частині фотичної зони	Жф — сучасні біотопоутворювальні форми — гермапіпні корали, а також водорості, губки. Гр — трофосимбіоз гетеротрофних ефаптобіонтів, ендосимбіонтів і автотрофів. Х — поширення вглиб на кілька десятків метрів, що визначається проникненням світла і можливістю фотосинтезу симбіотрофічних водоростей. Особливості: величезне багатство видів і життєвих форм, деякі види коралів будують глибоководні споруди
<i>Біогеоми «олігобіотичного» типу наземні</i>			
<i>(вигляд екосистем визначають здебільшого біотичні елементи, що не утворюють складної просторової структури, також велика роль абіотичних елементів і чинників середовища)</i>			
4	Тундровий	Ку — тривалі зими з низькими температурами, короткий вегетаційний період із довгим світловим днем. Циркумбореальне поширення. За невеликої кількості опадів слабе випаровування. Г — глибоке промерзання ґрунту і відтавання влітку	Жф — основні фотоавтотрофи представлені життєвими формами: чагарнички, трави, мохи, лишайники. Гр — основні фітофаги — дрібні гризуни. Важливі сезонні фітофаги — перелітні птахи, що гніздяться тут

5	<p>Бігеом трав помірної зони — степу, прерії, пампи</p>	<p>тільки поверхневого шару. Накопичення органіки в ґрунтах, утворення торфу</p> <p>Ку — для клімату характерний посушливий період, що повторюється, або постійно-періодичний за високих літніх температур. Г — ґрунти багаті на гумінові речовини, родючі. Особливості: значну частину екосистем (у помірній зоні) людина використовує для ведення сільськогосподарства, тобто основна її частина сильно порушена</p>	<p>Жф — основні фотоавтотрофи — трав'янисті рослини, полекуди — розріджена деревна рослинність, стійка до пожеж. Гр — основні гетеротрофи — ріючі личинки комах, хребетні землерийкові, крупні травоядні. Х — ярусність виражена дуже слабо</p>
<p><i>Бігеоми «олігобіотичного» типу в гідросфері</i></p>			
6	<p>Шельфовий</p>	<p>(вигляд екосистем визначають біотичні елементи, а також абіотичні елементи і чинники середовища)</p> <p>Прибережно-шельфова зона океану. Т — виражена температурна широтна зональність, великий діапазон температур. Д — прибережні течії, апвелінги, даунвелінги. Гідродинамічний зв'язок між донними біотопами та водною товщею. Майже повністю перебуває у фотичній зоні</p>	<p>Жф — велика різноманітність життєвих форм, седентарні, рухомі форми. Гр — первиннопродуценти представлені здебільшого водоростями планктону, але локально велику роль відіграють прикріплені макрофіти. Гр — таксономічне й екоморфне багатство гетеротрофних організмів нектону, планктону, бентосу, перифітону. Основні трофічні ланцюги — пасовищні. Х — виражена глибинна зональність, кліматична широтна зональність</p>

Номер біогеому	Біогеом	Характеристика геому	Характеристика біому
7	Гідротермально-сиповий	Т — глибоководні рифтові зони, гідротермальні джерела. Глибоководні височування насичених мінеральними речовинами водних флюїдів з високою температурою. Значні гідрохімічні й температурні градієнти. Острівний характер джерел і гідротермальних полів. Холодноводні сірководневі й вуглеводневі височування	Жф — седентарні та рухомі форми, ендосимбіонтні алсофроби. Пр — енергетичні потоки в угрупованнях забезпечуються в основному первинною продукцією енто- та екто-симбіотрофних хемосинтетиків. Багаті за складом і просторово складні угруповання гетеротрофних організмів. Відносна негравальність існування угруповань. Х — острівний характер екосистем, концентрична структура навколо джерела
8	Реобіогеом	Т — широкий діапазон температур — від замерзаючих взимку до тропічних водотоків. Виражена широтна зональність. Д — водотоки поверхневого стоку зі значними водообмінном	Жф — серед первиннопродуктивів велику роль можуть відігравати контуробіонтні організми перифітону та бентосу. Пр — третинні ланцюги живлення можуть переважати над пасовищними. Особливості: висока різноманітність форм нектону, бентосу та перифітону
9	Лімнобіогеом	Т — широкий діапазон температур — від замерзаючих взимку до тропічних водойм. Виражена широтна зональність. Д — водними поверхневого стоку зі сповільн-	Жф — первиннопродукенти представлені планктонними водоростями, зрідка — бактеріями, а також бентосними і перифітонними автотрофами. Пр — трофічні ланцюги пасо-

	ним водообмінном. Глибина зональність і стратифікація	вищій детритній. Особливості: висока різноманітність форм планктону та нектону
10	Пустелі	<p><i>Біогеоми «суббіотичного» типу наземні (вигляд екосистем визначають абіотичні елементи, формують в основному абіотичні чинники)</i></p> <p>Жф — багато специфічних життєвих форм: ефемероїдні, сукулентні рослини, ріючі, актинивні в нічний час тварини. Тр — первинна продукція вкрай мала. Особливості: низькі продукція і біорізноманітність</p>
11	Пелагічний біогеом океану	<p><i>Біогеоми «суббіотичного» типу в гідросфері (вигляд екосистем визначають абіотичні елементи: водне середовище, донні відклади)</i></p> <p>Т — широтна температурна зональність у поверхневих шарах, низькі та відносно стабільні температури в глибинних. Розділення на фотичну й афотичну зони. Д — поверхневі напрямлені та вихрові течії</p>
12	Батіально-абісальний	<p>Жф — переважання ефаптонних форм. Тр — відсутність автотрофних організмів, виключно детритні трофічні ланцюги. Х — просторова складність угруповань дуже мала</p> <p>Т — низькі і стабільні температури без вираженої широтної зональності. Дно океану поза зоною шельфу. Седиментація суспензій, зокрема органічної речовини, характер та інтенсивність якої залежить від зовнішніх процесів (у пелагіалі). Виражена глибинна зональність умов</p>

Гідробіоми в сукупності з континентальними біомами і створюють, власне, живу функціонуючу частину сучасної біосфери. Ця схема вельми показова. Біосферомерони (див. с. 128) набувають структури, тобто з «меронів», частин вони перетворюються на системи зі своїми елементами.

Позабіогеомні екосистеми. Абсолютно очевидно, що наведена схема неспроможна проілюструвати безлічі переходів між біогеомами. Існують екосистеми, які взагалі складно віднести до якогось із них. Як зазначав Г. Вальтер (1975), на суходолі, де, власне, вигляд біому визначається рослинністю, крім зональної, яка залежить від основних кліматичних характеристик, існує позазональна рослинність, яку складно віднести до певного біому. Біогеоми в своєму розподілі тільки частково пов'язані з географічними зонами, крім того, рослинність — це всього лише частина екосистем, чітко виражена на суші, проте є екосистеми, взагалі позбавлені фотоавтотрофів. Величезну різноманітність екосистем не можна строго і повністю звести до невеликої кількості біогеомів, але серед найзначніших позабіогеомних можна виділити такі: савани, болотяні екосистеми, мангрові, екосистеми естуаріїв. Крім того, значною своєрідністю вирізняються екосистеми солоних озер. Всі вони мають перехідний, екотонний характер. Специфічними є і високогірні екосистеми.

Дещо до еволюції біогеомів і біосфери. Ніщо у біосфері не перебуває в статичному, нерухомому стані. Потік атомів, про який писав В.І. Вернадський, існує постійно, в різноманітних формах трансформації речовини за участю живих організмів. Форми цього потоку також змінюються. Ці зміни мають дуже різний масштаб у часі. Екосистеми проходять ті чи інші стадії сукцесії, які можуть тривати роками, десятиліттями та століттями. Зміни кліматичних або гідрологічних умов можуть значно впливати на комплекс екосистем цілих регіонів. Так, протягом

лише кількох десятиліть повністю трансформувалася екосистема озера-моря Аралу. Проте для формування типів екосистем і біогеомів необхідний час, що вимірюється геологічними масштабами.

Біосфера пройшла три гігантські етапи освоєння життєвих середовищ: океану—континентальних вод—суходолу, тобто перейшла від суто гідросферної та гідробіонтної біосфери до гідробіонтно-атмобіонтної. Етапи не можна обмежити якимись точними часовими рамками. Перший, очевидно, збігається з початком життя на планеті, оскільки зародитися воно могло, найімовірніше, в морських басейнах у контурній зоні океан—материк. Найвірогідніше життя існувало спочатку в первинних прибережних екосистемах. Пелагічні, донні глибоководні, можливо гідротермальні екосистеми існували вже в докембрії. Біогермові екосистеми на основі життєдіяльності тварин могли виникнути тільки на початку палеозою, оскільки в докембрії не було скелетних організмів. Проте біогермовий біогеом у цілому існував задовго до цього, адже в гідросфері розвивались водорості, які формували найстародавніші будівлі-строматоліти.

Важливо звернути увагу на те, що протягом тривалого еволюційного періоду постійно взаємодіяли процеси дивергенції, збільшення різноманітності екосистем, їхнього складу, але водночас завжди відбувались процеси конвергенції, формування певних типів екосистем — біогеомів.

Очевидним є ускладнення біогеомної «конструкції» біосфери в еволюційному часі. Мільярди років тому вся біосфера складалася з одного типу екосистем. Це були, найімовірніше, прибережні морські екосистеми, які функціонували на основі бактерійних матів, у яких продукувалась і піддавалась деструкції органічна речовина (Заварзин, 2003). Різноманітність біосфери в цьому аспекті наближалася до нуля. Не тільки тому, що типів екосистем було мало, а й тому, що абсолютно домінував один тип.

Нині типів екосистем багато (за різних підходів до їхньої класифікації — від десяти до кількох десятків), але важливо й те, що жоден біогеом сьогодні не є абсолютним домінантом у біосфері. Навіть найкрупніших згушень у біосфері В.І. Вернадський виділив кілька. Отже, за кілька мільярдів років різноманітність біокосних систем колосально виросла в аспекті не тільки збільшення кількості екосистем, а й типів екосистем і вирівняності їхньої значущості у біосфері. Це можна порівняти зі зростанням негентропії у біосфері, одним з аспектів цього, напевно, загального для біосфери процесу.

У зв'язку з цим дуже важливим є питання про формування агро-, техно- та урбоекосистем. Формально вони також збільшують різноманітність біосфери, проте кількість їх непомірно зростає. Чи не призведе це до зміни екосистемної вирівняності і чи не знизиться при цьому її стійкість? На жаль, є підстави для ствердної відповіді.

У науці про Землю в другій половині ХІХ ст. цілком сформувалися уявлення про її геологічні оболонки, але модель будови планети ще не була завершена. Зовсім не випадково саме видатному австрійському геологу Е. Зюсс належали такі слова: «Одне здається чужорідним на цьому великому, що складається зі сфер, небесному тілі, а саме — органічне життя. Проте й воно обмежене певною зоною на поверхні літосфери. Рослина, корені якої в пошуках живлення проникають у ґрунт і яка одночасно підіймається в повітря, щоб дихати, є доброю ілюстрацією розміщення органічного життя на ділянці взаємодії верхніх сфер і літосфери, і на поверхні материків можна виділити самостійну біосферу» (Зюсс, 1875, цит. за: Кафанов, 2005).

Автор терміна «біосфера» вказав на її «місце» на межі літосфери й атмосфери, вона охоплює як самі організми, так і середовище їхнього проживання.

Е. Зюсс був не першим, хто звернув увагу на зв'язок живих організмів і геологічних процесів. Витоки самої ідеї

єдності життя на нашій планеті та впливу живого на стан речовини в глобальних масштабах можна знайти у Ж.Б. Ламарка. Він, як зазначав В.І. Вернадський (1987), «...яскраво і правильно вказував на значення живої речовини у Лику Землі, у біосфері, на його найтісніший зв'язок з речовиною планети і на її проникнення вглиб планети». Підзаголовок книги Ж.Б. Ламарка «Гідрогеологія», опублікованої 1802 р., був таким: «Дослідження впливу, що чиниться водою на поверхню земної кулі, причин існування морських басейнів, їх переміщення та послідовної появи в різних точках Землі, нарешті, змін, які відбуваються на поверхні Землі під впливом живих тіл».

Ідеї зв'язку живого в масштабах усієї планети розробляв великий німецький натураліст О. фон Гумбольдт, він запровадив 1828 р. поняття і термін «життєсфера» (Die Lebensphäre), або сфера життя. Його погляди можна розглядати як передісторію вчення про біосферу.

Жива речовина. Сукупність живого В.І. Вернадський назвав «живою речовиною». Це поняття має сенс тільки в разі глобального підходу. Варто змінити масштаб розгляду і жива речовина починає дробитися, диференціюватися на біоми, угруповання, нарешті, на окремі організми. Здавалося б, уявлення про біосферу легко створити, складаючи як мозаїку або елементи пазла окремі екосистеми одну з одною. Ось екосистеми одного материка, ось екосистеми океану, а от уже й інший материк. Однак біосфера — це не тільки складна мозаїка елементів, вона ще й єдина цілісність! Як система вона має характеризуватися тільки їй, цій системі, притаманними властивостями. Тому не можна з «маленьких» екосистем скласти «велику» простим додаванням.

Наявність і функціонування живої речовини і є однією з найважливіших характеристик біосфери. Запровадження поняття «жива речовина» В.І. Вернадським було обумовлене двома причинами: з погляду біогеохімії — зіставити живу речовину з косною в єдиних термінах, підкрес-

ливши цим єдність біосфери, і з погляду біології — подати сукупність, єдність організмів, цих квантів життя як цілісність, єдність у масштабах біосфери. Як біогеохімік В.І. Вернадський підкреслював, що запровадження поняття живої речовини дає змогу розглядати всі елементи біосфери на одному рівні узагальнення. Водночас жива та косна речовини кардинально різняться. В одній зі своїх останніх праць В.І. Вернадський провів докладне порівняння живої та косної речовин. Насамперед він зазначав, що «живі природні тіла виявляються тільки в біосфері і тільки у формі дисперсних тіл» (2012, кн. 2). Така складна природа живої речовини (цілісна речовина водночас є і дисперсною) у біосфері вкрай важлива. Це дає їй змогу існувати в біосфері і як єдиній планетарній системі, що має певну внутрішню структуру, найменшою одиницею якої є індивідум, організм (В.І. Вернадський називав їх «неподільними», що, власне, є перекладом з латини).

Однак жива речовина є сукупністю організмів як елементів системи, котрі не можуть існувати поза зв'язками з косним середовищем. Формуються нова система і поняття біокосної системи, в межах якої організми у своїй сукупності й виконують біогеохімічні функції у біосфері. Очевидно, не існує процесів суто «геохімічних», якщо в них беруть участь живі організми. Не існує і біогеохімічних процесів поза біологічними, які відбуваються на рівні популяцій та угруповань у їхньому зв'язку із середовищем, в найближчому життєвому просторі, в екосистемах. Цю концепцію видатний мікробіолог і еволюціоніст Г.О. Заварзін сформулював так: «Біогеохімічна машина планети є системою взаємозалежних циклів елементів. Ці цикли діють як у планетарному масштабі, так і в конкретних ландшафтах — екосистемах (2003).

Простір життя. Слід зазначити, що й середовище мешкання організмів не є якимось аморфним утворенням, що не має меж. Воно теж структуроване. Його елементи також

мають певні геометричні параметри, частина з яких порівнянна з параметрами організмів, формує їхній найближчий життєвий простір (Хайлов, 2001), причому цей простір є не тільки «містилицем» організмів, а й зазнає постійного їх впливу. Так, організми-фільтратори активно залучають у взаємодію з живою речовиною величезні маси води: весь об'єм поверхневих, найбільш заселених шарів води Світового океану (0—500 м) становить $17 \cdot 10^7$ км³, профільтровується організмами планктону за 20 діб (Богоров, 1974).

На величезну роль живих організмів у концентруванні хімічних елементів вказував В.І. Вернадський (1923) на підставі досить скромних даних у його часи: «Наскільки можна нині судити, ми маємо концентрування в організмах таких елементів порівняно з їх вмістом у воді: S — min 100 разів, P — min 1000 разів, Si — min 1000 разів...». За існуючими оцінками (Богоров, 1974), загальна кількість усіх елементів, вилучених із води тільки організмами фітопланктону, в Світовому океані щорічно становить близько 100 млрд т.

Організми, зокрема ті, які мешкають у гідросфері, залучають у біотичний колообіг величезну кількість речовини. У процесі первинної продукції в океані протягом року споживається $4 \cdot 10^9$ т азоту, $5 \cdot 10^8$ т фосфору, $1,2 \cdot 10^9$ т заліза. Проте в зоні фотосинтезу міститься всього близько $1 \cdot 10^8$ т фосфору, тобто всі запаси цього елемента не менш як чотири рази за рік проходять біологічні цикли (Богоров, 1974). Біомаса гідробіонтів характеризується гігантським запасом енергії. За оцінками того ж автора, енерговміст усього зоопланктону океану становить $45 \cdot 10^{15}$ Дж, зообентосу — $19 \cdot 10^{15}$ Дж. Маса органічної речовини теригенного характеру, що надходить в океан із річковим стоком, сягає близько 10^9 т С/рік, проте кількість автохтонної, тобто «місцевої» органіки океанічного походження, набагато більша. Фітопланктон щорічно виділяє до $3,6 \cdot 10^{10}$ т вільного кисню, який не тільки є джерелом окиснювальних реакцій у диханні організмів, а й бере участь у геохі-

мічних процесах окиснення геологічних порід. Водночас увесь зоопланктон Світового океану щодоби споживає 480 км^3 кисню, або $6,86 \cdot 10^8$ т.

Геохімічні та біогеохімічні системи мають певний середній вміст хімічних елементів — кларк. Одиницю названо на честь американського хіміка Ф. Кларка, який на початку ХХ ст. провів широкомасштабні дослідження з визначення хімічного складу земної кори. Було встановлено, що вона майже наполовину складається з кисню (47 %), більш ніж на чверть — з кремнію (29,5 %), а також з алюмінію (8,5 %), заліза (4,6 %), кальцію (3,0 %), натрію, калію, магнію, титану. Ці дев'ять елементів становлять 99,5 % земної кори (Поярков, Бабаназарова, 2003). Водночас існують елементи, сконцентровані саме в живих організмах. Так, елемент йод був відкритий французьким хіміком Б. Куртуа 1811 р. у морських водоростях, оскільки вони активно концентрують цей елемент, а в навколишньому середовищі він перебуває в мізерно малих кількостях.

Отже, жива речовина — це сукупність живих організмів, нерозривно пов'язаних з косними елементами середовища, тільки за такої взаємодії організми та жива речовина в цілому виконують геохімічну біосферну функцію. Не підкреслюючи, не виділяючи цього спеціально, В.І. Вернадський, власне, застосував у найширшому, планетарному масштабі ті самі принципи взаємодії живих організмів і середовища, які покладено в основу екології. Він не випадково постійно звертався до суто біологічних категорій — організму, біоценозу, розуміючи, що реально взаємодія живого та косного відбувається на багатьох рівнях. Наприклад, концентраційна функція живої речовини, що виражається в мільйонах тонн накопичуваних елементів у масштабах Світового океану, всієї біосфери реально відбувається в дуже невеликих масштабах у тілах конкретних організмів.

В.І. Вернадський не раз підкреслював, що «геохімічна жива речовина» характеризується трьома властивостями:

«масою в цілому та її частинах, тобто вагою організмів, що утворюють живу матерію, характером і кількістю хімічних елементів і властивою живій матерії та її частинам енергією» (1978). Такий підхід не був прийнятий у біології. Біологи наприкінці XIX — початку XX ст. основою своїх досліджень вважали анатомію, морфологію організму, ембріологію, особливості онтогенезу, закономірності спадкової передачі ознак структури організму, його основних властивостей. До того часу, коли В.І. Вернадський почав активно розробляти концепцію живої речовини, вже понад півстоліття уми біологів заповонила теорія Ч. Дарвіна, яка передусім ґрунтувалася на розгляді біологічних явищ — мінливості організмів, спадковості, біотичних відносин у «боротьбі за існування». Однак слід зазначити, що й тоді існувала одна сфера біології, в якій принципи, декларовані В.І. Вернадським, посідали не останнє місце. Це була гідробіологія, яка вже наприкінці XIX ст. у працях окремих учених вийшла далеко за межі описових природно-історичних досліджень і перейшла до кількісних оцінок.

Біосферологія та гідробіологія. Ще 1887 р. німецький гідробіолог В. Гензен розраховував кількість виробленої морськими організмами органічної речовини під 1 м² поверхні Балтійського моря. Ця продукція становила близько 150 г органічної речовини на рік, що було менше, ніж для 1 м² орної землі (Карзинкин, 1952). Наприкінці XIX ст. К. Петерсен почав застосовувати сконструйований ним прилад — дночерпак. Це дало змогу встановити саме те, що покладено в основу вивчення живої речовини геохімічно — загальну масу організмів на морському дні, масу організмів окремих видів.

У 1930-ті роки кількісний підхід в оцінюванні не тільки статичної кількості, тобто запасу в масштабах великих водойм, а й продукції став можливий завдяки тому, що сама ідея глобальної ролі живого в природі була сприйнята дослідниками. Наприкінці 1930-х років російський гідро-

біолог С.В. Бруєвич спробував оцінити розподіл живої речовини серед основних груп гідробіонтів у Каспійському морі (1939), причому оцінив не тільки запас біомаси, а й продукцію з урахуванням Р/В-коефіцієнта — відношення продукції (Р) за сезон до середньої біомаси (В) (продукція/біомаса). Було враховано сім складових — від бактерій до морських ссавців.

Найбільшим запасом (за масою сирової речовини) характеризувались зообентос — $3 \cdot 10^7$ т, бактерії — $8 \cdot 10^6$, риби — $6 \cdot 10^6$, зоопланктон — $5 \cdot 10^6$ т. Загальна маса продуцентів (фітопланктон і фітобентос) була оцінена в $6,5 \cdot 10^6$ т, тобто близько 12,9 % маси консументів і деструкторів. Продукція фітопланктону становила $1 \cdot 10^9$ т/рік, фітобентосу — всього $3 \cdot 10^6$ т/рік, консументів — $1,35 \cdot 10^9$, бактерій — $2 \cdot 10^9$ т/рік. Вилов риби був $1,3 \cdot 10^5$ т/рік (за масою сухої органічної речовини), або 0,1 % первинної продукції. Вкрай важливо зазначити, що було оцінено не тільки біомасу, а й біогеохімічний аспект. Так, показано, що вилов 450 000 т риби (1,4 % усієї живої речовини в морі) відповідає вилученню з моря 13 000 т азоту й 1600 т фосфору. Ця кількість, за оцінкою С.В. Бруєвича, становила 2,6 % усього мінерального азоту і 3,6 % усього мінерального фосфору верхньої 50-метрової товщі Каспію. Отже, екосистема Каспію була представлена в абсолютно новому світлі: не тільки як опис організмів, які жили в ньому, їхнього складу, а й у вигляді інтегральних оцінок їх функціонування.

1932 р. Г.Г. Вінберг започаткував практичне вимірювання первинної продукції планктону у водоймах. Це стало фундаментальним внеском у розвиток продукційної гідробіології, екології в цілому (Алимов, 2000). Проте слід підкреслити, що за цим стоїть і найважливіший крок у дослідженні біосфери — вивченні колообігу хімічних елементів — вуглецю і кисню. Стали можливими реальні кількісні оцінки не тільки екологічних, а й біогеохімічних процесів на рівнях від екосистеми до гідросфери загалом.

Згущення живої речовини. Жива речовина розподілена у біосфері далеко нерівномірно. В.І. Вернадський особливу увагу приділяв питанню про згущення живої речовини. Існування згущень визначає просторову нерівномірність проявів життя. Важливо те, і В.І. Вернадський це підкреслював, що згущення розподілені на Лику планети закономірно. Така закономірність визначається різними чинниками, у тому числі географічним положенням, кліматичними особливостями, близькістю до водних об'єктів на суходолі, переміщенням водних мас в океані та ін. Як найістотніші у біосфері В.І. Вернадський виділяв згущення або плівки — поверхневу в океані, прибережну — на межі океану та суходолу.

Надалі істотним внеском у розробку питання про розподіл живої речовини в біосфері, зокрема у гідросфері, стала концепція біологічної структури океану (Богоров, Зинкевич, 1966). Було показано закономірність згущень, обумовлених взаємодією океану і материків, а також прикордонних ділянок водних мас в океані. Загалом у гідросфері можна позначити основні ділянки не тільки згущення життя в оцінках статичних (біомаса), динамічних (продукція), а й згущень різноманітності, що розглядається як багатство і як ступінь переважання тих чи інших форм. Ділянка земної кори, як писав В.І. Вернадський, «зайнята трансформаторами енергії», неоднорідна не тільки за умовами, і, відповідно, за кількістю, масою «трансформаторів», тобто живих істот, ступенем згущення живої речовини, а й за їхнім складом. Багатство видів гідробіонтів зростає від середньої частини океану до материків, від глибини до поверхні, від високих широт до низьких (Кафанов, 2005).

Властивості живої речовини. Однією з характерних рис біосфери є те, що досить обмежену кількість основних функцій виконує колосальна кількість видових та інших «різностей» (термін В.І. Вернадського) живої речовини. Диверсифікаційна функція живої речовини, тобто функ-

ція підтримання великого біорізноманіття біосфери, є однією з найважливіших, оскільки саме через високе різноманіття в реальних умовах кожна з функцій живої речовини виявляється індивідуально, зі своїми особливостями, деякими відхиленнями від середньої величини, що є однією з основ надійності всієї системи біосфери.

Жива речовина через індивідуальність організмів має дисперсну природу й, очевидно, рівень цієї дисперсності може бути різним. Однакова за масою сукупність живої речовини може бути представлена організмами різного розміру і, що важливо, з різним співвідношенням маси та активної біологічної поверхні. Автотрофні організми суходолу представлені в основному макроформами (відносно невисока дисперсність живої речовини), тоді як у гідросфері — здебільшого високодисперсною живою речовиною (мікроскопічні водорості планктону). Сумарна біомаса першої більша, однак продукційна активність другої не поступається наземним макрофітам. Цим же ефектом пов'язана і диференціація живої речовини за «силою тиску життя». В.І. Вернадський (1987) навів розрахунки гіпотетичного «захоплення» живою речовиною поверхні планети, які демонструють відмінності в швидкості її поширення на п'ять порядків. Метаболічна активність, швидкість розмноження прямо пов'язані як з індивідуальною масою, так і співвідношенням поверхні та об'єму, дисперсністю живої речовини. З розміром організмів пов'язана і швидкість біологічного часу: дрібні організми мають короткі життєві цикли, живуть «швидше», ніж великі (Шмидт-Ніельсен, 1987).

В основу функціонування екосистеми покладено колообіг речовини, що рухається потоком енергії, яку вона отримує ззовні. Проте цикли ці на рівні екосистеми ніколи не бувають цілком замкнутими. Екосистема живе в «навколишньому середовищі», звідки надходить енергія, підживлюються цикли речовини і куди видаляються відходи життєдіяльності. У біосфері немає «навколишнього середо-

вища» в тому самому сенсі, що в організмів. Її оточує тільки космос «згори» і неживе космічне тіло Землі «знизу». Перший нарис основоположної праці В.І. Вернадського «Біосфера» (1926) так і називався — «Біосфера в космосі».

Повна замкнутість усіх біогеохімічних циклів — основна характеристика та функціональне «призначення» біосфери, причому роль біотичної складової у багатьох процесах дуже важлива. З $5 \cdot 10^{14}$ т води, яка щорічно обертається в сучасній гідросфері, обіг тільки не більш як $2 \cdot 10^{13}$ т пов'язаний з фізичними причинами, решта залучена у колообіг під дією біотичних чинників (Хайлов, 2001). Транспірація води рослинами суходолу становить 30—35 тис. км³/рік, це половина тієї її кількості, яка випаровується з поверхні суходолу під впливом фізичних чинників. Украй важливою є роль живої речовини в колообігу біогенних елементів.

Існують чотири форми міграції хімічних елементів (Поярков, Бабаназарова, 2003). Найпростішою є механічна міграція, яка підпорядкована законам механіки. Друга форма — фізико-хімічна, підпорядкована законам плавлення, кристалізації, дифузії, розчинення, сорбції та ін. Третя форма міграції — біогенна, пов'язана з циклами біогенних елементів, води, кисню, перенесенням речовини проти сил тяжіння. Нарешті, у біосфері вже не одне тисячоліття здійснюється четверта, антропогенна форма міграції, пов'язана з діяльністю людини. Це і видобуток корисних копалин, і захоронення відходів, і переміщення товарів та вантажів. Техногенна міграція елементів набуває дедалі більших, планетарних масштабів. Переміщення та перевідкладання порід людиною у верхній частині гідролітосфери у 8 разів перевищує інтенсивність осадонакопичення у фанерозої — 2,3 млрд т/рік (Соботович, Долин, 2012).

Цілісність і частковість біосфери. Одна з найяскравіших метафор, пов'язаних із будовою біосфери, належить В.М. Беклемішеву (1994): «сукупність організмів, ця жива

кора, розпростерта на кам'яній кулі». За нею ми бачимо два головні елементи: «кам'яну кулю» як символ усього, що може бути позначене як Гео, і «живу кору», що її сам Беклемішев називав «Геомеридою», як символ усього, що можна пов'язати з Біо. Основною рисою організації цієї «живої кори» є незмінне збереження типових форм цілого за постійної зміни його частин. Тоді постає риторичне питання: що ж стоїть на першому місці — ціле чи його частини? Виходячи з терміна «геомериди» (від грец. *μερς* — частина, частка), важливою є частина. Однак ідеться про сукупність живих організмів, про живу речовину як інтегральну «суму» всього живого на планеті, у біосфері. «Кам'яна куля» також має свою організацію, і форми навколишнього косного простору теж підтримуються певними змінами частин, хоча процеси ці різні.

Трохи про термінологію. Поняття «біосфера», «жива речовина» отримали значне поширення. Проте слід спинитися й на терміні «геомериди», запровадженому 1919 р. російським ученим К.Д. Старинкевичем, яким згодом скористався В.М. Беклемішев для позначення живого покриву Землі (Беклемішев, 1928). Цей термін часто вживають в екології, біосферології. Важливо підкреслити, що в ньому закладений системний ієрархічний принцип організації живого покриву Землі. Геомериди, цей «метушливий безмежний світ живого», влаштована «подібно до структури нашого тіла: вона складається з окремих частин — всіляких біоценозів різного порядку», — писав В.М. Беклемішев (1994). Однак впадає в око, що термін, який позначає *живий* покрив Землі, має частку гео-, тому Б.С. Соколов (2009) запропонував додати ще й частку біо-, термін став доволі громіздким — геобіомериди.

Хоча В.М. Беклемішев і прийняв термін геомериди, він цілком міг використовувати частку «-холіда» (від грец. *ολος* — цілий, цілісний). Живий покрив Землі меристичний, складається з певних елементів, але й цілісний, це

єдність усього живого. Видається, що саме спільність, цілісність живої речовини має виявлятися в терміні, який визначає всю цілісну сукупність живих організмів.

Виходячи з цього, можна запропонувати терміни «біохоліда» і «геохоліда», в яких підкреслено цілісність як самого життя, так і середовища його існування (Протасов, 2012). Під біохолідою слід розуміти всю планетарну сукупність живого, це живий покрив Землі, або жива речовина В.І. Вернадського. При цьому слід враховувати, що біохоліда певним чином структурована, має ієрархічну будову, оскільки особини характеризуються «самонедостатністю», асоціативність організмів — одна з найважливіших екологічних властивостей живого. Цілісність живого покриву Землі, біохоліди підтримується її меристичністю, структурованістю на певні взаємопов'язані елементи. Водночас біохоліда сама є елементом складнішої системи — біосфери.

Під геохолідою слід розуміти косну та біокосну речовини біосфери, що забезпечує існування живих організмів, безпосередньо пов'язану з живими істотами, це також і населений простір для біохоліди, всього живого. Геохоліда теж має певну структуру, свої підрозділи, існує ієрархія: життєдіяльність особини пов'язана з її найближчим життєвим простором, угруповання організмів мешкає в певному біотопі, ареал виду обмежений певним, прийнятним для цього виду набором чинників середовища в певному просторі і т. д.

В.І. Вернадський розглядав біосферу як ділянку, в якій існує життя, але важливо зазначити, що він розглядав її не лише як містилице живого, а й як єдність взаємодії живого і неживого. Ось, наприклад, що він писав про океан (1923): «Загалом весь океан треба розглядати — в кожному його місці — як нерозривний зв'язок мертвої інертної матерії і безперервно мінливої живої речовини, яка хімічно змінює мертво навколишнє водне середовище».

Структура біосфери. Біосфера як біокосна система мусить мати свою структуру, свої елементи та підрозділи. «Неподільними», або «індивідуумами» біосфери, і є екосистеми. Це кванти біосфери. Проте які структури існують між ними та біосферою? Адже як організм не складається безпосередньо з різних клітин, так і біосфера не може бути простою сумою локальних екосистем. Перший крок «від загального до конкретного» в розгляді структури біосфери зробив В.І. Вернадський (1926), який стверджував, що в основу цього має бути покладена «густота життя» — виділення ділянок, ним збагачених. Характерно, що тут його погляд звернений передусім до гідросфери, до океану — цієї величезної маси води, насиченої життям. Він запровадив дуже важливі для розгляду всієї структури біосфери поняття згущення життя і плівок життя. Причому вчений висунув важливе положення про те, що плівки і згущення життя утворюють в океані зони найбільшої трансформації енергії, насамперед сонячної.

Як «основну форму концентрації життя» він виділив в океані «верхню живу плівку планктону, багатого на зелене життя». Крім того, в океанічній частині гідросфери В.І. Вернадський розрізняв донну плівку та два згущення — Саргасове і прибережне.

Уже наприкінці ХІХ ст. стала очевидною непроста вертикальна структура океанічного планктону, проте докладне дослідження глибинного розподілу планктону (Виноградов, 1968) продемонструвало його набагато складнішу структуру. Існування потужного згущення життя у верхніх шарах океану, морів і континентальних водойм було виявлене наприкінці ХІХ ст.

Другою найважливішою плівкою в гідросфері, на думку В.І. Вернадського, є донна плівка, тобто смуга поділу придонних вод і донних відкладів з їхнім населенням. Дуже важливо зазначити, що В.І. Вернадський виділив цю зону, хоча знання про життя на дні океану в той період

були вкрай мізерними, треба було мати могутню інтуїцію, щоб розпізнати це згущення життя. Він абсолютно чітко визначив донне угруповання як складну систему, організми якої мешкають у двох сусідніх шарах — аеробних та анаеробних. Однак В.І. Вернадський слідом за гідробіологами свого часу сумнівався в існуванні живого донного населення на глибині більш як 7000 м.

Одним із важливих принципів, покладених в основу вчення про біосферу В.І. Вернадського, є принцип всюдності життя. Живий покрив Землі є практично безперервною плівкою життя. Однак наука довго і складно йшла до цих уявлень.

Щоб установити, що життя поширене практично на всій нашій планеті, людина мала сама проникнути в усі куточки Землі. Зробимо невеликий відступ, щоб простежити воістину героїчний шлях учених, які досліджували один з аспектів розподілу життя на планеті — населеність океанічних глибин. Населеність переважної більшості ділянок суходолу очевидна вже давно, а от отримати докази «всюдності» життя в океані було набагато складніше.

Без будь-яких допоміжних пристроїв людина може пірнати на кілька десятків метрів углуб моря. Про населеність цієї зони живими організмами людина знала з давніх часів. Ч. Дарвін у своєму щоденнику подорожі на кораблі «Бігль» описував знайомство з індіанцями на Вогняній Землі. Саме морські молюски, яких добували жінки-пірнальниці, були основою раціону всього племені. Величезні купи черепашок свідчили про те, що цей промисел процвітав не одну сотню років.

Уявлення про «бездонність» океану тривалий час домінувало в свідомості людей. І лише 1773 р. англійський капітан Д. Фіпс виміряв глибину понад 1000 м. (Тут ми скористалися даними, наведеними відомим російським дослідником морських глибин Л.І. Москальовим у його книзі «Метри глубин», 2005.) 1818 р. у Баффіновій затоці Д. Росс

виміряв глибину вже майже вдвічі більшу — 1950 м. Із глибини 1460 м він підняв офіру (з голкошкірих) — першу відносно глибоководну тварину, яку побачила людина. Через 20 років з англійських суден «Терор» і «Ерібес» виміряли глибини понад 4 км — 4420 м. Це було непростим завданням, оскільки у розпорядженні дослідників був лише трос із рослинних волокон і вантаж на ньому близько 40 кг. До винаходу ехолота залишалося ще близько ста років. До речі, вимірювання, проведені Д. Россом, були перевірені в тій самій точці ехолотом уже в наш час, помилка перевищувала 550 м. Та було доведено головне — океан не «бездонний» і глибину його цілком можна виміряти. Крім того, і на такій великій глибині існують живі організми.

Перші систематичні дослідження розподілу організмів за глибиною провів 1841—1842 рр. англійський океанолог Е. Форбс. В Егейському морі він виділив 8 глибинних зон розподілу організмів. Характер зменшення різноманітності організмів з глибиною змусив його зробити висновок, що глибше за 550 м життя практично відсутнє. Сама ідея проведення азойної межі, тобто зони без життя, тоді цілком була сприйнята біологами, оскільки вважалося, що в умовах високого тиску, обмеженості їжі, відсутності світла тварини і рослини не можуть існувати, як, наприклад, у пустці. Однак уже до 1860 р. список тварин, піднятих із цієї азойної зони, налічував близько 100 видів. Сенсацією в науковому світі стало виявлення на цих глибинах морської лілії, близької до видів, раніше відомих тільки у викопних знахідках крейдяного періоду.

Досить несподівано розвиток телеграфного зв'язку вплинув на успіхи глибоководної біології. 1851 р. було прокладено телеграфний кабель по дну Ла-Маншу. Реальним став зв'язок між островами та материками. Проте для успішного прокладання кабелів необхідно було знати глибини океану. Для цього вдосконалили лот і, що цікаво для біолога, вантаж оснастили спеціальним пристроєм у вигляді чашки з

воском, до якого прилипали донні осади. Мікроскопічні дослідження цих проб показали, що океанічні мули містять величезну кількість черепашок форамініфер. А підняті вони були з глибини близько 4000 м! Знаменитий німецький зоолог К. Еренберг підтвердив, що це були донні протисти, які мешкали, таким чином, на значній глибині.

1860 р. підняли телеграфний кабель із дна Середземного моря з глибини 2000—2800 м. На ньому було знайдено велику кількість молюсків і коралів. Відомий французький зоолог А. Мілн-Едвард присвятив цій дивовижній на той час колекції спеціальну публічну лекцію в Сорбонні. Накопичувалося дедалі більше фактів про багатство життя в глибинах океану, і 1869 р. Британське королівське товариство за допомогою Адміралтейства провело першу масштабну океанографічну експедицію в Атлантиці та Середземному морі. Багаті вилови отримали за допомогою драги з глибини 4300 м. Були знайдені лопатоногі молюски, ракоподібні, черв'яки, морські лілії, губки. Стало очевидним, що Північна Атлантика, Середземне море на всіх глибинах населені різними тваринами. Та чи можна поширити ці висновки на весь Світовий океан?

Щоб знайти відповідь на це непросте питання, було споряджено спеціальну океанографічну експедицію на трищогловому парусно-паровому корветі «Челленджер». Експедиція тривала майже чотири роки (1872—1876). Науковців під керівництвом В. Томсона було всього шестеро, а екіпаж складався із 240 офіцерів, матросів, морських піхотинців. Із 22 гармат цього військового корабля залишили дві — безпека потрібна була і науковому судну.

За період експедиції — більш як 700 днів у морі — науковий корабель подолав понад 125 000 кілометрів (68 900 морських миль). Було проведено 370 вимірювань глибини океану, найбільш глибоководні проби відібрано з 7220 м. Хоча до 1895 р. вийшло 50 томів звітів експедиції (29 522 сторінки), деякі колекції остаточно не вивчені й досі.

Було ще багато наукових експедицій, удосконалювалися методи досліджень, але залишалось невирішеним питання: де ж межа глибини Світового океану? І лише 1959 р. експедиція на радянському дослідницькому судні «Витязь» виміряла найбільшу глибину в Тихому океані, у Маріанському жолобі — 11 022 м.

Однак дослідники моря мріяли не тільки про дослідження глибин дедалі сучаснішими приладами, а й про те, щоби побачити своїми очима цей загадковий світ. 1934 р. В. Бібі і О. Бартон у батисфері досягли глибини 310 м. О. Піккар 1960 р. у винайденому ним батискафі опустився майже на 2 км. А в 1970-х роках почалася ера глибоководних заселених апаратів (ГЗА). Нині впевнено можна сказати, що в океані організми мешкають на всіх глибинах, проте океанологи абсолютно справедливо зазначали, що в багатьох аспектах знання людства про Місяць значно багатші, ніж знання про глибини океану нашої планети.

Згущення життя. Біля берегів дві плівки, про які писав В.І. Вернадський — поверхнева і донна — сходяться й утворюють прибережне згущення. Екосистеми тут надзвичайно різноманітні за природою, структурою і населенням: від льодових берегів континентів у високих широтах до лісів мангрів і обмежувальних коралових рифів у тропіках. Це згущення є континентальним контуром океанів. Нині розроблено цілісну концепцію контурних біотопів та екосистем моря (Зайцев, 2006; Zaitsev, 2012).

Контурні біотопи є прикордонними місцепроживаннями — це межі поділу фаз газоподібної та рідкої (водна маса й атмосфера), рідкої і твердої (водна маса та різноманітні тверді субстрати). Крім того, може йтися про контурні біотопи великих масштабів, таких як донні відклади і водна товща, межа берег—море (рис. 1.9).

Однак такий вигляд могла мати контурна структура моря лише багато тисяч років тому. Людина змінила цю структуру, існує ще один контур — техноконтур. Напри-

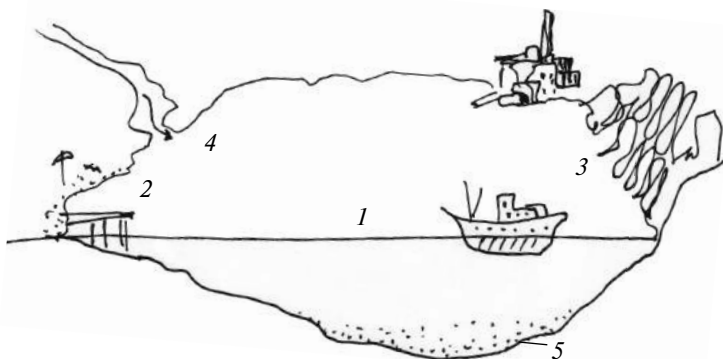


Рис. 1.9. Зовнішні контури пелагіалі та її межі: 1 — з повітрям (атмосферний контур); 2, 3 — з берегом (псамо- і літоконтури); 4 — з річками (потамоконтур); 5 — з дном (пелоконтур)

кінці 1970-х років російський гідробіолог О.Г. Резніченко, один з відомих дослідників морського обростання, зробив розрахунки, які показали величезні масштаби антропогенних поверхонь у морі (Резніченко, 1978). Тільки поверхня корпусів суден становила 1200 км², поверхня різних випадкових предметів, океанічного сміття, плаваючих нафтових агрегатів — 3500 км², поверхня різних гідроспруд — близько 100 км². Мабуть, сьогодні ці показники можна сміливо подвоїти.

Оскільки в океані фотична зона, куди проникає світло і де можливий фотосинтез, може сягати глибини 200—250 м, на шельфі, де глибини рідко перевищують 500 м, дві «плівки Вернадського» — поверхнева і донна — активно взаємодіють. Інша річ за межами шельфу. Одним із перших В.І. Вернадський (1994) звернув увагу на існування величезної маси води між двома «основними» плівками, в якій відсутні потужні згущення, подібні крайовим. Він писав: «...У загальній масі води океану, середня потужність якої дорівнює 3,8 км, а найбільша глибина сягає 10 км, живі організми утворюють найтоншу плівку ... В хімізмі океану

цю його частину можна розглядати як активну, **а іншу масу води — як біохімічно слабодіяльну**. Виходячи з цього, ясно, що лише 2 % загальної маси океану зайняті згущеннями життя. Вся інша маса містить життя розсіяне».

Згущення життя в поверхневих шарах і його розрідження в глибинних добре простежується за розподілом океанічного зоопланктону: якщо в перших 200 м біомаса становить сотні і тисячі міліграмів в 1 м³, то глибше вона знижується на порядки величин.

Говорячи про Лик Землі, В.І. Вернадський, звісно, мав на увазі всю планету, але при цьому слід брати до уваги те, що підходи до виявлення «в масі частковостей великого лику океану», як писав відомий російський гідробіолог Л.А. Зенкевич (1948), і лику континентів досить різняться. Переходячи до згущення і плівок життя на суходолі, В.І. Вернадський зазначав меншу складність системи для останньої: «По суті, ми маємо тут одну живу плівку, яку представляють ґрунт і населяє її фауна і флора». Жива плівка на континентах має важливу особливість: складається з дуже різнорідних згущень — ґрунтових і згущень у континентальних водах (Голубець, 1997). В останніх В.І. Вернадський виділив «прісноводні згущення життя», не диференціюючи окремо поверхневі та донні плівки у зв'язку з відносним мілководдям водних басейнів.

Отже, біосфера Вернадського в узагальненому вигляді є системою, що складається в океані з поверхневої зони океану (плівки), де сонячна енергія трансформується фотосинтетиками донної зони (плівки), в якій відбуваються трансформація й акумуляція органічних і мінеральних речовин, доволі інертної проміжної зони, а також прибережного, шельфового згущення, де всі геохімічні процеси активізуються у зв'язку з контактом океану та суходолу. На континентах існує одна ґрунтова плівка життя з різноманітними за своєю будовою згущеннями, в тому числі в континентальних водах.

Важливо підкреслити, що ці плівки не є власне і виключно згущеннями живої речовини, вони охоплюють як живі організми, так і середовище їхнього існування (вода, ґрунт, донні відклади та ін.). Отже, біосфера є складною системою взаємозв'язку живої, біокосної й косної речовин.

Вивчаючи плівки та згущення живої речовини як елементи біосфери, В.І. Вернадський (1987) зазначав, що «важливо простежити історію хімічних елементів у тих *ценобіотичних згущеннях і розрідженнях*, на які розпадається наша біосфера (курсив мій — *О.П.*). Отже, не просто механічні скупчення, «згущення», а ценобіотичні комплекси, угруповання організмів з елементами середовища, необхідними для їхнього існування, є елементарними одиницями біосфери. Ці комплекси, елементарні біокосні системи і є екосистемами. Очевидно, що «поверхнева» і донна плівки в океані, а також континентальна плівка представлені екосистемами різного типу.

Організованість і функціонування біосфери. Як підкреслював В.І. Вернадський, біосфера — це складна динамічна система. Він дійшов важливого висновку: «Життя і всі живі організми є нерозривною закономірною частиною біосфери. Сама біосфера не є випадковим утворенням — вона відповідає певній формі **організованості**. Це стійка динамічна система, врівноважена, стала в основних рисах своїх із самого свого початку».

Як же організована біосфера? Чому В.І. Вернадський робив акцент не на її структурі, а саме на організованості? Впевнено можна стверджувати, що поширена схема «будови біосфери» (див., наприклад, Реймерс, 1992) не дає відповіді на це питання, а лише уявлення про зону, в якій поширене життя. Це частина біосфери — сукупність усіх тих умов, які колись стали основою виникнення життя і підтримують його існування протягом мільярдів років. Власне, частина біосфери та зона, яка є містилицем життя (геохоліда), стає особливою частиною геологічних оболо-

нок Землі тільки у взаємозв'язку з життям, з його проявами, з живою речовиною (біохолідою). Простіше кажучи, на Марсі чи на Венері також існують свої літосфера, атмосфера, але вони є тільки фізичними, геологічними об'єктами. У них не виявляються властивості «марсохоліди» чи «венерохоліди». Саме тому об'єм, протяжність геохоліди визначаються не фізичними або геологічними чинниками, а ступенем зв'язку елементів середовища з біохолідою, живою речовиною, всією сукупністю живого. Біосфера не має і не може мати чітких, різко виражених меж. Проте межі геохоліди збігаються з інтегральним життєвим простором усіх організмів, які в сукупності утворюють біохоліду. Це весь населений Світовий океан, населена організмами поверхня води, на суші — об'єми ґрунту і підстильних порід, куди проникає життя, та об'єм атмосфери, в якому відбувається газообмін організмів-атмобіонтів.

Організованість систем. Біосфера як система живої речовини і середовища її існування нестатична (як у геологічному, так і в екологічному часі), структурована, має певні рівні організації. Як одну з найважливіших рис живих систем В.М. Беклемішев (1964) розглядав їх організованість, тобто здатність системи зберігати свій структурно-функціональний вигляд за постійної зміни, оновлення елементів і підтримувати свій стан незалежно від зовнішніх впливів.

Приклади організованості є і в соціосистемах. Держава з високим ступенем організованості існує тривалий історичний час за неминучої зміни не тільки правителів, а й механізмів управління. Вона може успішно чинити опір економічній кризі, зовнішній агресії. Проте ослаблення і розпад внутрішніх зв'язків, зниження організованості призводять до деградації цілісних властивостей державної системи і самої держави.

Вся історія людських суспільств є еволюцією суспільно-економічної організованості. На тлі цього загального процесу відбувалися історичні події, пов'язані з форму-

ванням, розвитком і зникненням найрізноманітніших державних утворень. Одним із, можливо, найдивовижніших історичних прикладів у цьому плані є становлення, розквіт і падіння імперії інків у Південній Америці.

У XII ст. була заснована столиця майбутньої держави Тіуантінасуйо — місто Куско. В 1570-ті роки під тиском, як зазвичай стверджують історики, іспанської конкісти, держава Чотирьох сторін світу занепадала. Вона, як і багато інших імперій, мала надзвичайно складну організацію та, як підтверджують століття її існування, ефективну організованість. Щоб побудувати більш як 20 тисяч кілометрів прекрасних, мощених каменем доріг у горах і пустелі, постачати продовольством понад 10 мільйонів людей, налагодити неймовірно точну систему статистичного обліку населення, сільськогосподарської та ремісничої продукції, керувати багатотисячною регулярною армією, високоефективно обробляти землю і зберігати отримуваний урожай, та ще в складних екологічних умовах Анд — для всього цього організованість суспільства мала бути майже ідеальною. У свідомості людей, які після краху імперії опинилися в іспанській колонії, в описах хронікерів, у тому числі й самих інків, так воно і виглядало. Ось що писав наприкінці XVI ст. Інка Гарсіласо-де-ла-Вега в своїх знаменитих «Хроніках Інків»: «... вони всі мали те, що було необхідно для людського життя і їжі, одягу та взуття, щоб ніхто не міг називати себе бідняком або просити милостиню, бо того й іншого вони мали в достатній кількості, немов вони були багатими» (Інка..., 1974).

Що ж погубило цю майже «досконалу» державу зі складною, мудрою й ефективною організованістю? Чи тільки жадібність іспанців, хвороби, принесені ними, вогнепальна зброя? Ні, це було лише тим зовнішнім поштовхом, які легко переносять організовані системи. Проте за кілька років до приходу конкістадорів в імперії інків почалися міжусобиці та кривава війна за владу. Голова іспанської

конкїсти Ф. Пісарро лише скористався наслідками дезорганізації системи.

Що ж виводило на історичну арену безліч великих імперій — Османську, Російську, Австро-Угорську, Римську, імперії на території Китаю, Британську, Іспанську та інші? На прикладі імперії інків це можна представити як такий ланцюжок причин (Березкин, 1991): перехід до землеробства на родючих землях гірських долин, до того ж із використанням добрив у вигляді пташиного послїду на берегах океану, освоєння найбагатших рибних запасів перуанського апвелінгу. Освоєння ремесел привело до зростання чисельності людської популяції й, отже — до необхідності та можливості існування, організації дедалі більших керованих колективів, аж до утворення імперії.

Однак управління такими системами обходиться занадто дорого. Система розпадається.

Порівняння різних організованих систем — надзвичайно цікаве, адже системи навіть зовсім різні мають багато спільних рис, виявлення яких може бути дуже повчальним.

Система біосфери — не імперія, вже хоча б тому, що в ній відсутній керувальний центр. Однак за однією рисою вони подібні — це необхідний рівень організованості. Порушуючи деякі елементи і зв'язки у біосфері навіть локально, людина безпосередньо впливає на організованість усієї системи.

Цілісність і меристичність, тобто *єдність* елементів, *частин*, системи *зв'язків*, є основою існування та функціонування підсистем, зокрема у біосфері. Ми не можемо пізнати цілого, не вивчивши елементів і зв'язків між ними, але вивчення частин втрачає сенс поза метою пізнати функціонування цілого, всієї системи.

Від зручень до біосферомеронів. Які ж елементи містить біосфера? Ми вже не раз підкреслювали, що це система підсистем. Кожен елемент має свої будову, складність та організованість.

Згушення життя (БЮ) не може існувати в зонах, де цьому тим чи іншим чином не сприяють земні умови (ГЕО). Отже, згушення начебто маркують ті зони у біосфері, де поєднання умов для утворення нової живої речовини, продукування найінтенсивніше.

Згушення і плівки, які виділив В.І. Вернадський, можна розглядати як найбільші частини біосфери — біосферомерони (Протасов, 2013). Однак і найбільшу ділянку життя у біосфері, в якій не спостерігається згушення, афотичну зону океану також можна виділити в окремий біосферомерон. Хоч які великі планетарні сфери життя, проте об'єм, де функціонує жива речовина, цілком скінчений і може бути визначений.

Цей об'єм, в якому мешкає і функціонує вся сукупність живих організмів, є їхнім сукупним життєвим простором. Поняття найближчого життєвого простору запровадили в екологію відомий український еколог і гідробіолог К.М. Хайлов та його учні (2001). Цей простір є частиною навколишнього середовища, яка безпосередньо контактує з організмом і в якій відбуваються реальні процеси зв'язку організму із середовищем. З'ясувалося (табл. 1.5), що концентрація живої речовини в одиниці об'єму життєвого простору найвища на суходолі.

Найбільший внесок у загальну масу живої речовини лісів, передусім тропічних дощових. Концентрація життя в III біосферомероні в мільйон разів менша, ніж у IV! Ця неоднорідність розподілу життя — ще один аспект розмаїття біосфери. Що ж стоїть за цим аспектом різноманітності? Бідний на життя III біосферомерон є колосальним ($1,3 \cdot 10^9$ км³) депо біогенних елементів, без яких «фотосинтетична продукційна машина» I біосферомерону на могла б працювати. Біосферомерони — це системи ГЕО + БЮ, тому океан (II і III біосферомерони) — невичерпне завдяки глобальним циклічним процесам джерело води для IV біосферомерону. Водночас поверхневий стік

Таблиця 1.5. Деякі узагальнені кількісні характеристики біосферомеронів

Біосферомерон	Площа, м ²	Потужність, товщина, м	Об'єм життєвого простору, м ³	Маса живої речовини, г	Біомаса під поверхнею, г/м ²	Біомаса НЖП, м ³
I	$3,5 \cdot 10^{14}$	200	$7,0 \cdot 10^{16}$	$2,06 \cdot 10^{16}$	58,62	0,293
II	$3,6 \cdot 10^{14}$	1	$3,6 \cdot 10^{14}$	$1,02 \cdot 10^{16}$	28,25	28,255
III	$3,6 \cdot 10^{14}$	3595	$1,3 \cdot 10^{18}$	$4,23 \cdot 10^{15}$	11,70	0,003
IV	$1,3 \cdot 10^{14}$	10	$1,3 \cdot 10^{15}$	$6,29 \cdot 10^{18}$	47011,32	4701,132
Всього у біосфері			$1,4 \cdot 10^{18}$	$6,33 \cdot 10^{18}$		

постійно поповнюють запаси біогеонів у гідросфері, зокрема такого важливого елемента, як фосфор.

Проте загальні уявлення про системи змушують нас порушити питання про структуру біосферомеронів. Внутрішньо вони неоднорідні, по своєму організовані. Так, I і III біосферомерони є, по суті, єдиною системою, зв'язаною потоками речовини та енергії. Океанічний планктон здійснює постійні масштабні вертикальні міграції (рис. 1.10), об'єднуючи поверхневі та глибинні водні маси, населення тут представлено подібними життєвими формами. Існують і фізичні явища, що визначають масштабні переміщення водних мас.

Епіконтинентальна, наземна плівка згущення життя найдоступніша зі всіх для розгляду питання про подальший розподіл елементів біосфери (Голубець, 1997). У вертикальному вимірі вона ділиться на дві зони: атмосферну та ґрунтову і поширена по вертикалі на кілька десятків метрів від низько-

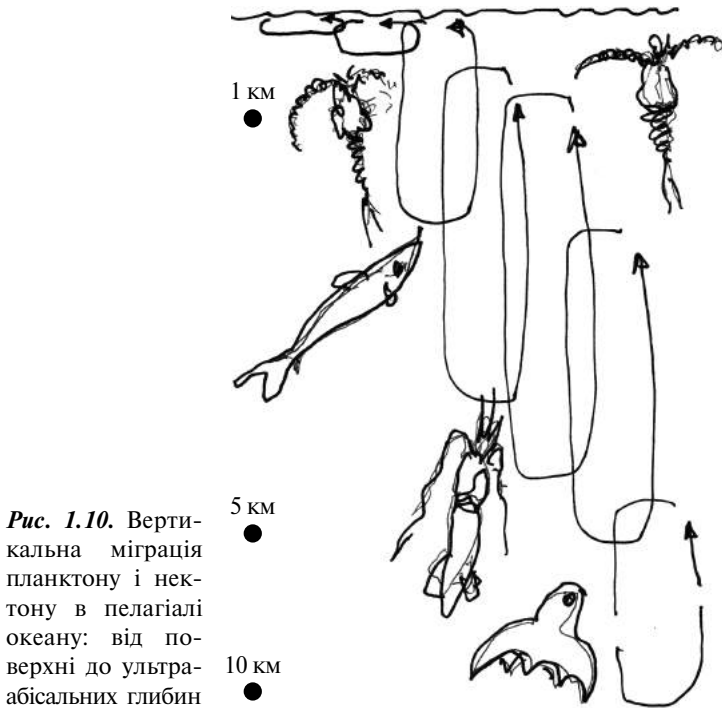


Рис. 1.10. Вертикальна міграція планктону і нектону в пелагіалі океану: від поверхні до ультраабісальних глибин

рослої флори тундри до майже тридцятиметрових дерев гілеї. Причому існує певна клінальність, тобто поступовий перехід від одного типу рослинності до іншого, а отже, й поступові зміни біоценозів.

Епігейний (наземний) біосферомерон неоднорідний, насамперед через географічну зональність, що є наслідком нерівномірності потрапляння сонячної енергії на кулясту поверхню Землі. На кліматичну зональність, а разом з нею і на зональність розподілу життя на планеті вчені звернули увагу давно.

Явище зональності рослинності досліджував у своїх працях О. фон Гумбольдт (1936). Насамперед він звертав увагу на відмінність термічних умов: «Середня річна тем-

пература на екваторі (0°), у середніх (45°) і високих (68°) широтах становить 27,5; 13,0; 0,2°С відповідно. Середня влітку — 28; 21; 12°С, як видно, зменшується в напрямку до обох полюсів «сила землі», що має продукувати рослини. Під тропіками, особливо в долинах Анд, земля, яку сильно прогріває сонце, всюди буває багатоярусними травами і весело зеленіючими деревами до такої міри, що, здається, ніби життя б'є ключем з невичерпної безодні».

Певна широтна зональність існує й у Світовому океані, підводна освітленість, температура істотно різняться, наприклад, у приполярних і тропічних акваторіях, що зумовлює формування різних водних мас і фронтів між ними. Широтний розподіл зон порушується впливом течій. Так, помірна бореальна зона вклинюється далеко на північ під дією Гольфстріму. Важливо зазначити істотні відмінності між зональністю на суходолі та в океані. Умови, характерні для зони на континентах, охоплюють, так би мовити, всю зону в усьому її обсязі. В океані ж вони значущі тільки для «поверхневих» екосистем.

Подібність умов у ландшафтно-кліматичних зонах визначає формування подібного типу біоценозів. Кліматичні умови, ґрунти, рослинний покрив закономірно змінюються на поверхні материків, причому кількість типів рослинності і пов'язаного з нею життя загалом невелика. Виділяють близько 20 рослинних формацій чи типів біомів (Уиттекер, 1980). У кожному разі, за величезної кількості екосистем суходолу їх основних типів небагато. Однак і біогеоми не складаються безпосередньо з біогеоценозів-екосистем. Хоча, наприклад, тундра, на думку Ю. Одума, є «по суті вологим арктичним злаківником» (1975), склад біоценозів, характер умов у тундрі Старого та Нового Світу різні, різний і склад біоценозів. Так, у полярних областях Нового Світу зберігся релікт льодовикової епохи вівцебик (*Ovibos moschatus*).

Сухі злаковники представлені подібними, але такими, що відрізняються регіонально, євразійськими степовими

екосистемами, американськими пампою і преріями. Отже, наступний підрозділ біосфери можна схарактеризувати як регіональний комплекс однотипних екосистем, який в окремому, доволі великому регіоні представлений різноманітними локальними екосистемами.

На суходолі існує одна плівка Вернадського, один біосферомерон, у гідросфері ж їх — в океані — три. Крім того, єдність гідросфери передбачає об'єднання в одну систему і континентальних вод з їхнім населенням. Набагато різноманітніші у гідросфері й умови життя. Крім пелагічного океанічного (I і III біосферомерони), донного батіально-абісального і шельфового біогеомів, які безпосередньо пов'язані з біосферомероном II, слід виділити ще два специфічних в океаносфері, оскільки складові їхньої екосистеми абсолютно унікальні й мають бути виділені в особливі типи. Це біогермові, гідротермальні та сипові екосистеми.

І ще один важливий аспект, на який вказували геоботаніки та біогеографи: це динамічність, неоднорідність у часі структури біосфери в усіх часових вимірах (Разумовський, 1999; Жирков, 2010). Від сукцесійних змін, які можуть тривати роками, десятиліттями, до змін у біосфері, що вимірюються геологічним часом. Крім того, існує більш-менш виражена структурно-хорологічна її мінливість, динаміка. Так, в історії Землі траплялись епохи, коли повністю був відсутній цілий біосферомерон суходолу, а життя концентрувалося тільки в океані. Біогеоми також мають свою історію, вони формувалися в міру трансформацій екосистем, появи їх нових типів. У змінах, що відбуваються у біосфері, дедалі більшу роль відіграє людська діяльність.

Висновки. Екосистема є видимою частиною біосфери, частиною Лику Землі. Це біокосна система, в основу якої покладено взаємозв'язок і постійну взаємодію косних і біотичних, живих і неживих структурних елементів.

Загальна біокосна модель усіх екосистем доволі типова, оскільки будь-яка екосистема є системою трансформації

потоків речовини й енергії, надходження та переробки інформації для отримання біологічної продукції, підтримання стійкого стану, адаптивної відповіді на зовнішні дії.

Усі екосистеми індивідуальні, мають свої особливості, але їх дискретність у просторі і часі відносна, виражена різною мірою.

Певна обмеженість способів отримання поживних речовин, трансформації енергії, життєвих стратегій, з одного боку, та умов існування живого — з іншого, сприяють конвергентній подібності структури й функціонування екосистем.

Типів екосистем відносно небагато з огляду на екологічну конвергенцію. Подібні можна об'єднати в їхні типи або біогеоми.

Людина своєю діяльністю істотно доповнила і продовжує додавати до природних косних і біотичних елементів різні антропогенні. Це призводить до появи нових техно-, агро-, урбоекосистем.

В основі формування біогеомів, типів екосистем лежать процеси екологічної, біоценотичної конвергенції.

Баланс дивергентних і конвергентних процесів — один із найважливіших принципів формування складних біокосних систем.

Виділення біогеомів будується на характеристиках подібності геому та біому, причому поєднання й переважання загального погляду на тип екосистем ГЕО- або БЮ-елементів дає підставу виділити три типи біогеомів.

Сучасна структура біогеомів формувалася в процесі еволюції біосфери, основна спрямованість еволюційного процесу — зростання різноманітності. Різноманітності не тільки в аспекті збільшення багатства таксонів, а й зв'язків між функціональними групами, між живими і косними елементами. В процесі еволюції зросла не лише кількість типів біокосних екосистем, типів взаємовідношення між БЮ і ГЕО, а й вирівняність їхньої представленості у біосфері.

Біосфера — єдина біокосна система, в усіх своїх частинах вона демонструє взаємозв'язок ГЕО- і БІО-систем.

Єдність біосфери підтримується її структурованістю та організованістю. Вона охоплює певні частини, підсистеми, які, у свою чергу, теж складно структуровані.

Виділення цих підсистем за принципом «від загального до конкретного» слід починати з біосферомеронів — плівок, згущень життя за В.І. Вернадським (щоправда, однією з ділянок є ділянка не згущення, а розрідження).

Географічна зональність на планеті в сучасну геологічну епоху доволі чітко виражена, добре виявляється у вигляді кліматичних зон, які за межами збігаються з біогеомами суходолу.

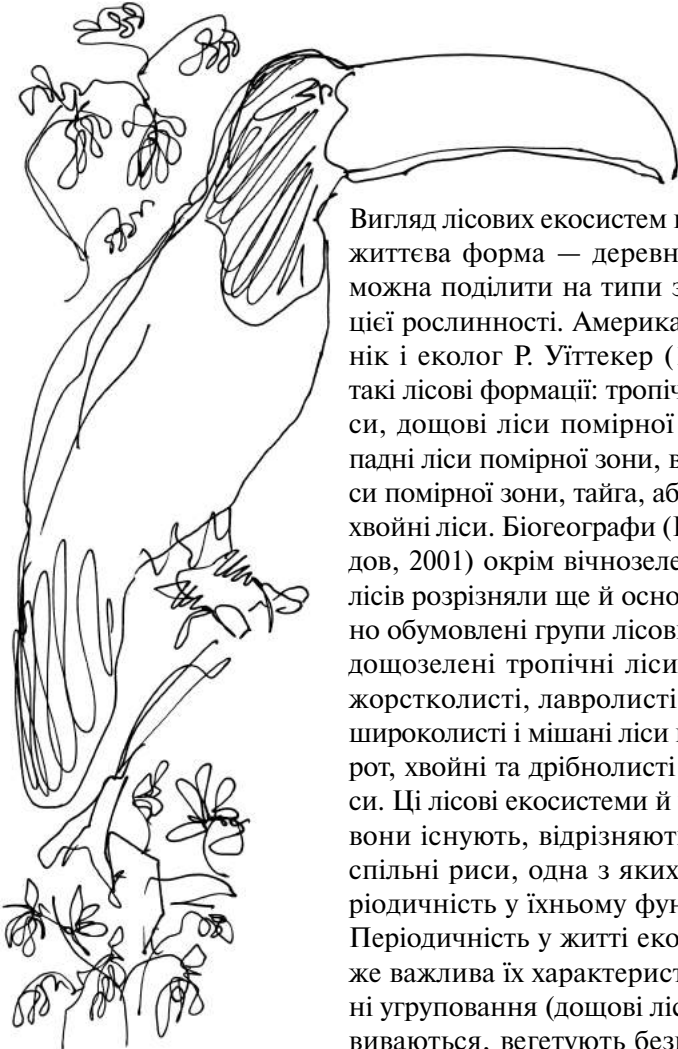
У гідросферній частині біосфери структура її макросистем складніша, визначається не тільки кліматичною зональністю, а й глибиною, іншими чинниками.

Біогеоми — це сукупність однотипних екосистем, проте не складаються безпосередньо з них, а охоплюють регіональні комплекси однотипних екосистем.

Біогеом є центральною одиницею макроструктури біосфери, оскільки це сукупність, система близьких за характером екосистем, з одного боку, та елементів біосферомерону — з іншого.

Нині діяльність людини стає реальною біосферною силою, важливим чинником її існування.

Біогеом дощових тропічних лісів (гілея)



Вигляд лісових екосистем визначає одна життєва форма — деревні рослини, їх можна поділити на типи за характером цієї рослинності. Американський ботанік і еколог Р. Уїттекер (1980) виділяв такі лісові формації: тропічні сезонні ліси, дощові ліси помірної зони, листопадні ліси помірної зони, вічнозелені ліси помірної зони, тайга, або субарктичні хвойні ліси. Біогеографи (Второв, Дроздов, 2001) окрім вічнозелених дощових лісів розрізняли ще й основні кліматично обумовлені групи лісових екосистем: дощозелені тропічні ліси, субтропічні жорстколисті, лавролісті ліси, хвойні, широколисті і мішані ліси помірних широт, хвойні та дрібнолисті бореальні ліси. Ці лісові екосистеми й умови, в яких вони існують, відрізняються, проте є і спільні риси, одна з яких — певна періодичність у їхньому функціонуванні. Періодичність у житті екосистем — дуже важлива їх характеристика. Так, одні угруповання (дощові ліси, гілея) розвиваються, вегетують безперервно, ін-

ші (листяні літньозелені ліси) — щорічно мають періоди спокою, ще інші — один або два періоди спокою (один узимку через холод, другий — влітку, спричинений спекою) (Станюкович, 1970).

Виокремлення двох лісових біогеомів ґрунтується на відмінностях насамперед характеру геому — гумідотермоциклічного та гумідотермоциклічного. Передусім подібність усіх лісових угруповань і біомів полягає в тому, що в основі їхньої структури міститься єдина екоморфа — деревна рослина. Відмінна риса дерев — наявність масивної опорної конструкції у вигляді стовбура та гілок. Сукупність організмів такої екоморфи в екосистемі створює цілком особливе середовище мешкання для інших членів угруповання. Органічна речовина всієї екосистеми накопичується переважно в біомасі дерев, яка, у свою чергу, може бути розділена на метаболічно активну й опорні тканини, неактивні в процесах обміну. Ця органіка слугує джерелом речовини, що поволі розкладається.

Екосистеми дощового тропічного лісу поширені в досить вузькій зоні тропічної області, приблизно між 10° пн. ш. і 10° пд. ш. Умови тут характеризуються незначними коливаннями основних параметрів середовища — температури й опадів. Кількість опадів велика, подекуди досягає кількох метрів за рік (Вальтер, 1968). Площа, зайнята цими екосистемами, нині оцінюється в 17 млн км² (близько 10 % площі суходолу), проте вона швидко скорочується під впливом діяльності людини, наприклад, у 1970-х роках вона зменшувалась майже на 10 тис. км² щорічно (Жерихин, 2003). Термін «гілея» (від грец. υλή — ліс) запровадив О. фон Гумбольдт, який одним із перших науково описав ці екосистеми в Південній Америці.

Найобширніші масиви дощових тропічних лісів розміщені в основному в трьох великих регіонах світу: Південній і Центральній Америці, включаючи басейн Амазонки до східних схилів Анд, Індо-Малайській області, що охоплює

західне узбережжя Індії, велику частину Індокитайського півострова, Індонезію, Нову Гвінею, у Західній Африці — від узбережжя Гвінейської затоки до басейну р. Конго. В Австралії дощові тропічні ліси зростають на північно-східному узбережжі (рис. 2.1).

Характеристика геому.

Кліматичні умови можна визначити як умови волого несезонного екваторіального клімату. Середньорічна температура змінюється в досить вузькому діапазоні — 22—28 °С (середня температура найхолоднішого місяця не нижча за 18 °С), річна сума опадів — не менш як 1500 мм, відносна вологість повітря — не менш як 50 %. Такий рівень опадів підтримується власною життєдіяльністю тропічного лісу. Майже половина опадів у дощовому тропічному лісі зобов'язана його евапотранспірації (у лісах помірної зони — 12 %) (Жерихин, 2003).

Стабільність умов, яку завжди зазначають у характеристиці геому дощового лісу, цілком чітко видно на згадуваних вище кліматодіаграмах. Однак для дослідника важливим є не стільки значення температури чи кількості опадів на кліматодіаграмі, як сам її характер, так би мовити, «портрет». У даному випадку — це практично цілорічно постійно висока температура та досить стабільні опади.

Знаний німецький геоботанік Г. Вальтер навів такий опис кліматичних умов на о. Ява, в районі відомої дослідницької станції Богор. Середньомісячна температура коливається в межах усього 1 град (24,3 в лютому і 25,3 °С —





Рис. 2.1. Розміщення основних масивів дощових тропічних лісів

у жовтні). За рік випадає 4370 мм опадів, у найвологішому місяці — січні — 450 мм, у найсухішому — серпні — 230 мм. Причому протягом дня температура може змінитися з 23 до 32 °С, тобто на 9 град. Коливання добової температури обумовлюють коливання вологості повітря. В сонячні дні ці показники можуть становити 30—100 % і лише в дощові дні — можуть не падати нижче за 90 %.

Важливим екологічним чинником є тривалість дня. У тропіках вона мало змінюється протягом усього року. Навіть на широті південного та північного тропіків діапазон від найкоротшого до щонайдовшого дня в році становить усього 10,5—13,5 години. Ближче до екватора ця різниця дедалі зменшується.

Існує певна постійність характеру погоди протягом доби. До полудня зазвичай сяє сонце, дощ іде здебільшого в другій половині дня. Як підкреслював Г. Вальтер (1968), необхідно враховувати біотичні чинники формування мікроклімату в тропічному лісі. Під його завісою і термічні

умови, і вологість досить сильно відрізняються від тих, які фіксують метеостанції на відкритих майданчиках.

Під густим наметом дерев кількість світла, що досягає ґрунту, може становити до 0,5—0,1 % повного денного світла. Щодо вологості, то під завісою лісу вона майже завжди зберігається дуже високою. Це позитивно позначається на стабільності температури. Добова різниця температури становить 1—3 °С. Ще одним важливим чинником, що впливає на вологість, є практично постійне нічне випадання роси. На 1 м² площі може випадати до 100 мл вологи у вигляді роси (Вальтер, 1968).

Характер ґрунтів. Загальна характеристика ґрунтів така (Второв, Дроздов, 2001): переважають ґрунти глинистого або суглинкового складу, збіднені на основні елементи мінерального живлення. Реакція ґрунтових розчинів завжди кисла, забарвлення — часто яскраво-червоне або жовтувате, що пов'язано з надмірним вмістом оксидів заліза.

На думку Г. Вальтера (1968), ґрунти гілеї мають стародавнє, третинне походження. Хоча й були періоди сухого та спекотного клімату, зі значним або меншим зволоженням, на характері ґрунтів це не позначилося. Для незвичного спостерігача ґрунт тропічного поясу нагадує радше глину, ніж родючий поверхневий шар.

За високої температури, значної вологості, підвищеної концентрації вуглекислого газу з материнських порід інтенсивно вивітрюються силікати. Вилужуються також луѓи і кремнезем. Залишкові продукти представлені головним чином сполуками Al₂O₃ і Fe₂O₃, що і визначає червоний колір ґрунтів. Цей процес називають *латеритизацією*, а ґрунти відповідно латеритовими.

У ґрунтах гілеї дуже мало гумусу, що пов'язано з особливостями біологічних процесів деструкції органічної речовини, з їх високою інтенсивністю. Тому органіка в ґрунті практично не накопичується. Про невисокий вміст мінеральних розчинних солей свідчить те, що у водотоках

завичай мінералізація води дуже низька, наближається до дистильованої води.

Деякі найважливіші характеристики ґрунтів на прикладі опису ділянки в районі р. Амані (Східна Африка), які навіть Г. Вальтер (1968), скориставшись працями А. Мілнса, такі:

- навіть на стрімких схилах ґрунт представлений потужною товщею червоного латеритового суглинку, підстильні породи — гнейси, грануліти і пегматити;
- співвідношення вмісту силікатів і суми оксидів алюмінію та заліза становить 0,68—0,75 (у ґрунтах Європейського континенту переважають силікати);
- підстилка в лісі повністю відсутня, під опалим листям відразу ж відкривається гола земля;
- ґрунтові горизонти виражені дуже нечітко, реакція ґрунту кисла (рН 5,3—4,6), тоді як листовий опад має ще кислішу реакцію, що сягає 3,55;
- у межах ґрунтового профілю значення рН практично не змінюються, на глибині 2 м рН 5,0;
- органічні речовини містяться в ґрунті у вигляді розчинених сполук, що, в кращому разі, тільки надають темнішого забарвлення поверхневому шару ґрунту;
- за відсутності вираженого гумусового горизонту в ґрунті кількість органічної речовини подекуди досягає 2,5—4,0 % загальної маси ґрунту.

У зв'язку з характером ґрунту впливає цікаве запитання: як же на таких бідних, малородючих ґрунтах існує така різноманітність багатючих угруповань? Відомий фітоценолог Г. Вальтер відповідав на це питання так: «Суперечність між бідністю ґрунту на поживні речовини, з одного боку, і багатством рослинності, з іншого — тільки уявна. Природне тропічне лісове угруповання, що не зазнає втручання людини, представляє разом із ґрунтом систему, яка перебуває в динамічній рівновазі».

Слід зазначити, що не всі ґрунти зони дощових тропічних лісів належать до латеритових. Червоноземи фор-

нуються в основному на силікатних породах і вапняках. На пісковиках або дуже кислих вивержених породах утворюються інші типи ґрунтів, так звані підзоли, які значно поширені у помірній зоні. У тропічних підзолистих ґрунтах виражена структура горизонтів. Цілком виражений на глибину до 10 см верхній горизонт органічної речовини рослинного походження з дуже низьким рН (до 2,8). Піщанисті шари мають майже нейтральну реакцію. Проте типовий дощовий тропічний ліс росте саме на латеритових ґрунтах. На інших ґрунтах формується інша рослинність, інші біоценози.

Слід зазначити ще один важливий факт, пов'язаний з особливостями ролі біоти у формуванні ґрунтів. У лісах розвинена не тільки ярусність, коли просторова структура визначається рослинами, в даному випадку деревними формами різної висоти, а й стратифікація, коли епіфіти, що оселяються на інших рослинах, утворюють стратифіковану, шарувату структуру. Листовий опад часто не досягає землі, а накопичується в різних пазухах, порожнинах. Після його перепрівання формуються мікроострівці так званого висячого ґрунту, локалізовані у високих ярусах рослинності.

Характеристика біому. Йому властиві велика таксономічна різноманітність усієї біоти, домінування декількох життєвих форм, передусім це стосується деревних рослин, значна первинна продукція і висока швидкість трансформації органічної речовини. Ось замальовка ділянки типового дощового лісу: «...Густі заслони з ліан, трав, пальм і бамбука ростуть в основному лише на узліссях первинного дощового лісу, берегах річок, крутих схилах обривів (урвищ). Сам же первинний ліс цілком прохідний. Під його навісом перш за все видно колонаду високих струнких стовбурів дерев з окремими ліанами, що їх обвивають. Незважаючи на багатство видів, зовнішній вигляд дощового тропічного лісу у спостерігача, що не має спеціальних знань, може залишити враження одно-

манітності, оскільки в ньому панують дуже схожі одне на одне дерева з темно-зеленим листям, що нагадує листя лимона або лавра» (Второв, Дроздов, 2001).

Таксономічне багатство і різноманітність. Багатство флори та фауни гілеї величезне, його розглядають як одну з характерних рис біому (Жерихин, 2003). За оцінками, викладеними в Глобальному огляді UNEP (Природоохоронна програма ООН), кількість відомих видів організмів перевищує 1,7 мільйона, при цьому «екосистеми тропічних лісів характеризуються найбільшою видовою різноманітністю, і хоча вони займають менш як 10 % поверхні планети, вони можуть містити 90 % усіх видів» (www.unep.org, 2014). Отже, видове багатство гілеї може перевищувати мільйон видів.

Тільки дерев на площі 1 га лісу може налічуватися понад сто видів. Таксономічне багатство деревних рослин — одна з особливостей тропічного дощового лісу. Більша частина видового списку як великого лісового району, так і пробного майданчика в 1—2 га припадає на дерева. У складі деревостою на значній площі нечасто трапляються різко домінуючі 1—2 види, переважають полідомінантні угруповання. Наприклад, у південній частині провінції Юнань (Китай) на 0,25 га (50×50 м) зростало понад 60 видів дерев. Понад 60 екземплярів на цій площі налічували тільки два наймасовіші види — *Knema wangii* та *Gironniera subaequalis*, більш як 10 екземплярів — сім видів, до 10 екземплярів — 54 види (Второв, Дроздов, 2001).

Серед перетинчастокрилих комах особливою різноманітністю вирізняються мурашки, в яких характерні роди мурашок-листорізів (*Atta*, *Acromyrmex*), бродячих (*Eciton*) і медових (*Myrmecocystus*).

Висока вологість створює сприятливі умови для життя амфібій. Розмаїтість їх у цих біоценозах найбільша на планеті.

Із птахів важливою групою є колибрі, які виконують специфічні функції запилювачів рослин.

Основні життєві форми рослин і ярусність. Головні екоморфи та життєві форми автотрофів — дерева, ліани, епіфіти. Набагато меншою мірою представлені чагарники і трави. У зв'язку з цим просторова вертикальна ярусна структура є структурою здебільшого деревної рослинності. Відомий дослідник гілеї П. Річардс (1961) підкреслював, що багато особливостей екосистем гілеї пов'язані саме з домінуванням деревної рослинності та її великим видовим багатством.

Найвищих дерев, які сягають 60 м, звісно, небагато, всього декілька на сотні гектарів. Ці дерева підносяться над вельми розрідженим і нерівним верхнім ярусом, що не перевищує, як правило, 50 м (у середньому близько 35 м). Нижче простір заповнений кронами дерев, і виділення ярусів вкрай складне. Найоб'єктивнішим визнано метод профільної діаграми, згідно з яким за точними вимірами у масштабі зображують вертикальний розріз лісу (рис. 2.2).

Загалом різноманітність ярусної структури дуже велика, це, власне, різноманітність варіантів заповнення життєвого простору рослинами, які є начебто живим просторовим «каркасом» екосистеми. У найтипівішому мішаному дощовому лісі (що складається з багатьох видів без вираженого домінування 1—2 із них) виділяються три деревні яруси (Второв, Дроздов, 2001). Це яруси власне крон, надґрунтового і ґрунтового. Висота, з якої починається крона у найвищих дерев, становить 30—40 м, найнижчих — близько 6—8 м. Отже, на 1 га лісу об'єм кронової листової частини екосистеми (біогенний біотоп для гетеротрофів) досягає майже 400 000 м³. Безлиста частина займає об'єм близько 50 000 м³, надґрунтовий ярус із зімкнутої трав'янистої рослинності практично відсутній, підстилка і власне надґрунтовий шар опадів дуже незначні. Нижні яруси, які в помірних лісах зайняті травами і чагарничками, дуже часто виявляються фрагментарними,

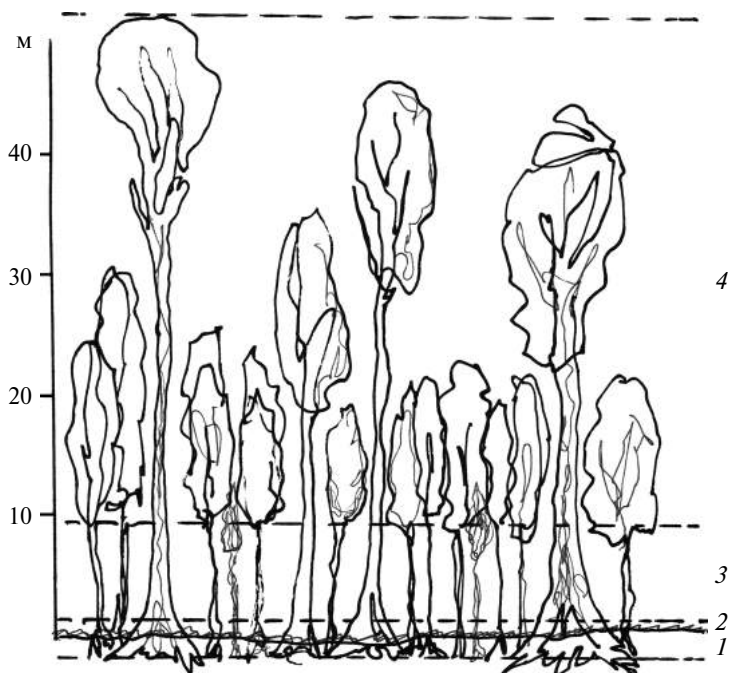


Рис. 2.2. Профільна діаграма мішаного вічнозеленого тропічного лісу, шари: 1 — ґрунтовий, 2 — надґрунтовий, 3 — безлистяний, 4 — листяний

розділеними на окремі порівняно невеликі куртини. Насамперед це пов'язано з нестачею світла та кореневою конкуренцією. У тропіках надземні органи трав живуть тривалий час, характерні також окремі високорослі трав'янисті рослини, наприклад банани (*Musa*), інші представники порядку імбирних (*Zingiberales* — *Maranta*, *Ravenala* та ін.). Особливо високі (до 6 м) особини цих трав уже входять у нижній ярус дерев.

Об'єм ґрунтового ярусу невеликий. Значна частина кореневої системи не проникає глибше, ніж на 0,5 м, тільки неістотна частка досягає глибини 1 м. Отже, об'єм

грунтового горизонту менший за 10 000 м³/га. Співвідношення об'ємів листяного, безлистоного і ґрунтового шарів таке: 87:11:2.

Ці характеристики вкрай важливі, вони дають підставу відносити екосистеми даного біогеому до «біотичного» типу, оскільки саме живі організми створюють просторово-структурний «несівний каркас» усієї екосистеми у прямому — архітектонічному значенні. Крім того, очевидно, що переважний об'єм життєвого простору — це частина атмосфери, наповненої листям, гілками та верхніми, тоншими частинами стовбурів дерев.

Багато видів дерев мають конвергентно подібні адаптації до своєрідних умов. Однією з найхарактерніших рис вологотропічних дерев є дошкоподібне та ходульне коріння. Дошкоподібні вирости біля підніжжя стовбура найчастіше трапляються у дерев найвищого ярусу. Це пристосування для додаткової опори. Ходульне коріння трапляється значно рідше, воно характерніше для болотистих місць (а також для мангрів) і властиве здебільшого низькорослим видам дерев. Як дошкоподібне, так і ходульне коріння трапляється у видів різних родин. Наявність або відсутність ходульного коріння залежить від місця зростання дерев. Наприклад, в Уганді у музанги (*Musanga cecropioides*) такого коріння немає, а в Західній Африці завжди є. Дерева з дошкоподібним корінням найчастіше трапляються в найтепліших і постійно вологих районах. На ґрунтах із добрим дренажем їх набагато менше, оскільки в таких місцях коренева система дерева проникає значно глибше.

Багато вчених, зокрема й знаменитий англійський дослідник тропічної природи А.Р. Уоллес, відзначало одноманітність листя дерев. Більше того, листя одного й того самого ярусу особливо одноманітне, тому листя з верхніх і нижніх гілок одного дерева може бути різним, а листя з різних дерев одного ярусу зазвичай відрізнити майже неможливо. За формою і жорсткістю більшість листків по-

дібні до листків відомого фікуса (*Ficus elastica*); характерна крапельниця — витягнутий носик на кінці листка. Перисте листя деяких бобових, а також характерне листя пальм, драцен або панданусів порівняно рідко різноманітять загальний фон. Висока денна інсоляція, особливо у верхніх ярусах, призводить до значного перегрівання листової поверхні, температура якої може перевищувати температуру повітря на 10—15 °С. Характерна також відносно низька транспірація в полуденні сонячні години. Підвищення температури повітря небезпечне для листка, тому що біля його поверхні градієнт тиску водяної пари зростає швидше, ніж градієнт температури. Для запобігання надмірній втраті води необхідна товста кутикула, що перешкоджає висиханню та загибелі листків при закритих продихах (це ще більше сприяє нагріванню). Отже, дерева тропічного дощового лісу, хоч як це парадоксально, протягом кількох годин зазнають нестачі вологи, мабуть, не менш жорсткої, аніж в аридних областях. Саме адаптацією до цих умов можна пояснити ксероморфну структуру листків, що часто трапляються, яка, власне, і дає рослинам можливість постійно підтримувати стабільний водний баланс.

Ще однією характерною адаптацією тропічних рослин є кауліфлорія — утворення квіток безпосередньо на стовбурах і товстих гілках дерев. У всьому світі понад 1000 видів дерев здатні до кауліфлорії. За межами вологих тропічних лісів лише одиниці дерев і чагарників мають таку особливість. Є різні версії пояснення цього явища, зокрема така: квітки, розміщені на стовбурах під зімкнутою кроною, доступніші для запилювачів. Водночас саме по стовбурах у середніх ярусах пролягають шляхи численних деревних хребетних — звірів і птахів, потенційних споживачів насіння і плодів (Второв, Дроздов, 2001).

Однією з важливих екоморф рослин у дощовому тропічному лісі є ліани, що здатні витися і лазити, опорою для них слугують дерева. У більшості ліан дерев'янистий

стовбур завдовжки від декількох десятків до 100 м. Переважна більшість ліан досягає першого—другого ярусів. Їхні листки подібні до листків відповідного ярусу дерево-стою, але за формою компактніші й округліші. Між ліанами та іншими екологічними групами рослин тропічних лісів існують поступові переходи. Виділяють проміжну між ліанами й епіфітами групу — напівепіфіти. Вони розвиваються спочатку як ліани, але після закріплення на стовбурі чи гілках дерева-хазяїна основне стебло відмирає і рослина переходить до епіфітного життя. Можливе і зворотнє явище. Так формується життєва форма, яку називають рослини-душители. Після проростання й нетривалої епіфітної стадії вони опускають до ґрунту численні повітряні корені, які зростаються між собою, обвивають рослину-хазяїна, товщають і поступово душать дерево-опору. Це дерево гине, а на його місці залишається інша рослина, що вже виросла. Класичними прикладами рослин-душителей є різні фікуси, але ця життєва форма нерідко трапляється й серед ароїдних, а також інших родин.

Нарешті, край різноманітні представники групи епіфітів, які ростуть на стовбурах і гілках інших рослин (частіше — дерев), використовуючи хазяїна тільки як субстрат для опори. Серед епіфітів налічують багато мохів і лишайників, папоротеподібних і квіткових, останні домінують за біомасою. Оселившись на стовбурах і гілках дерев, епіфіти виграють в освітленості й уникають кореневої конкуренції в ґрунті, проте вимушені пристосовуватися до жорсткішого режиму зволоження, до нестачі субстрату для вилучення мінеральних солей. Як зазначав П. Річардс (1961), у жодних інших екосистемах немає такої різноманітності епіфітних рослин. Причиною тому є висока вологість, що забезпечує рослини необхідною вологою без участі розвиненої кореневої системи.

Дещо парадоксальним видається те, що в найвологіших варіантах дощового лісу рівнин можуть зростати суку-

ленти — рослини з м'яккою водо­за­па­са­ю­чою тка­ни­ною. Сукуленти трапляються в основному у формі епіфітів. Такі, наприклад, рипсаліси з кактусових (*Rhipsalis*), деякі бромелієві, ластівневі. У гілеях із більш-менш вираженим відносно сухим періодом кількість сукулентів серед епіфітів збільшується. Особливо це помітно в Новому Світі з його величезною різноманітністю кактусових і бромелієвих.

У кактусів виявлено так званий ефект Соссюра, типовий і для багатьох сукулентів. Він полягає в тому, що вдень на світлі рослина замикає продихи і припиняє транспірування (і втрату води). Вночі продихи відкриваються, вуглекислий газ поглинається і зв'язується в клітинному соку в органічні кислоти. На світлі ж він вивільнюється і залучається до процесу фотосинтезу. Наявність таких адаптацій свідчить про те, що умови в гілеї можуть бути і вельми напруженими.

Запас фітомаси і первинна продукція. Загальна фітотаса первинних дощових тропічних лісів вельми значна і досягає 50—70 кг сухої органічної речовини на 1 м². Фітотаса вторинних угруповань 30—40-річного віку зазвичай не перевищує 30 кг/м². Проте через інтенсивне зростання продуктивність вторинних і первинних лісів приблизно однакова. Річна чиста продукція становить 5—10 кг/м² сухої фітомаси (Второв, Дроздов, 2001).

Трофічні ланцюги. Консументи першого порядку, які споживають органічну речовину, що продукується фотосинтетиками у вигляді живих частин рослин, а також відмерлих цілих рослин або їхніх частин у гілеї, дуже різноманітні та численні. Склад, запаси і продукція таких важливих груп сапротрофів, як бактерії, гриби й актиноміцети, для вологих тропічних лісів вивчені погано. За даними прямої електронної мікроскопії, в тропічних червоноземах в 1 г ґрунту міститься $2 \cdot 10^{10}$ мікроорганізмів. Така чисельність приблизно вдвічі вища, ніж у чорноземі, і в 50 разів вища, ніж у тундрових і підзолистих ґрунтах.

Вкрай важливу роль у споживанні рослинної мортмаси — відмерлої деревини, опаду відіграють в екосистемі гілеї терміти (*Isoptera*), серед яких різко домінує родина Termitidae, що належить до так званих вищих термітів, які відрізняються від інших не лише високим рівнем соціальності (і відповідно чисельності родин), а й наявністю азотфіксувальних кишкових протистів-симбіонтів. Примітивні калотермітиди відкладають лише 200—300 яєць на рік на колонію, а вищі терміти (термітиди) — мільйони. Наприклад, самка *Macrotermes bellicosus* відкладає 40 тис. яєць за добу. Величезні за розміром колонії властиві вищим термітам, у африканських *Macrotermes* вони налічують декілька мільйонів особин і живуть до 50, а за деякими даними — до 80 років. У гілеї основна маса термітів пов'язана з ґрунтово-підстилковим ярусом, хоча багато видів влаштовують термітники на стовбурах і гілках дерев. Усього описано близько 1900 видів термітид (включаючи викопні форми). Найбагатша на види (близько 600 видів із майже 90 родів) тропічна Африка. У тропічному дощовому лісі басейну р. Конго на 1 га припадає в середньому 875 термітників, в основному *Cubitermes fungifaber* з вищих термітів. Кількість термітників може перевищувати 1000 на 1 га. У конголезьких лісах за загальної чисельності близько 1000 особин/м² біомасу термітів визначено в 11 г/м². У різних місцепроживаннях Нігерії і Кот-д'Івуару їх чисельність коливалася в межах 1000—10 000 особин/м², а біомаса — 5—50 г/м² (Второв, Дроздов, 2001).

Інша важлива і багата як за видами, так і за життєвими формами група комах — це мурашки, бджоли-запилювачі. Багатий і різноманітний світ птахів дощового тропічного лісу.

Єдність і регіональні відмінності біому. Екологічна єдність біому гілеї в різних регіонах на різних континентах пояснюється не тільки конвергентною подібністю умов, а й палеогеографічними зв'язками регіонів. Найхарактер-

ніша велика кількість пантропічних родин, спільних із тропіками Ефіопського, Орієнтального та Австралійського біогеографічних царств. Такими є лаврові, баобабові, ризофорові, миртові, анакардієві, сапіндові, мальпігієві, протейні, орхідні, пальмові, бігنونієві та низка інших. Число пантропічних родин рослин досягає 450.

Багатюща флора Неотропічного царства (Центральна і Південна Америка) містить близько 30 ендемічних родин рослин. Для Амазонської області ендемічною є родина *Dialypetalanthaceae*, для Карибської — родини *Picrodendraceae* і *Plocospermataceae*. У багатющій фауні Неотропічного царства величезна кількість ендеміків на всіх рівнях аж до рядів. Особливо виділяється ступенем ендемізму фауна Амазонської області.

Функціонування екосистеми. Видається парадоксальним, що дуже складна і багата екосистема дощового тропічного лісу функціонує в умовах виняткової бідності ґрунтів. Майже дві третини всієї площі біогеому зайнято різними типами малородючих і неродючих ґрунтів (Sanchez, 1989). Функціонування і складність системи підтримуються своєрідного типу біогеохімічними циклічними процесами, за яких біогенні елементи концентруються не у косних чи біокосних елементах екосистеми, а в біомасі, насамперед в наявних довгоживучих тканинах стовбурів, гілок і корінні деревних рослин. Біомаса листків відносно невелика: 1—2 % усієї фітомаси дерев або 2—6 % їх надземної біомаси (Жерихин, 2003).

Менш як 10 % первинної продукції використовується в «живому» вигляді, тобто споживається хлорофітофагами. Визначено, що в лісах Америки й Африки хребетні тварини безпосередньо споживають близько 2 % (з них птахи — не менш як 0,1 %) чистої продукції екосистеми. Велику частину її переробляють комахи хлорофітофаги. Близько 90 % чистої продукції зелених рослин спочатку переходить в опад, тобто спершу відмирає, а вже потім

споживається і, відповідно, розкладається сапротрофами, насамперед термітами і грибами. Вивільнені неорганічні речовини використовуються рослинами і знову залучаються до загального фонду біомаси вже у вигляді органічних сполук.

Усі трофічні елементи системи виконують свою роль у підтриманні та функціонуванні цього специфічного типу колообігу, проте «пальму першості» слід справедливо віддати термітам родини Termitidae. На частку термітид припадає понад половина усього об'єму переробки мортмаси рослин, особливо в зімкнутому лісі, де роль інших сапроксилофагів незначна (Abe, Matsumoto, 1979). Крім того, їхні симбіонти, ймовірно, забезпечують значну частину всього об'єму азотфіксації.

Загалом виявляється, що вся екосистема зовсім не збудована на біогені, її можна розглядати як високоевтрофну. Депо біогенів слугують живі тканини рослин, перш за все деревина, а не ґрунт чи підстилка (Жерихин, 2003). Незважаючи на рясні атмосферні опади, вимивання навіть легкомігруючих елементів мізерне, тобто екосистема в цілому достатньо ізольована від можливої зовнішньої дестабілізуючої дії.

Дуже активно переробляється опад, зокрема деревина, особливо у дощовий сезон, коли ризик втрат біогенів з екосистеми через вимивання максимальний. В Амазонії у сухий сезон половина всього опаду руйнується за 218, а в дощовий — лише за 32 дні (Luizao, Schubart, 1987). Значну роль у переробці детриту виконують нематоди, аптериготи, кліщі, чисельність яких у верхніх шарах ґрунту може досягати сотень тисяч і мільйонів на 1 м². Рясні серед сапротрофів багатоніжки, рівноногі ракоподібні, різні жуки.

Хоча на підставі результатів різних досліджень В.В. Жерихін (2003) стверджував, що в екосистемах гілеї різко домінують детритні ланцюги живлення, не можна ігнорувати

значну роль фітофагів і ксилофагів. Серед споживачів рослин — хребетних слід згадати численних птахів і кажанів — споживачів плодів. Особливою групою фітофагів є споживачі пилку і нектару, так звані антофіли — «любители квіток», вони виконують дуже важливу роль у житті всього угруповання.

Основними запилювачами квіткових рослин гілеї є різні перетинчастокрилі, насамперед бджолині (надродина Apoidea). Вельми помітні крупні, забарвлені в сині або фіолетові кольори блискучі ксилокопи — види роду *Xylocopa*. Дуже характерні також дрібні бджоли меліпони (*Melipona*). Крім бджолиних у запиленні бере участь і багато інших комах — оси, мухи, мурашки, жуки, метелики.

Історія, еволюція і вік біогеому. Щодо походження та еволюції біогеому дощового тропічного лісу існують різні погляди. Так, Г. Вальтер (1968) вважав, що розвиток квіткових рослин почався саме в тропічних умовах. На початку третинного періоду, тобто понад 30 млн років тому, тропічні ліси, близькі за своїм характером до сучасної гілеї, вкривали материки всієї Північної півкулі. Інакше кажучи, гілею він розглядав як доволі стародавній біогеом.

Проте, проаналізувавши наявні матеріали й різні підходи в цьому питанні, С.М. Разумовський (1999) дійшов висновку, що існуючі погляди щодо древності гілеї базуються на сумнівних доказах. Зокрема передбачається, що надзвичайне таксономічне багатство флори та фауни свідчить про дуже тривалий і достатньо стабільний розвиток. Однак, за даними палеоекологічного аналізу, «найпродуктивнішими» в значенні видоутворення були саме перехідні, малостабільні періоди еволюції. Для появи нових видів важливий не стільки час, скільки наявність екологічних можливостей для реалізації широкого спектра адаптацій. Як доказ відносної молодості біому гілеї С.М. Разумовський навів приклад відсутності хвойних і саговників у низьких широтах. Найстародавніші родини покритона-

сінних також відсутні в тропіках. Як зазначав В.В. Жерихін (2003), склад біоти дощового тропічного лісу охоплює в основному порівняно молоді, кайнозойського періоду таксони. Зокрема він підкреслював, що вкрай важливу роль у всій організації потоків речовини виконують саме еволюційно наймолодші комахи родини Termitidae. Жодні інші комахи, включаючи й нижчих термітів, не мають такого комплексу властивостей, як термітиди. Як підкреслював цей автор, Termitidae є, можливо, ключовим таксоном тварин у дощовому тропічному лісі. За палеонтологічними даними, їхні якнайдавніші рештки знайдені у верхньому еоцені—олігоцені.

Друга найважливіша група у функціонуванні екосистем — мурашки, які є істотним чинником обмеження розвитку фітофагів, й отже, сприяють спрямованості всіх трофічних потоків по детритних ланцюгах, також доволі еволюційно молода група. Нарешті, третя найважливіша група — запилювачі квіткових рослин, передусім соціальні бджоли, також невідома раніше від еоцену. Отже, найважливіші групи організмів в екосистемах еволюційно доволі молоді й немає відомостей про їхні ранні екологічні аналоги.

«*Предкові*» *екосистеми*. За існування так складно організованого механізму екологічного колообігу речовини не просто уявити його формування на базі менш «досконалих» екосистем.

Для існування екосистем певного типу і біогеому в цілому необхідний той, що утримає протягом еволюційного часу більш або менш постійні умови, характерні для цього біогеому. Якщо припустити, що в усій Північній півкулі був тропічний клімат (який мало змінювався як за вологістю, так і за температурою), то слід вважати, що за кілька останніх десятків мільйонів років сталися істотні зміни в балансі температури всієї планети. Найімовірніше, міг відбутися перерозподіл тепла, тобто похолодання у високих широтах і потепління в екваторіальній області.

В історії біосфери Землі були періоди, коли в умовах вологого і теплого клімату поширювалися своєрідні лісові екосистеми, наприклад у карбоні. Проте, хоча деревоподібні форми і створювали складну біотичну просторову структуру екосистеми, функціонально вони були влаштовані абсолютно інакше, оскільки органічна речовина не піддавалася швидкій трансформації, а (на радість сучасній *Людині технічній*) накопичувалася у вигляді виваленого вугілля.

Висновки. В екосистемах гілеї біотична частина визначає просторову структуру та основні шляхи трансформації органічної речовини. У них не накопичується органічна речовина у косних чи біокосних елементах, але накопичується в біотичних, здебільшого в опорних тканинах деревоподібних рослин.

За величезної різноманітності таксонів, гільдій, екологічних угруповань існує невелика кількість найважливіших, ключових груп організмів, зокрема деревоподібних форм рослин, термітів, деяких інших комах, від життєдіяльності яких залежить спрямованість потоків і трансформації органічної речовини.

Гілею, ймовірно, можна вважати еволюційно порівняно молодим біогеомом.

Біогеом періодичних лісових екосистем



Площа, яку займають періодичні лісові екосистеми, у другій половині ХХ ст. становила близько 19 млн км² (Букштын-нов и др., 1981). За сучасними оцінками, площа усіх лісів у світі (дані ФАО ООН) досягає 4,03 млрд га, або 40 млн км² (<http://www.fao.org>). Це 31 % площі суходолу (рис. 3.1). Якщо вважати, що гілея займає близько 10 % суходолу, то площа всіх інших лісів з періодичними умовами становить близько 27 млн км². Оцінки 40-річної давнини, мабуть, були дещо занижені. За даними ФАО, за період 2000—2010 рр. площа лісів в усьому світі зменшилась усього на 0,1 %, хоча, наприклад, в Екваторі й Уругваї — на 2 %. В Україні площа лісів за цей період, згідно з тими ж джерелами, на 0,2 % збільшилась.

Періодичність умов визначає й зміни вигляду екосистем. Дволикі угруповання листяних лісів помірної зони мають стадію літньої вегетації (один лик, один вигляд) і стадію спокою (другий лик). Дощозелені ліси тропіків у зи-

мовий період через посуху також перебувають у стані відносного спокою. Виділивши кілька градацій сезонної мінливості вигляду екосистеми, К.В. Станюкович (1970) розглядав хвойні ліси як одноликі (мають один лик, однаковий вигляд протягом усього року), але виділяв дві стадії: вегетативну влітку та стадію спокою взимку. Проте це правильно тільки стосовно оцінки домінуючої, деревної частини фітоценозу, а не всієї екосистеми. У зимовий період практично вся екосистема перебуває в стадії спокою, за винятком окремих популяцій, яких явна меншість. Стадія спокою може настати і в разі значного зменшення кількості атмосферних опадів.

Характеристика геому. Для кліматичних умов періодичних лісів характерні значні коливання температури і вологості або їх поєднань у широкому діапазоні цих чинників. У тропічних районах температура протягом року змінюється мало, вона може бути на рівні, характерному для зон гілеї, проте дощі тут випадають вкрай нерівномірно, хоча загальна кількість опадів може перевищувати 1500 мм/рік. Отже, лімітувальним чинником є періодичність зволоження. У зоні бореальних лісів кількість опадів і рівень температури змінюються доволі синхронно, але тут взимку температура опускається значно нижче за нуль і лімітувальним стає саме цей чинник.

Широколисті літньо-зелені ліси поширені в умовах достатнього протягом усього року зволоження і періодичного зниження температури взимку, що призводить до припинення вегетації деревного ярусу.

У більш континентальних умовах зими стають дедалі холоднішими. Проте в будь-яких варіантах клімат доволі м'який для того, щоб виростили листяні дерева, але характеризується певною періодичністю в термічному режимі, щоб достатньо чітко були виражені відносно теплі та холодні періоди року. Такі змінні широколисті ліси належать до неморальних (від лат. *nemoralis* — лісовий).

Хвойні та дрібнолисті бореальні лісові екосистеми, які зазвичай називають тайгою, утворюють циркумбореальну зону, що простягнулася через Євразію і Північну Америку. Окрім хвойних і дрібнолистих порід у створенні вигляду ландшафту певну участь беруть і широколисті види дерев, особливо це помітно в деяких районах Північної Америки.

Клімадіаграми показують, що гігротермічний режим бореальних лісів істотно близький до режиму широколистих. Проте значно скорочується загальний період вегетації, оскільки раніше настають зимові морози. Опادي переважають у літній період. Середня температура січня в західній частині тайги, де домінує західне перенесення повітряних мас, становить $-10...-16^{\circ}\text{C}$, в якутській тайзі знижується до $-35...-45^{\circ}\text{C}$. Тривалість залягання снігового покриву змінюється від 120—180 діб на рік у європейській тайзі до 200—240 діб — у тайзі Північного Сходу та півночі Середнього Сибіру. Потужність снігового покриву — від 50—60 до 90—100 см. В американській частині тайги клімат дещо м'якший.

Максимум опадів припадає на липень — серпень. У Євразії їх річна кількість змінюється від 600—700 на заході до 400—350 мм у Центральній Якутії, а на Далекому Сході знову зростає до 600—900 мм.





Рис. 3.1. Поширення біогеому періодичних лісових екосистем

Своєрідні умови у зонах так званого середземноморського клімату: влітку на півдні Європи, на узбережжі Середземного моря кількість опадів зменшується, можлива посуха, проте коливання температури протягом року невеликі.

Ґрунти зони змінних тропічних лісів у період дощів промиваються, але під час посухи ґрунт висушується і солі з глибини переміщуються до поверхні. Однак, на відміну від аридних і семіаридних умов, явного засолення поверхневих горизонтів не відбувається. Такі ґрунти бідні на азот і фосфор. Періодичні перезволоження та висушування призводять до утворення на невеликій глибині ущільненого залізистого шару-горизонту червоного кольору, який у разі ерозії часто виходить на поверхню.

Під неморальними рослинними формаціями, тобто у широколистих лісах, формуються бурі та сірі лісові ґрунти. Перші трапляються на територіях із дуже м'якою зимою і вологим прохолодним літом (букові ліси). Другий тип приурочений до більш континентальних районів з теплим і сухим літом; часто сірі лісові ґрунти формуються під дібровами. Багатий на кальцій опад, як і в бурих ґрунтах, значно впливає на ґрунтові процеси. У верхньому горизонті вміст гумусу може досягати 9 %, але зазвичай він становить 4—5 % (Второв, Дроздов, 2001).

У тайговій зоні відповідно до гідротермічних умов формується промивний режим ґрунтової товщі, а кисла реакція розчинів спричинює інтенсивне вимивання карбонатів і розвиток процесів підзолотворення. Все це призводить до швидкої втрати з органічної речовини елементів мінерального живлення для фотоавтотрофів. Отже, крім суворих температурних умов узимку до несприятливих чинників можна віднести збіднення ґрунтів на мінеральні речовини.

Деревостій, угруповання деревних форм створює специфічні умови в лісах. Сукупність дерев є складною системою в аеродинамічному плані. Наприклад, у дубовому лісі (дерева заввишки 25 м) навесні, коли ще немає листя, на висоті 10 м над землею швидкість вітру становить 40 % «зовнішнього», на висоті 1,5 м — 25 %. Коли листки розпусаються, ці показники знизяться відповідно до 21 і 9 % (Вальтер, 1974). Ще більше ослаблюється вплив вітру в хвойних лісах.

Характеристики біому. Основна маса органічної речовини в лісових угрупованнях накопичується в рослинах. Опорні частини дерев складаються з клітковини і лігніну, основу цих органів утворюють мертві судини. Клітковина та лігнін у фізіологічному колообігу речовин участі практично не беруть. Вони залучаються в колообіг в екосистемах після тривалого депонування в опорних тканинах дерев,

їх деструкція відбувається під впливом діяльності безлічі руйнівників — від бактерій і грибів до хребетних і комах. Отже, щорічно частина продукції відчужується з колообігу в своєрідне «деревне депо». Протягом життя як окремих дерев, так і всього деревного фітоценозу співвідношення мас частин рослин істотно змінюється (табл. 3.1).

Загалом від першого року росту до п'ятдесятого частка маси неасимілювальних органів, що виконують опорну функцію, зростає від 87,0 до 99,7 %. Іншою особливістю лісів є їх складна просторова структура, обумовлена все тією ж деревоподібною масивною життєвою формою. У періодичних лісових екосистемах, на відміну від дощового тропічного лісу, ця структура сильно змінюється протягом року. Так, у листопадних лісах помірної зони у весняний період процеси вегетації бурхливо відбуваються в трав'янистому і надґрунтовому ярусах.

Просторова структура біogeому, розподіл регіональних варіантів доволі складні.

На північ і південь від зони вічнозелених екваторіальних лісів у межах тропічних широт поширені найрізноманітніші лісові екосистеми, пристосовані до перенесення сухого періоду року — дощозелені тропічні ліси. У сухий період року температура залишається високою, а зволоження виявляється недостатнім, тому дерева скидають листя. Решту часу йдуть дощі, вологість нерідко стає надмірною, що призводить до перезволоження ґрунту.

Таблиця 3.1. Співвідношення (%) мас частин дерева на прикладі дуба (за: Основы лесной..., 1964)

Вік, роки	Листки	Гілки	Стовбур	Корінь
1	13,0	5,0	8,0	74,0
10	2,0	12,0	42,0	44,0
30	0,5	12,0	57,0	30,5
50	0,3	12,0	66,7	21,0

У сезон дощів ці лісові екосистеми мало відрізняються від гілеї. Проте видове багатство загалом менше, деревостій верхнього ярусу часто утворений одним видом дерев (у Південно-Східній Азії, наприклад, це тік, сал). У такому лісі часто спостерігається зімкнутий трав'яний покрив, оскільки є періоди року, коли освітленість у найнижчих ярусах доволі велика: відсутнє затінення деревами.

Під назвою «міомбо» відомі сухі листопадні ліси у Східній Африці, де вони займають великі простори. У їхньому складі панують бобові. Бруньки деревних порід добре захищені від посухи. Епіфіти у цих лісах відсутні, ліани мають дерев'янисті товсті стовбури. Як украй сухий листопадний ліс Г. Вальтер (1968) розглядав каатингу в північно-східній частині Бразилії. Річна кількість опадів тут досягає 500 мм, проте випадають вони дуже нерівномірно протягом двох дощових сезонів. Тут ростуть пляшкові дерева, у стовбурах яких запасається багато води, різноманітні й численні кактуси, інші сукуленти.

Склад гетеротрофів у цих угрупованнях дуже подібний до такого для вічнозелених лісів. Частина видів, особливо часто серед безхребетних тварин, виявляється спільною з гілеєю цього регіону. Проте загальна різноманітність фауни зменшується. Протягом посушливого періоду діяльність ґрунтових мікроорганізмів припиняється, активність тварин-сапрофагів також знижується. У сезонно-сухих лісах зазвичай добре виражений підстилковий горизонт як місцепроживання різних споживачів фітомаси, що обпадає. Як і в гілеї, важливою групою сапрофагів у дощозелених лісах і саванових рідколіссях є терміти і мурашки. На площі 1 га в сезонно-посушливих тропічних ландшафтах налічується до 2000 термітників. Зазвичай їх бувають десятки й сотні.

У лісах міомбо із брахістегії (*Brachistegia flervyana*, зеброве дерево) на півдні Заїру загальна чисельність термітів, що споруджують надземні споруди — близько 300 екз/м²,

чисельність підземних термітів, які мешкають тут же — 500 екз/м², загальна біомаса всіх термітів — понад 10 г/м². Близькі показники рясності термітів характерні для рідколісся і саван Східної Африки (Второв, Дроздов, 2001).

Порівняно з дошовими лісами більша частка фітофагів приурочена до ґрунтового, підстилкового (переважно ризофаги, тобто ті, що поїдають коріння живих рослин) і трав'янистого ярусів. Характерно, що багато груп безхребетних тварин, які мешкають у ґрунті (особливо часто личинки різних жуків), переходять від живлення детритом до споживання коріння через необхідність поповнити втрати води. Отже, один і той самий вид у вологий і сухий сезони може переходити з однієї трофічної групи до іншої.

Гетеротрофи вищих порядків переважають серед амфібій і рептилій. Зазвичай ці тварини переживають посуху, закопуючись у ґрунт, або знаходять інший притулок. Серед цих тварин є спеціалізовані термітофіли (амфісбени, сліпуни, деякі сцинки), а також порівняно багато форм, що мешкають на деревах.

У змінновологих тропічних лісах кількість біомаси (в основному це запас фітомаси у стовбурах дерев) перевищує 500 т/га, хоча коливання в різних районах дуже великі. Показники чистої продукції зазвичай знаходяться в межах 1—3 кг/м² сухої біомаси за рік.

Основною особливістю екосистем дощозелених тропічних лісів порівняно з гілеєю є порушення збалансованих циклічних процесів продукції та деструкції органічної речовини. Спостерігається розрив у часі продукування та переробки з накопиченням органічної речовини.

Широколисті ліси помірних широт переважно утворені невеликою кількістю (1—3) домінуючих видів дерев, і лише в деяких районах Азії та Америки існують полідомінантні фітоценози. Зазвичай добре розвинений верхній зімкнений ярус. Висота дерев у стиглому лісі досягає 30 м.

Трав'яний ярус значною мірою утворений ефемероїдами, які розвиваються і квітнуть напровесні, коли до розпускання листя на деревах зберігається висока освітленість. Після розпускання листя освітленість різко знижується — до ґрунту доходить лише 1—2 % світлового потоку. Весняна фаза цвітіння трав'янистих рослин і літня — із затінюванням нижніх ярусів — чітко виражені.

У Середній Європі неморальні угруповання бідного флористичного складу, що геоботаніки пов'язують із впливом останнього зледеніння на континенті. У західній частині найчастіше домінує бук (*Fagus sylvatica*), меншою мірою — скельний дуб (*Quercus petraea*). Далі на схід, включаючи західні області України, часто превалює граб (*Carpinus betulus*). У східній частині Європи основною породою широколистоного лісу є дуб звичайний (*Q. robur*), часто разом із липою (*Tilia cordata*).

У неморальних лісах трапляються і ліани: різні види ломиносів (*Clematis*), плющ (*Hedera helix*) — представник родини аралієвих з вічнозеленим листям. Багата флора лісів Далекого Сходу й Америки. На американському континенті ліси складаються з численних видів дуба, бука, ясена, клена, липи, каштана, в'яза, горіха, берези, тополі, карії (*Carya*), нісси (*Nyssa*), ліквідамбара (*Liquidambar*), тюльпанового дерева (*Liriodendron tulipifera*), платанів.

Гетеротрофи неморальних лісів. Для неморальних лісів характерний добре розвинений блок ґрунтових гетеротрофів і тих, які мешкають у підстилці. Значні запаси гумусу і велика глибина гумусового горизонту, добре розвинена підстилка сприяють існуванню багатой ґрунтової фауни, грибів, бактерій. У зв'язку з періодичністю умов активність гетеротрофів, як і інших організмів, у зимовий період різко знижується. Основне місце за запасами біомаси серед сапротрофів і ґрунтоїдів належить дощовим черв'якам-люмбрицидам. У листяних лісах Європи загальна зоомаса ґрунтових тварин досягає 100, ґрунтових

мікроорганізмів — 30 г/м². При цьому на частку дощових черв'яків припадає майже половина. Крім того, важливе місце посідає комплекс мікроскопічних членистоногих — панцирних кліщів, колембол, личинок комах. У ґрунтовому горизонті зосереджено понад 90 % загальної зоома-си, тут представлені практично всі сапротрофи. Безхребетних, що мешкають у ґрунті, можна розділити на тих, які постійно живуть і беруть активну участь у процесах трансформації ґрунту й підстилки, і відносно пасивних, котрі мешкають тут тимчасово, у стадії спокою, що використовують підстилку як укриття (Гиляров, 1970). Основну масу (70—80 %) активних ґрунтових безхребетних становлять сапрофаги, які переробляють детрит у вигляді листового опаду, відмерлих гілок і стовбурів дерев.

Переробляють опале листя сапрофаги доволі нерівномірно: листки липи, в'яза, ясена — швидко, клена та граба — повільніше, дуба і бука — дуже повільно. Величезну роль у лісових ґрунтах виконують гриби, вони не тільки розкладають органічну речовину підстилки і власне ґрунту, а й утворюють симбіотичну систему з вищими рослинами, деревами, стають начебто гетеротрофним продовженням кореневої системи рослин.

Біомаса надґрунтових безхребетних, які здебільшого є фітофагами, також велика. У дібровах біомаса ґрунтових безхребетних-фітофагів може досягати 2,0, надґрунтових безхребетних-фітофагів — 1, ґрунтових хребетних-фітофагів — 0,01, надґрунтових хребетних-фітофагів — 1,0 г/м² (Второв, Дроздов, 2001).

Дуже велику роль відіграє рийна діяльність різних тварин. За результатами досліджень, об'єм ходів, які створюють дощові черв'яки, може сягати 1,6 дм³ на 1 м³, у результаті дренавання ґрунту його водопроникність може зрости майже вдвічі (Лесная..., 1964). Ґрунтоїдні тварини, пропускаючи ґрунт через кишковик, істотно поліпшують його структуру, зернистість, він стає стійкішим до

розмивання. Безхребетні сапрофаги виділяють велику кількість екскрементів. Наприклад, ківсяки в листяному лісі за вегетаційний сезон виділяють їх до 700 кг/га, основна частка яких — це перероблена органіка. Є розрахунки, за якими дощові черв'яки в дубовому лісі впродовж 5—6 років здатні переробити всю масу ґрунтового шару завтовшки 0—20 см. Частка їхніх екскрементів, які вони виділяють на поверхню ґрунту, перевищує 15 т/га (Соколова, 1956, цит. за: Лесная..., 1964). Крім того, ще малодосліджена така функція риючих тварин, наприклад дощових черв'яків, як виділення ними різних біологічно активних речовин. Так, доведено, що за наявності цих безхребетних у ґрунті істотно поліпшувалися здатність до проростання насіння, ріст молодих рослин.

Велика також роль різних риючих хребетних. Дослідження показали, як різне багатство в різних біоценозах цих малопомітних тварин, які ведуть прихований спосіб життя (табл. 3.2).

Велика кількість риючих тварин визначається як необхідністю створювати укриття (це особливо важливо на відкритих просторах у тундрі та степу), а також тим, що в результаті рийної діяльності багато тварин здобуває собі

Таблиця 3.2. Кількість нір і викидів (на 1 га) риючими тваринами в деяких типах екосистем (за: Лесная..., 1964)

Екосистема	Полівки, миші, піщанки	Бурундуки, ховрахи, пискухи, хом'яки	Песці, лисиці, борсуки, бабаки	Викиди цокорів, кротів
Тундра	1000	—	0,001	—
Тайга	500	10	0,001	100
Широколистий ліс	1000	100	0,01	1000
Степ	5000	1000	50	200
Пустеля	1500	100	0,001	100

їжу. Такі тварини виконують величезну роботу з переміщення ґрунту між ґрунтовими горизонтами.

Загальна характеристика екосистеми неморальних лісів. Основною особливістю таких лісів є потужно розвинений підстилково-ґрунтовий горизонт. Тут зосереджена велика кількість органічних речовин, відбуваються інтенсивні процеси їхньої деструкції.

Аналізом розподілу фітомаси та продукції в лісах різного типу виявлено цікаву закономірність: хоча дощові тропічні ліси, що мають найбільшу продуктивність, просторово оточені концентричними зонами, де вони зменшуються, для фітомаси характерний інший розподіл. За гілеєю за показником розподілу фітомаси йдуть саме неморальні ліси. Продуктивність гілеї та широколистяних лісів ілюструють дані табл. 3.3.

З'ясувалося, що кількості чистої продукції в цих двох типах лісу доволі близькі, а ось продукції, яка потім витрачається рослинами на дихання, в тропічному дощовому лісі вчетверо більше. На думку Г. Вальтера (1974), збільшення витрат енергії на дихання пов'язане з високою температурою в тропіках, проте, як відомо, за підвищення температури на 10 °С швидкості біохімічних реакцій і фізіологічних

Таблиця 3.3. Продуктивність (т сухої речовини на 1 га за рік) тропічного дощового лісу в Африці та букового лісу в Європі (за: Вальтер, 1974)

Тип лісу	Валова продукція (Д + Ф)	Витрата на дихання (Д)	Чиста продукція (Ф)	
		Листки, стебла, коріння	Опад	Деревина
Тропічний дощовий	52,5	39,1	4,4	9,0
Буковий широколистяний	23,5	10,0	3,9	9,6

процесів зростають усього в 2—3 рази (Винберг, 1983). Слід звернути увагу на ще одну залежність, встановлену відомим російським гідробіологом О.Ф. Алімовим (2000): в угрупованнях з високою різноманітністю структура енергетичних потоків різко орієнтована на переважання витрат на дихання, тобто система витрачає основну енергію на підтримання свого високого ступеня організованості. Отже, чи не є згадані вище відмінності в продукційно-деструкційних процесах віддзеркаленням справді глибоких відмінностей в організації екосистем дощового тропічного лісу та інших лісів? Це справді два різні типи екосистем, два різні біогеоми.

Хвойні та дрібнолисті бореальні лісові екосистеми, або тайга, представлені здебільшого хвойними вічнозеленими рослинами. Загалом вигляд фітоценозів доволі одноманітний, оскільки на великій території домінує невелика кількість видів деревних рослин. У європейсько-сибірському секторі тайги корінні угруповання зазвичай представлені темнохвойними і темнохвойно-дрібнолистими лісами з домінуванням ялин — європейської та (східніше) сибірської (*Picea abies*, *P. obovata*), 1—2 видів беріз (*Betula pendula*, *B. pubescens*), осики (*Populus tremula*). Бореальні ліси мають просту і чітку ярусну структуру: деревний ярус, підлісок, чагарничково-трав'яний, мохово-лишайниковий яруси. Тайга в Сибіру на величезних площах зайнята лісами з сибірської і, східніше, даурської модрин (*Larix sibirica*, *L. dauurica*). У горах і на узбережжі Охотського моря ростуть ялинники з аянської ялини (*Picea jezoensis*), у південній тайзі до них приєднується білокора ялиця (*Abies nephrolepis*).

Бореальні ліси Аляски та Канади нагадують тайгу Східного Сибіру й Далекого Сходу, хоча спільних для Євразії та Північної Америки видів деревних порід практично немає, крім сірої вільхи. Найширше представлені темнохвойні ліси з двох видів ялини (*Picea mariana*, *P. glauca*).

Доволі істотним чинником у житті тайги є періодичні пожежі — як природні, так і антропогенні. Вони дають

початок сукцесіям, і вторинні ліси зазвичай утворені дрібнолистими породами — березами або осиками. Ось що писав про величезні тайгові пожежі російський зоолог М.О. Бобрінський: «Пожежами, які почалися навесні і тривали все літо 1915 року в Якутії, був охоплений простір, що дорівнював одній третині всієї Західної Європи. Ліс горів не суцільно, а окремими осередками, відособленими перешкодами для вогню — горами, річками, болотами, і дим укривав величезну площу в 6 млн км² — територію, близьку за розмірами до Австралії! Він навіть вплинув на терміни дозрівання хліба» (1967).

Сумарна кількість сухої фітомаси у тайзі становить приблизно 150—350 т/га, або до 35 кг/м². Основна її частина (до 90 %) припадає на деревину і лише близько 10 % — на фотосинтезувальні органи. Первинна річна продукція досягає 4—6 т/га, а в південній тайзі — близько 10 т/га (1 кг/м²) сухої біомаси на рік. Однією з важливих адаптацій деревних рослин до малої кількості біогенних речовин у ґрунтах є значно поширений симбіоз вищих рослин і грибів, тобто утворення мікоризи. Цей симбіоз істотно поліпшує мінеральне живлення дерев.

Гетеротрофи. У розкладанні деревини істотну роль відіграють гриби. В умовах малопотужного гумусного горизонту, кислого середовища, накопичення грубого перегною та підстилки не формується багатий і різноманітний комплекс ґрунтових безхребетних, зокрема дошові черв'яки, що властиво широколистим лісам. Здебільшого їх небагато видів, вони мешкають головним чином у підстилці та у верхньому горизонті власне ґрунту. Це такі види дошових черв'яків, як європейський (*Allolobophora caliginosa*) і дуже поширена в тайзі і тундрі ейсенія Норденшельда (*Eisenia nordenshouldi*).

Нерозвиненість ґрунтового комплексу безхребетних наче «компенсується» тим, що шар опаду та підстилки вельми щільно населений такими групами мікроартропод,

як панцирні кліщі та ногохвістки (колемболи). Їх сумарна чисельність, яка на 90 % і сформована за рахунок цих двох груп, зазвичай становить десятки — сотні тисяч особин на 1 м². Сумарна кількість сирої біомаси — 1–2 г/м² з невеликим переважанням кліщів.

Доволі різноманітно в тайзі представлені хлорофітофаги — споживачі зелених частин рослин. Це личинки деяких лускокрилих, наприклад сибірського шовкопряда. Крім того, добре розвинена група безхребетних — споживачів кори, лубу, деревини. Це різні короїди (родина Iridae), вусачеві (*Cerambycidae*), златки (*Buprestidae*). Кореневу систему рослин як харчовий ресурс експлуатують комахи, найчисленніші з них личинки коваликових (*Elateridae*).

Хребетні тварини, які споживають головним чином зелену масу та іншу рослинну їжу, представлені крупними птахами з родини тетеревових. Це глухар, рябчик. Багато птахів і звірів пристосувалось до споживання насіння хвойних дерев. Основний споживач корму з гілок — лось — мешкає як в Євразії, так і в Америці.

Гетеротрофи вищих порядків представлені в різних групах тварин. Із комах найчисленніші мурашки роду *Formica* і компонти червоногруді (*Camponotus herculeanus*). Найрізноманітніші хребетні-зоофаги деревно-чагарникового ярусу — це різні комахоїдні та всеїдні птахи, зокрема синиці, піскухи, дятли. Дрібні хижі звірі представлені здебільшого куніцевими. Це лісова куніця, соболь, горностай, ласка, по берегах водойм — норки та видри. Особливістю трофічних відносин і зв'язків є велика кількість птахів, гризунів, які живляться насінням хвойних дерев — одним із важливих харчових ресурсів у тайзі. Врожайність ялини, ялиці, сибірської сосни («кедра») дуже сильно варіює по роках. Це призводить як до міграцій тварин у неврожайні роки, так і до різкого скорочення чисельності популяцій. За ними зменшується чисельність популяцій хижаків. Отже, для екосистем характерні цик-

лічні хвилеподібні процеси збільшення та зменшення чисельності популяцій.

Загальні риси екосистем періодичних лісів. Циклічна повторюваність протягом року умов та едифікувальна роль деревних форм є основними властивостями цього біогеому. Посуха чи низькі температури сильно загальмовують метаболічні процеси в екосистемах, що зумовлює накопичення органічної речовини не тільки в живих організмах (насамперед у деревах), а й у підстилці та самому ґрунті. Деревні форми утворюють складну розвинену просторову структуру надземної частини угруповань. Окрім того, певна насиченість ґрунту органічними речовинами створює передумови складної структури ґрунтового горизонту, а також надґрунтового ярусу рослинності і лісової підстилki. Отже, за просторовою складністю періодичні ліси не поступаються гілеї. Ці екосистеми — одні з найпродуктивніших у біосфері.

Різні тварини пов'язані з фітоценозом лісу топічно, трофічно та форично. У плані топічних зв'язків тварини в основній своїй масі мешкають у певних ярусах рослинності. Стосовно форичних зв'язків, то розповсюдження багатьох рослин дуже сильно залежить від тварин (форичні ценотичні зв'язки, або зв'язки переміщення). Рослини деревного ярусу здебільшого анемохори, тобто їхнє насіння найбільше поширюється вітром. Проте є багато рослин зоохорів, наприклад дуб, насіння якого розносять білки, сойки. У ярусі чагарників зоохорні рослини переважають, їхнє насіння розносять птахи, які поїдають соковиті плоди. Насіння рослин трав'яного ярусу — епізоохорів, що має пристосування (причіплювання), переносять відносно крупні тварини.

Безхребетні-фітофаги мають дуже велике значення в житті лісових біогеоценозів, зокрема в колообігу речовини й енергії в них. Воно визначається тим, що безхребетні споживають майже 40 % створюваної рослинами рече-

вини та формують нову тваринну протоплазму (частка хребетних у цьому набагато менша). Маса виділень у процесі життєдіяльності безхребетних, а потім маса їхніх трупів також становлять значну частку органічної речовини, що надходить у ґрунт (Лесная..., 1964).

Серед фітофагів у лісі чільне місце посідають споживачі продукції деревних порід і чагарників. Споживачі трав'янистої рослинності виконують набагато скромнішу роль. Слід зазначити, що зазвичай монофагія, або приуроченість до одного виду рослин, доволі поширена в лісових угрупованнях. На основі цього формуються складні консорції з відносно постійним складом організмів. Саме в цьому процесі виявляється особлива роль деревних форм.

Великі розміри виду-едифікатора, наявність трьох потужно розвинених типів біогенних місцепроживань — корінь, стовбур із гілками, листки — створюють умови для формування складних консорцій. Антропоцентричні оцінки таких зв'язків неоднозначні. Наприклад, помічено, що деякі рослини дуже мало ушкоджуються «шкідниками», зокрема європейський тис, дуб гостролистий, ялівець, тобто їхня консорція нечисленна, тоді як склад консортів дуба дуже великий.

Під впливом фітофагів у дубовому лісі листкова поверхня за літо може зменшуватися на 1/5. З погляду людини ці споживачі фітомаси є «шкідниками», проте екологи зазначають, що «в лісовому угрупованні має бути забезпечена стабільність кожного рівня» (Дювіньо, Танг, 1968). Багатство консорцій — один з елементів необхідної різноманітності всієї екосистеми, якими би «шкідниками» не видавалися нам організми-фітофаги.

Фітомаса лісових угруповань на два порядки вища, ніж трав'яних. Кліматичні умови накладають свій відбиток на розподіл фітомаси угруповань у різних зонах, проте більшою мірою вона залежить від складу та віку дерев. Найбільша фітомаса накопичується не в гіллі, а в лісах

Австралії, де виростають евкаліпти заввишки до 100 м, та в Каліфорнії, де росте гігантська секвойя. У зоні листяних лісів із дібровами фітомаса досягає 260 т сухої речовини на один гектар.

У помірній зоні нехвойні ліси щорічно скидають листя, те саме відбувається і в тропічних лісах у період посухи. Загальна маса листя, що скидається (у перерахунку на суху речовину), в 3—4 рази перевищує накопичену фітомасу. В середньому маса листків площею 1 дм² у сухій речовині становить 1,5 г, хвої — 2 г. Листкова маса листяних лісів сягає 7—10 т/га. Г. Вальтер (1974) навів такі дані: у дубовому лісі в Англії за індексу листкової поверхні 4,9 (відношення площі листків до одиниці поверхні ґрунту) загальна маса сухої речовини листків досягає 3,8 т/га, а маса підстилки — 3,9 т/га.

Ліси України. Площа, зайнята в нашій державі лісами, становить 9,7 млн га, або 17 % загальної площі країни (за даними ФАО); на 1000 осіб населення припадає 211 га, це приблизно стільки ж, як у Польщі.

Українське Полісся простягається із заходу на схід на 750 км, займає значну частину Поліської низовини — важливого регіону Європи в межах України, Білорусі, Росії та частково Польщі. Українським Поліссям називають частину Поліської низовини, яка знаходиться в межах України. Характерними ознаками поліських ландшафтів є слабпочленований рельєф, велика заболоченість. Відносні висоти на поперечних профілях через долини річок і межиріччя здебільшого коливаються в межах 20—50 м.

Для ґрунтового покриву Полісся характерна висока мозаїчність, що пояснюється великими відмінностями у зволоженні та різноманітням ґрунтоутворних порід.

Клімат хоча й не дуже гумідний, уможливорює розвиток торфових боліт, а в комплексі з мінеральною бідністю порід, які формують поверхню, призводить до утворення сфагнових боліт. Перелічені особливості разом із висо-

кою строкатістю ґрунтового покриву є причинами формування різноманітного рослинного покриву.

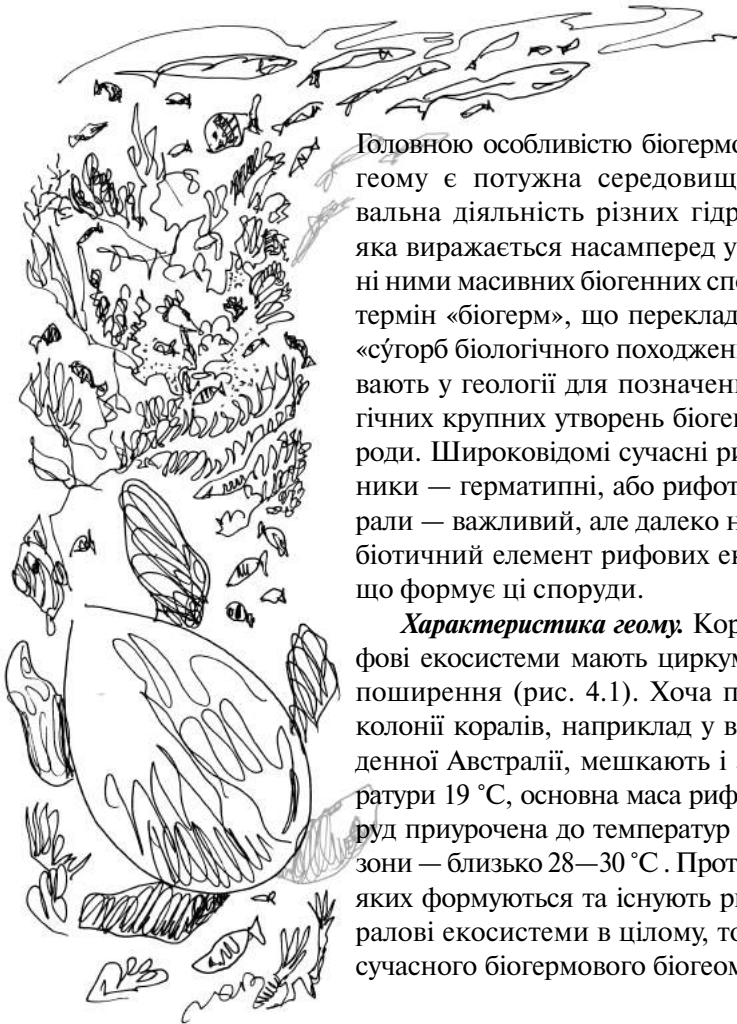
Доволі велика за площею лісостепова зона України, власне, є продовженням лісової зони.

Висновки. Виділення лісових екосистем із періодичними умовами зволоження чи (та) температури спричинено тим, що в цих умовах формується певна біотична періодичність.

На відміну від гілеї, органічна речовина накопичується не тільки у біомасі (насамперед деревних рослин), а й у ґрунті.

Циклічність змін абіотичних чинників обумовлює переривання циклів трансформації та накопичення органічної речовини.

Біогермовий біогеом



Головною особливістю біогермового біогеому є потужна середовищеутворювальна діяльність різних гідробіонтів, яка виражається насамперед у створенні ними масивних біогенних споруд. Сам термін «біогерм», що перекладається як «сугорб біологічного походження», вживають у геології для позначення геологічних крупних утворень біогенної природи. Широковідомі сучасні рифобудівники — герматипні, або рифотворні корали — важливий, але далеко не єдиний біотичний елемент рифових екосистем, що формує ці споруди.

Характеристика геому. Коралові рифові екосистеми мають циркумтропічне поширення (рис. 4.1). Хоча поодинокі колонії коралів, наприклад у водах Південної Австралії, мешкають і за температури 19 °С, основна маса рифових споруд приурочена до температур тропічної зони — близько 28—30 °С. Проте умови, в яких формуються та існують рифові коралові екосистеми в цілому, тобто межі сучасного біогермового біогеому, не такі

й вузькі. Так, у результаті узагальнення даних стосовно більш як 1000 коралових рифів (Клеурас et al., цит. за: McClanahan, 2002) з'ясовано, що температурні межі існування рифових екосистем становлять 16,0—34,4 °С (у Червоному морі температура води може бути й вищою), солоність води — 23,3—41,8 ‰, концентрація біогенних



елементів — 0—3,3 ммоль/дм³ нітратів, 0—0,54 ммоль/дм³ фосфатів, зона освітлення за глибиною — 9—91 м. Однак основна маса сучасних рифових екосистем приурочена саме до тропіків і відносно вузького діапазону умов. Просторова структура рифових екосистем надзвичайно різноманітна. Їх класифікація, запропонована Ч. Дарвіном, після невеликих доповнень чинна й донині.

У своїй відомій книзі «Структура і розподіл коралових рифів», що вийшла в Лондоні 1842 р., серед усієї різноманітності рифових конструкцій Ч. Дарвін виділив три основні їх типи: облямовувальні рифи, бар'єрні рифи й атоли. Він вважав, що поблизу островів спочатку утворюється обмежувальний риф, який у міру тектонічного опускання островів переходить у бар'єрний риф, а згодом — в атол.

Схема формування коралових рифових споруд, запропонована Ч. Дарвіном, ґрунтується на динамічній взаємодії моря та літогенної основи, на якій він стоїть.

Загальна площа сучасних коралових рифів становить близько 600 тис. км² (Сорокин, 1990), проте є набагато більша оцінка — до 7 млн км² (Наумов и др., 1985). Для порівняння: площа Чорного моря близько 430 тис. км². У

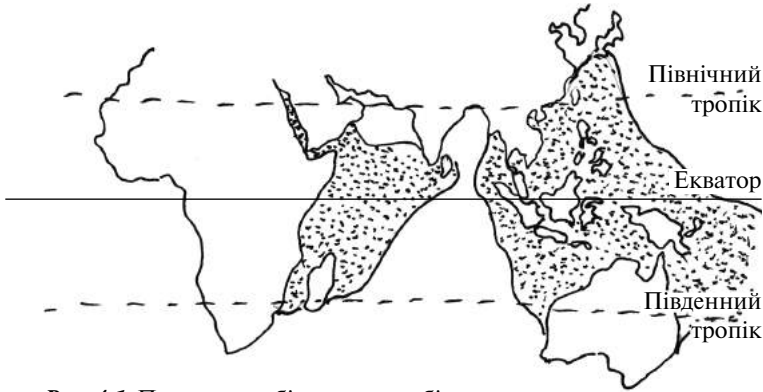


Рис. 4.1. Поширення біогермового біогеому

тропічній зоні рифові екосистеми в різних регіонах розподілені нерівномірно. Понад 70 % усіх рифових екосистем сконцентровано в Індо-Пацифіці, 24 % — в Атлантиці, близько 6 % — в Червоному морі. Більш як половина усієї площі сучасних рифів припадає на берегові, бар'єрні та обмежувальні рифи. Найбільшими рифовими системами є бар'єрні рифи. Наприклад, площа Великого бар'єрного рифу (Австралія) сягає 215 тис. км², його протяжність — понад 2000 км. Поширення коралових екосистем, рифових споруд обмежене невеликими глибинами, проте поширення рифів і всього біому було б неправильно пов'язувати тільки з прибережними зонами океану. Безліч рифів знаходиться в океанічній зоні.

У найбільш спрощеному вигляді можна виділити чотири «джерела» формування вапняного скелета усього рифу. По-перше, це різноманітні за формою і структурою макроскопічні, прикріплені до різних субстратів скелети колоній герматипних коралів. Тут діють закони екоморфології: у коралів як седентарних організмів зовнішні скелети мають дуже розвинену поверхню, що пов'язано з трофічною функцією. Швидкість росту коралів — від

кількох міліметрів до 10—17 см/рік (Сорокин, 1990). По-друге, це макроскопічні скелети рухомих і малорухомих форм, таких як молюски. По-третє, відклади мікроскопічних водоростей у вигляді карбонатних тонких плівок або шарів на різних поверхнях. По-четверте, карбонатні скелети мікроскопічних, не пов'язаних із субстратом форм, таких як форамініфери, а також спікули відмерлих губок. Крім того, внаслідок перебігу фізико-хімічних і біологічних процесів відбуваються консолідація та зв'язування роздрібнених під дією абіотичних і біотичних чинників часточок споруд у єдиний карбонатний масив.

Біогенна вапняна конструкція рифів складна і доволі міцна, що уможливорює їхнє існування в умовах щонайпотужнішої гідродинамічної дії океану. В результаті росту прикріплених макроформ створюється начебто опорний каркас, у проміжках якого накопичуються уламковий матеріал, кораловий пісок, черепашки. Весь скелет рифу цементується відкладами карбонату, який виділяється водоростями перифітону, в основному червоними кораліновими водоростями. Процеси фотосинтезу зміщують рН середовища в бік лужної реакції, що активує утворення та випадання кристалів кальциту й арагоніту. Біогенні та літогенні процеси приводять до консолідації часточок, утворення монолітної маси. З часом весь матеріал спресовується і піддається літифікації, тобто формуються геологічні породи — вапняки, доломіт тощо. Отже, фрагментація карбонатних скелетів із подальшою консолідацією їх у біогенні породи — основу рифових екосистем — є важливою акумулятивною ланкою в ланцюзі процесів, що підтримують існування рифових екосистем.

Постійні процеси біогенного накопичення карбонатів, консолідації фрагментів і літифікації відбуваються паралельно з процесами ерозії, деструкції, руйнування не тільки окремих елементів, а й усього скелета рифу. Основні чинники ерозії — дія прибою, переміщеного водою

уламкового матеріалу, вивітрювання порід під час осушення, відпливів, розчинення карбонату водою, вплив живих організмів. Біогенна ерозія становить близько 2/3 загального ерозійного процесу (Сорокин, 1990). Провідну роль у цьому відіграють активні руйнівники вапнякового субстрату, а також скелетів живих коралів: свердлярчі губки та молюски, інші безхребетні, гриби, водорості, риби.

Існує кілька груп руйнівників рифових споруд. Організми-свердильники руйнують скелети живих коралів і консолідований вапняковий матеріал. До свердлярчих грибів входять представники родів *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Phialophora*. У складі свердлярчих водоростей переважають зелені нитчасті *Ostreobium* і синьозелені *Hermatonea* (Kublik, 1977). Значно поширені свердлярчі губки здебільшого з родини Clionidae. Кількісно їхню діяльність оцінюють у 0,25—3,00 кг/м² зруйнованого вапняку за рік, за цей період вони можуть заглиблюватися на кілька міліметрів (Сорокин, 1990). Основою дії цих організмів на карбонатний субстрат є виділення кислоти. Істотну роль у житті рифової системи відіграють свердлярчі молюски, здебільшого з родів *Lithophaga*, *Petricola*, *Tridacna*, *Corallophila*, деякі з них завдовжки 5—9 см. Вони певним чином спеціалізовані: одні види оселяються в колоніях живих коралів, інші — в їхніх скелетах, треті — свердлярять тільки скельний флет. Отже, організми-руйнівники впливають буквально на всі елементи вапнякової основи рифу. У кораловій екосистемі повільні циклічні процеси відбуваються постійно не тільки в її живій частині, в угрупованнях (як і в будь-яких інших екосистемах), а й у косній частині екосистеми. Накопичення карбонатної твердої основи всієї екосистеми та її руйнування відбуваються здебільшого з участю живих організмів.

В екосистемах біогермового біогеому, як ні в жодному з інших у гідросфері, біотичні чинники великою мірою визначають характер геому. Основа біотопу — вап-

няковий «скелет» усієї екосистеми — перебуває у постійній динаміці, що разом із біотичною динамікою створює основу життєдіяльності екосистеми.

Згідно з теорією Дарвіна, у формуванні рифових споруд важливу роль відіграє тектонічний чинник. Основа рифу поволі занурюється і він постійно має добудовуватися згори. У рифовій системі, яка нормально функціонує, процеси накопичення, формування дещо переважають над процесами деструкції, що обумовлює повільне, але постійне зростання рифу. Зі зміною форм існування карбонатів (скелетні утворення живих коралів—мертвий скелет—уламковий матеріал—кораловий пісок) вони постійно накопичуються, розчинення і винесення з екосистеми незначні. Карбонатна основа, або твердий скелет коралової рифової екосистеми, є складним утворенням.

Існує біотопічна різноманітність вертикальних зон, на зовнішній частині рифу умови мешкання з навітряного та підвітряного боків різняться. Це пов'язано з пасатними вітрами, що дмуть здебільшого в одному напрямку, тому з навітряного боку дія хвиль завжди сильніша, а підвітряний перебуває у певній гідродинамічній «тіні». У внутрішній, захищеній від хвилювання акваторії — лагуні — дія хвиль незначна.

Рифові споруди можуть оголюватися, тобто під час відпливу у верхній своїй частині виходити на поверхню (це характерно для рифів Індो-Пацифіки), і бути зануреними. Екосистема рифу охоплює сукупність характерних біоценозів, розміщених горизонтами на різній глибині. Зональність у розподілі геоморфологічних елементів створюється і підтримується в ній значною мірою діяльністю самих біотичних угруповань у взаємодії з абіотичними чинниками.

Характеристика біому. Різні за формою і розмірами (до кількох метрів) скелети живих колоній коралів є важливим, але не єдиним елементом карбонатної основи рифу.

фу. Основу коралового біоценозу на окремому рифі формують не більш як 10—15 керівних форм мадрепорових коралів і 1—2 види гідрокоралів, вони ж створюють і карбонатний скелет біоценозу.

Ч. Дарвін (1983) переконливо стверджував, що зона поширення живих коралів обмежена порівняно невеликою глибиною — 120—180 футів (40—60 м). Сучасні дані в цілому підтверджують це і дають змогу виділити кілька основних зон рифових екосистем.

Рифова екосистема має складну, але доволі подібну на всіх рифах структуру як за глибиною, так і по горизонталі. Підніжжя рифу на глибині 100—50 м — це рештки стародавнього рифу, що може нести на собі сліди ерозії, яка відбувалася тут, коли ця частина була ще у поверхневій зоні — печери, гrotи, великі заглибини. Тверді поверхні тут зазвичай заселені агерматипними коралами (*Dendrophylla*, *Sclerchelia*), горгонаріями, альціонаріями. На глибині 80—40 м з'являються герматипні організми — корали та водорості, які створюють карбонатні споруди. Це зона рифового схилу (рис. 4.2). Освітленість тут ще слабка, зате відсутня руйнівна дія хвиль. Відбувається доволі інтенсивне зростання рифу, яке посилюється в наступній зоні форрифу, на глибині 40—20 м. Процвітає багате населення прикріплених організмів: окрім мадрепорових коралів це губки, м'які корали, мохуватки, гідроїди, морські лілії, поліхети, а також водорості кораліни.

Наступна зона — так звана зона опор, на глибині 20—10 м — є системою вертикальних гребенів, інтенсивно заселеною багатою рифовою фауною, водоростями, і каньйонів, по яких стікають уламковий матеріал, пісок, донні осади. Діяльність рифобудівників сприяє зростанню гребенів і, відповідно, поглибленню каньйонів. Зона опор відіграє важливу роль у функціонуванні всієї екосистеми, оскільки опори істотно ослаблюють вплив хвиль (Stoddart, 1962). Далі, вже на малих глибинах, послідовно розміщені:

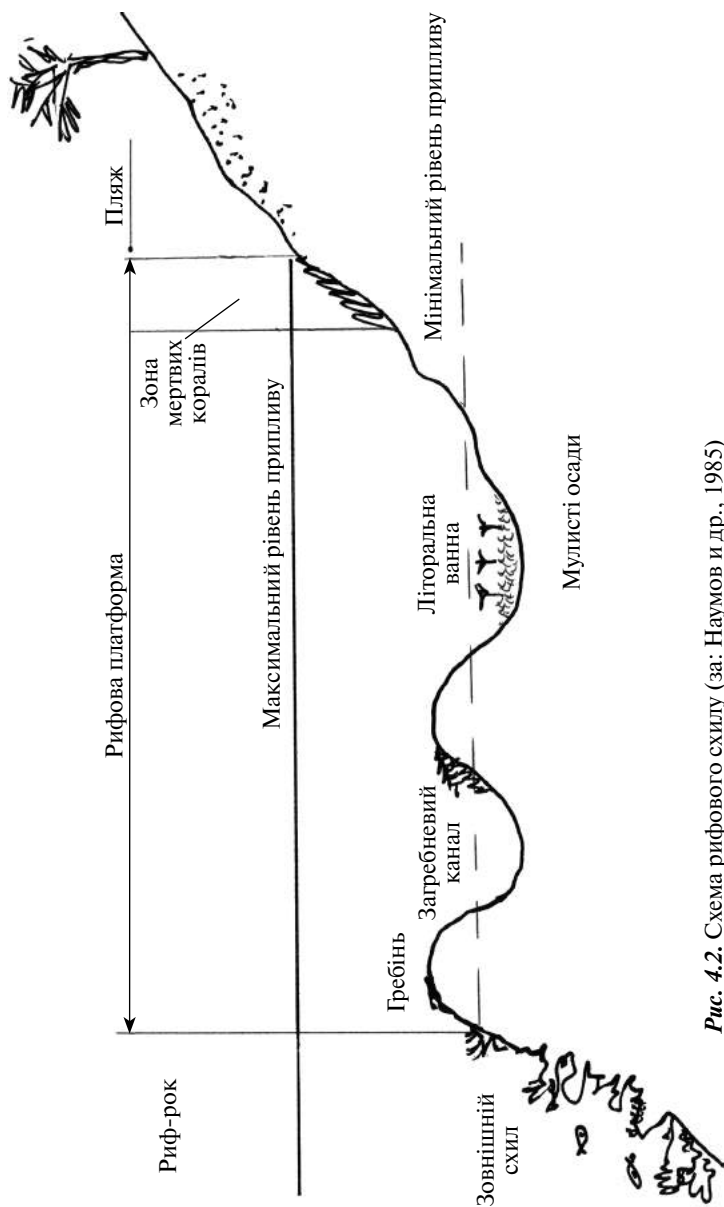


Рис. 4.2. Схема рифового схилу (за: Наумов и др., 1985)

фронтальна зона, зона фронтального рову та зона хвилелому. Тутешні організми живуть в умовах сильної дії хвиль, але водночас тут найліпша освітленість і ослаблений тиск хижаків. У зоні фронтального рову накопичуються пухкі осади, пісок, уламковий матеріал. Тут погано розвиваються прикріплені форми, але інтенсивно ростуть донні мікробіоти й багата фауна їхніх споживачів — різних червононогих молюсків.

Далі знаходиться зона флету, або вершинне плато, яке за впливу може різною мірою осушуватися. Плато буває завширшки від десятків і сотень метрів до кількох кілометрів. На межі флету, в його морській частині, де гідродинамічна дія хвиль і прибою особливо сильна, часто утворюються так звані водоростеві вали — гряди крупних вапняних брил, сформованих накопиченням карбонатів кораліновими водоростями. Морфологія флету дуже різноманітна: тут трапляються острівці, мікроатоли, мілини, досить глибокі западини, що заповнюються водою під час відпливів. Населена ця зона не дуже густо (офіури, голотурії, гастроподи, нечисленні корали), що пояснюється складними умовами існування. Під час малої води організми, які залишаються, сильно нагріває сонце, їхня температура підвищується до 35—40 °С, відбувається опріснення води через випадання дощів (Шеппард, 1987). Усередині кільцевого рифу-атола або між флетом бар'єрного рифу та берегом знаходяться лагуни. Вони завглибшки від 5 до 50 м. Населення схилу рифу, зверненого до лагуни, бідніше, ніж населення зовнішнього схилу. В лагунах трапляються обширні зарості морських трав, дно лагун встелене переважно пухкими карбонатними осадами.

Під впливом життєдіяльності коралових поліпів та інших рифобудівних організмів створюються специфічні й дуже сприятливі умови мешкання для безлічі гідробіонтів. Роль рифобудівників як «екосистемних інженерів» (Jones et al., 1994) пов'язана з багатьма аспектами життєдіяль-

ності. Це насамперед створення просторово складного біотопу у вигляді вапнякових споруд, де можуть прикріплюватись, знаходити прихисток багато організмів, надзвичайно висока продуктивність симбіотрофних і перифітонних водоростей, велика генеративна продукція, що забезпечує багатий ларвотон або частину планктону, що є личинками прикріплених форм організмів. Із фотосинтезом пов'язаний також один із найважливіших процесів у біогермовому біомі, що створює просторову основу всіх екосистем — процес відкладання карбонатів. У сучасних коралових екосистемах у ньому беруть участь не тільки коралові поліпи, а й вапняні водорості, форамініфери, поліхети, молюски та інші організми. За рік на всіх коралових рифах накопичується близько 2,5 млрд т карбонату кальцію (Сорокин, 1990), що еквівалентно поглинанню 1,1 млрд т вуглекислого газу. Біогенне осадження карбонату кальцію визначає формування складних структур, які є основою просторової організації всієї екосистеми. Образно кажучи, там, де під дією суто хімічних явищ відбувалося б фізичне накопичення твердих карбонатів, шар за шаром, під впливом біологічних чинників формується винятково багате «мереживо» різних за розміром і просторовою складністю форм.

Біорізноманітність екосистем. Видове багатство в гідросфері змінюється відповідно до закономірності: зростання від великих глибин до мілководь; від високих широт — до тропіків; у донних угрупованнях вище, ніж у пелагічних; у донних кам'янистих біотопах вище, ніж у мулистих або піщаних (Одум, 1975; Шеппард, 1987). Коралові угруповання мешкають у тропіках, займають мілководні зони, первинно пов'язані з твердими субстратами і, до того ж, самі створюють їх. Тут з максимальною силою виявляється й один із принципів диверсіології: одні види та форми своєю життєдіяльністю створюють умови для життя інших (Уиттекер, 1980; Протасов, 2002). Видова або генетична різноманітність — важливий, але не єдиний еле-

мент розмаїття біогеомових екосистем. Слід згадати й інші істотні складові їхньої різноманітності. У кожній просторовій зоні формується свій біоценоз (Рифы..., 1987).

Особливий рівень біотопічної різноманітності створюють окремі колонії коралів і малі системи їхніх споруд в окремих топічних зонах. Величезна габітуальна різноманітність коралового біоценозу формується не дуже великим набором характерних форм коралових скелетів. Таких типів налічується трохи більше за 50 (Рифы..., 1987). Залежно від видової належності, умов мешкання вони можуть бути більш-менш компактними або, навпаки, розгалуженими, з розвиненою поверхнею. Тут також можна виділити кілька рівнів складності. Наприклад, ребриста лобофілія (*Lobophyllia costata*) створює компактну сферичну колонію, поверхня якої є системою складних звивистих ребер. Те саме можна сказати про корали-мозковики *Lepetoria phrygia*. Різні форми скелетів коралових поліпів утворюють надзвичайно складну та розвинену поверхню рифового біоценозу.

У цьому біомі виконується одна з найважливіших функцій живої речовини біосфери — диверсифікаційна. У сучасних коралових екосистемах мешкає близько чверті всіх видів, які населяють гідросферу. Сучасні рифові екосистеми найбагатші на види за період існування з кембрію (Karlson, 1999), і в минулі епохи — в девоні, нижньому карбоні, пермі, тріасі багатство видів у коралових екосистемах становило близько половини сучасного. Загальна кількість видів різних гідробіонтів, пов'язаних із біоценозом коралових рифів у Тихому та Індійському океанах, досягає 125 000, а в Атлантичному — близько 50 000 (Наумов и др., 1985). Кількість видів водоростей і судинних рослин в окремих районах становить 300, молюсків — до 500, у коралових екосистемах — понад 500 видів губок, більш як 1000 видів голкошкірих, з рифами пов'язано існування понад 6000 видів риб (Сорокин, 1990). Видове

багатство рифових екосистем закономірно зростає від північних меж тропічної зони до екватора з максимумами в районі 20° північної та південної широти, а також у довготному напрямку з максимумом у районі 120° східної довготи (Bellowood, Hughes, 2001). Біогермовий біогеом і його екосистеми — багатющі й найважливіші центри біологічної різноманітності у біосфері.

За загальної площі сучасних рифових екосистем близько 600 тис. км² щільність їх видового багатства становить 0,02 виду на 1 км² або в середньому 1 вид на 200 км², тоді як для решти океану — близько 0,00001 виду на 1 км² або 1 вид на 100 000 км², тобто на три порядки менше. За значних просторових масштабів біогермового біогеому загалом коралові екосистеми є досить малими утвореннями за глибиною з вельми тонкою структурою. Це дає змогу не тільки виділяти доволі вузькі топічні зони, а й дійти висновку, що максимум видового багатства припадає на дуже вузьку ділянку 15—40 м глибини (Karlson, 1999).

Чинники, які дестабілізують рифові екосистеми, що періодично відкидає їх на більш ранні стадії сукцесії, багатоманітні (Hughes et al., 2003). Це тропічні урагани, які повторюються з певною періодичністю, сильні зливи в період відпливів, спалах чисельності морських зірок *Acanthaster planci* (Karlson, 1999; McClanahan, 2002). За середньої та малої чисельності *A. planci* поведуться як приховані нічні хижаки, які знищують відносно небагато коралових поліпів, а у великих скупченнях вони живляться цілодобово й інтенсивність їхнього впливу зростає в 4—5 разів (Сорокин, 1990).

До зазначених аспектів різноманітності в коралових екосистемах слід додати різні стратегії розмноження та захоплення території, поведінкові реакції організмів, тимчасові періоди активності. Для біогермових екосистем характерна дуже висока продуктивність упродовж усього року. В колообігу речовини в цих екосистемах домінують

три процеси: первинної продукції в результаті фотосинтезу, деструкції органічної речовини та кальцифікації. В окремих зонах рифової екосистеми баланс продукційних і деструкційних процесів може зміщуватися в той або інший бік, проте для всього рифу зазвичай близький до 1 (Сорокин, 1986, 1990). В цілому продукція в коралових екосистемах — одна з найвищих у біосфері: від 8—15 на деяких ділянках до 30 г С/м² за добу, що можливо лише за багатоярусного розміщення фотосинтетичних поверхонь, коли їх загальна площа перевищує проективне покриття (аналогія з лісом напрошується сама собою). Отже, продуктивність екосистеми прямо пов'язана з її складною хорологічною структурою. Рівень продукції в різних зонах рифу варіює в широких межах.

Середній валовий фотосинтез на різних ділянках рифових екосистем ілюструють такі дані (за: Сорокин, 1990):

Зона	Валовий фотосинтез, г С/ (м ² ·доба)
Риф-флет, заселений живими коралами, водоростями	4,0—9,0
Зовнішній схил рифу	0,6—7,0
Верхні горизонти схилу	3,0
Глибинні зони (40 м)	0,6
Донні біотопи лагун із живими коралами, водоростями, макрофітами	5,0—15,0
Піщані біотопи лагун	0,4—4,0
Риф-флет, зовнішній край рифу, зайнятий водоростями	0,5—3,0

Як уже зазначалось, у створенні рифових споруд як у минулі епохи, так і нині беруть участь організми багатьох таксономічних і екологічних груп. Коралінові водорості здатні формувати своєрідні рифи у вигляді окремих масивних утворень розміром близько 1 м. Такі рифові споруди виявлено у східній частині Середземного моря на глибині 25—90 м — це так звані коралінові тротуари площею

від сотень квадратних метрів до десятків квадратних кілометрів (Maximova, Saher Fayes, 1999, цит. за: Жирков, 2010). Твердий вапняний покрив завтовшки 10 см і більше утворюють коркові водорості *Lithopyllum racemus*, *Lithotamnion* sp. та інші після того, як зелені сифонові водорості (*Caulerpa scallpelliformes*, *Udotea petiolata*) своїми ризоїдами укріплять мулистий ґрунт і створять первинний субстрат для оселення коралінових водоростей. Усього в таких угрупованнях знайдено 35 видів водоростей.

Проте існують і глибоководні екосистеми, основою яких є рифобудівна діяльність коралів. Склерактинії *Lophelia pertusa* будують глибоководні рифи, найбільша рясність яких нині відзначена в Північній Атлантиці (www.marlin.ac.uk; www.nurp.noaa). Вони формують рифові споруди протяжністю в кілька кілометрів на крайці шельфу. Крім цього виду у створенні глибоководних рифів беруть участь *Madrepora oculata*, *Enallopsammia profunda*, *Goniocorella dumosa* (Жирков, 2010). Глибоководні рифи досліджені ще дуже мало, проте можна припустити, що вони є важливою частиною біогермового біогеому гідросфери (Hovland, 2008). Опубліковано дані, що біля берегів Норвегії глибоководними кораловими рифами зайнято не менш як 2000 км² дна (Fossa, Mortensen, Furevik, 2000). За сучасними даними, найбільша кількість глибоководних (до 4000 м) коралових рифів зафіксована в Північній Атлантиці, Норвезькому та Баренцевому морях.

Загалом можна дійти висновку, що біогермовий біом є одним із найактивніших, найбагатших і функціонально значущих біомів гідросфери.

Історія біогеому. В геологічному масштабі часу сучасні коралові екосистеми відносно молоді. У докембрійський період існування рифових екосистем і біогермового біогеому визначали строматолітові ціанобактерії. Нині біогермові екосистеми існують лише в обмежених регіонах, наприклад, біля берегів Австралії (Earth system..., 2000).

Історію рифових екосистем детально розглянув І.А. Жирков (2010). Склад біогермових екосистем значно поповнився в палеозої, крім ціанобактерій як рифобудівні організми сюди ввійшли червоні та зелені водорості, губки, тубуляти, ругози, поліхети, плечоногі, мохуватки.

Крупні рифові викопні екосистеми відомі з середнього ордовіку — середнього девону (400 млн років тому). Ці рифи були створені губками, коралами, мохуватками, табулятами, ругозами, цистоїдеями (вимерлі таксони). З появою стародавніх кишковопорожнинних ругоз (ордовик, девон) рифові споруди досягли практично сучасних розмірів.

Наступний тривалий період інтенсивного утворення рифів, за палеонтологічними даними, припав на середній тріас (близько 200 млн років тому). Переважними рифобудівниками були губки, водорості, поліхети у вапняних трубках, склерактинії. У крейдяний період провідна роль у створенні рифів перейшла до рудистів. Це були дуже великі двостулкові молюски (до 2 м завдовжки, з черепашкою завтовшки до 10 см). У цей період з ними пов'язаний спалах видоутворення (відомо близько 1000 видів цих викопних тварин). Великі скупчення крупних фільтраторів навряд чи могли існувати тільки за рахунок фільтраційного способу живлення. Очевидно, у них, як у сучасних тридакт, була розвинена симбіотрофія з водоростями.

Сучасного вигляду коралові екосистеми набули не раніше пліоцену—міоцену (20—30 млн років тому). Тільки з початку кайнозою основна роль у створенні біогенних рифів належить герматипним шестипроменевим коралам. Крім того, в цьому процесі беруть активну участь червоні та зелені водорості, форамініфери, молюски, істотну роль у рифоутворенні можуть відігравати гідроїди мілепори (Мощенко, 2006). Біогермовий біогеом як один з елементів біосфери, зі зміною складу форм і видів, то розвиваючись могутніми екосистемами, то згасаючи, існує не менше як 2,5 млрд років.

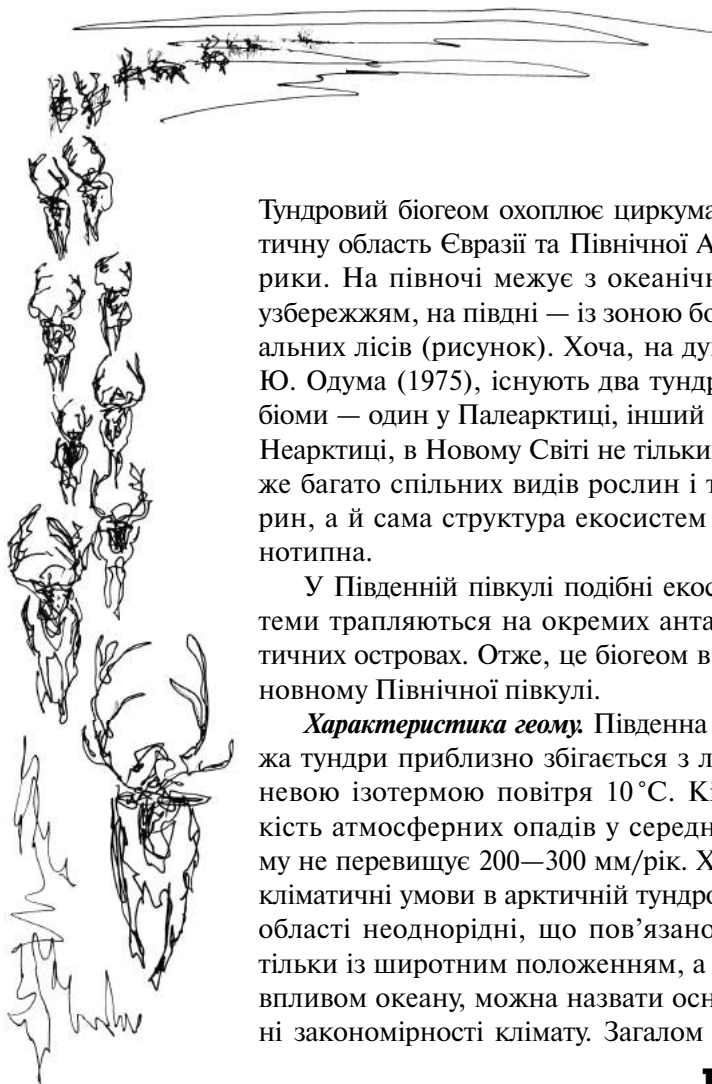
Висновки. Віднесення біогермового біогеому до біотичного типу обумовлене винятковою роллю багатьох організмів, що утворюють цілком своєрідний біотоп — рифові споруди.

Згадані екосистеми різняться одним із найбільших показників продукції у біосфері та надзвичайним біорізноманіттям.

Біотичні відносини в угрупованнях ґрунтуються на численних симбіотичних зв'язках, у тому числі симбіотрофічних.

Біогеом є одним із найдревніших у біосфері.

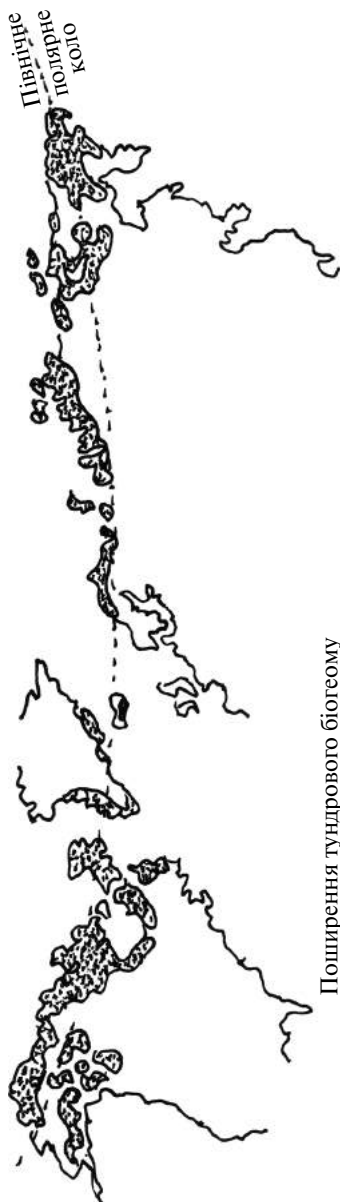
Тундровий біогеом



Тундровий біогеом охоплює циркумарктичну область Євразії та Північної Америки. На півночі межує з океанічним узбережжям, на півдні — із зоною бореальних лісів (рисунок). Хоча, на думку Ю. Одума (1975), існують два тундрові біоми — один у Палеарктиці, інший — у Неарктиці, в Новому Світі не тільки дуже багато спільних видів рослин і тварин, а й сама структура екосистем однотипна.

У Південній півкулі подібні екосистеми трапляються на окремих антарктичних островах. Отже, це біогеом в основному Північної півкулі.

Характеристика геому. Південна межа тундри приблизно збігається з липневою ізотермою повітря 10°C . Кількість атмосферних опадів у середньому не перевищує 200—300 мм/рік. Хоча кліматичні умови в арктичній тундровій області неоднорідні, що пов'язано не тільки із широтним положенням, а й із впливом океану, можна назвати основні закономірності клімату. Загалом для



Поширення тундрового біогеому

кліматичних умов характерні значні коливання температури та кількості опадів.

Температура повітря в зимові місяці завжди дуже низька, а протягом короткого літа може бути доволі високою, хоча й досить нетривалий час. Особливістю умов є річний режим освітленості, у високих широтах на початку літа сонце взагалі не заходить, панує полярний день. Досить велика кількість опадів, невисока температура, мале випаровування призводять до перезволоження ґрунтів. За короткого та в цілому холодного літнього періоду ґрунт, після тривалої й морозної зими відтаює на невелику глибину. Вічна мерзлота є шаром, що підстиляє ґрунт.

Кліматичні умови тундри характеризуються найменшим індексом сухості, оскільки тут найнижчі значення сонячної радіації, яка б могла забезпечувати випаровування.

Тундра з її умовами, близькими до екстремальних, чутлива до різних проявів нестабільності кліма-

тичних умов. Ось що писав про таку мінливість Л.С. Берг (1947): «Приблизно з 1919 по 1938 роки в помірних і високих широтах спостерігалось помітне потепління. Воно особливо різко позначилося в Арктиці, де помітно підвищилася температура поверхневих вод Баренцевого моря, скоротився час льодоставу на річках, відступила на північ межа вічної мерзлоти».

У цей період буквально розтанув острів Василіївський — один із західних острівців Новосибірського архіпелагу, який був утворений в основному з викопної криги. Нині також триває період потепління, яке, як бачимо, може мати свої часові межі.

Ґрунти Арктики характеризуються низкою особливостей. За сильного фізичного вивітрювання, руйнування гірських порід майже повністю відсутнє хімічне вивітрювання. Це споріднює їх із ґрунтами пустель. Однак для арктичних характерні надмір вологи та значне накопичення детриту у вигляді торфу. Це пов'язано з украй повільним розкладанням решток рослин у зв'язку з низькою температурою, сильним зволоженням і відсутністю такого біологічного чинника, як активні сапрофаги. Тундрові ґрунти, як правило, кислі або дуже кислі.

Відомий зоолог Н.А. Бобринський (1967) так описував умови мешкання тварин у тундрі: «Тундрі властиві сильні вітри, неглибокий, украй щільний сніговий покрив, велика хмарність. У ґрунті на вельми незначній глибині лежить пласт, скутий вічною мерзлотою. Цей пласт зумовлює таку характерну в зниженнях тундри заболоченість і велику кількість стоячих водойм — озер, калюж, озерець. Усі вони дуже дрібні. Нарешті, три чверті року тундра вкрита хоча й неглибокою, але суцільною сніговою пеленою, яку вітер здуває з височин. Зимові умови існування в тундрі настільки тяжкі, що все живе прагне на цю пору року покинути її».

Найбільша за площею область тундри — на півночі Євразії, в Сибіру. Безліса зона становить тут близько

3 млн км². У зоні тундри кількість днів із середньодобовою температурою, вищою за нуль — від 50 до 120. Вегетаційний період триває від трьох до чотирьох місяців. Низька температура навесні та на початку літа визначається не тільки невисокою сонячною радіацією, а й витратою тепла на танення снігу та відтавання ґрунту.

Щодо режиму опадів слід зазначити, що на характер зволоженості впливає близькість океану. У вологому океанічному кліматі тундри Кольського півострова сума опадів становить близько 400 мм, тоді як у континентальному Сибіру зазвичай до 200—250 мм. Проте випаровується не більш як 30 % загальної суми опадів, шари вічної мерзлоти заважають просоченню води вглиб. Це і є основною причиною перезволоження ґрунтів.

Потужність шару мерзлоти подекуди перевищує 100 м, але для рослин, ґрунтових тварин важлива глибина літнього відтавання ґрунту. Іноді цей шар досягає всього 10 см.

Вічну мерзлоту, яка підстилає ґрунт у тундрі, найчастіше розглядають як несприятливий чинник середовища. Проте Л.С. Берг убачав у цьому явищі й позитивні моменти. Не пропускаючи воду вглиб, мерзлота сприяє насиченню і навіть пересиченню ґрунту водою, і це за вельми мізерних опадів у зоні тундри. Крім того, він підкреслював, що тала вода, або розчин льоду у воді, сприяє росту рослин. Результати сучасних досліджень підтвердили, що тала вода справді чинить стимулювальну дію завдяки своїй особливій структурі. Слід зазначити, що шар вічної мерзлоти є постійним джерелом талої води у ґрунті, весь літній період, а не тільки навесні, під час танення снігу.

Біотопічно арктична зона доволі різноманітна. Г. Вальтер (1975) виділив 10 найважливіших типів місцепроживання. Їх можна об'єднати в дві групи: місцепроживання, в яких ґрунт добре прогрівається, наприклад, схили, береги озер і річок південної експозиції, де створюються відносно сприятливі умови для рослинності; такі ділянки, як

кам'янисті схили, схили з явищами соліфлюкції (зсуви ґрунту на підкладці з криги), платоподібні вершини, з яких вітром здувається сніг. Тут рослинність розвивається слабо.

Характеристика біому. Основними життєвими формами рослин є гемікриптофіти, в яких бруньки відновлення росту містяться поблизу поверхні землі. Велике значення в житті рослин має термічна мікрозональність, коли температура приземних шарів повітря вища, ніж на висоті 1—2 м. У той час як повітря на цій висоті тільки прогрівається до нуля, ґрунт уже встигає відтанути на кілька десятків сантиметрів (Карандина, 1954). Тому навесні життя починає пробуджуватися саме в тонкому шарі на межі ґрунту й атмосфери. Своєрідним явищем є «снігові вікна», або заглиблення в снігу, перекриті як маленькі теплиці тонким шаром криги, яка не встигає розтанути за короткий весняний день.

Адаптації рослин тундри спрямовані на переживання складних кліматичних умов і максимальне використання короткого вегетаційного періоду. Так, підготовка до можливо раннього цвітіння відбувається у багатьох рослин ще за рік. Квіткові бруньки переживають зимові місяці вже у сформованому стані, щоб відразу після сходження снігу розпустився цвіт. В Арктиці різьче багато вічнозелених рослин, які починають фотосинтез, щойно вийшовши з-під снігу. Характерні так звані неперіодичні види, розвиток яких розтягується на кілька років і припиняється на будь-якій стадії на зимовий період. Їхні квіткові бруньки можуть закладатися за два роки до цвітіння.

Багато арктичних видів рослин мають м'ясисте коріння, яке слугує місцем запасання поживних речовин. Арктичні види, навіть трав'янисті рослини, живуть доволі довго. Вік карликової берези *Betula nana* може досягати 80, а деяких верб (*Salix arctica*) — навіть 200 років (Вальтер, 1975). Максимальний вік карликової берези поблизу північної межі поширення виду на півострові Ямал становив 123

роки. На півдні півострова, вже в лісотундрі, її максимальний вік був 114 років. Подовження максимального віку в напрямку півночі відзначено й для верби *Salix pentandra* (Природная..., 2000).

У флорах тундри та альпійських луків Європи є багато спільних видів. Так, у сибірській тундрі (район о. Вайгач) зі 180 видів квіткових рослин близько 100 спільних з Алтаєм (Берг, 1947). Імовірно, це наслідок зв'язку гірської та північної рослинності в період відступу льодовика, коли перша спускалася на менші висоти, а друга — виросла південніше.

Первинна продукція. Розподіл біомаси різних частин рослин доволі закономірний. Із загальної кількості біомаси близько 5 т/га в арктичній тундрі, де переважають трав'янисті рослини, 3,5 т припадає на кореневу систему і лише 1,5 т — на зелені частини рослин. У південніших районах, у чагарничковій тундрі, біомаса значно більша — 28—30 т/га, але тут також набагато більша частка кореневої системи — 23 т/га, або 82 % загальної (Родин, Базилович, 1965).

Первинна продукція у підзонах тундри становить відповідно 1,0 і 2,4 т/га за вегетаційний сезон. При цьому в трав'янистій тундрі велика частка продукції (70 %) — коренева, а в чагарничковій — коренів і зелених частин рослин майже порівну.

Гетеротрофи. Серед гетеротрофних організмів загалом в екосистемах тундри значну роль відіграють гриби, серед тварин за біомасою превалюють безхребетні, зокрема дощові черв'яки роду *Eisenia*. За чисельністю переважають субмікроскопічні нематоди (до 5 млн екз/м²). Рясні дрібні членистоногі — колемболи, кліщі. Загальна біомаса ґрунтових безхребетних досягає 20 г/м² (Второв, Дроздов, 2001). У численних водоймах розвивається безліч двокрилих — насамперед кровосисних комарів-куліцид, які, вилітаючи, переносять величезні маси органічної речовини і біогенів із водного середовища в наземні екосистеми.

Безхребетні живляться здебільшого детритом, рештками рослин, що розкладаються. Одними з основних споживачів зелених частин рослин є тундрові гризуни — лемінги *Lemmus lemmus*, *Dicrostonyx torquatus*.

Фауна наземних хребетних тундри в цілому доволі багата, хоча для амфібій і рептилій умови малопридатні для мешкання (Природная..., 2000). Так, на півострові Ямал, у підзоні південної тундри, живе тільки один вид хвостатих амфібій — кутозуб сибірський (*Hynobius keyserlingi*), з безхвостих — лише жаба гостроморда (*Rana arvalis*), із рептилій — тільки ящірка живородна (*Lacerta vivipara*). У підзоні типової тундри мешкає 120 видів птахів, у зоні арктичної тундри їх кількість зменшується до 80 видів. Фауна ссавців півночі Західносибірської рівнини налічує понад 30 видів, найбільше видів гризунів — 11.

Гризуни, на відміну від багатьох тварин, активні в тундрі увесь рік. За способом життя до європейських лемінгів близькі північноамериканські лемінгові миші (*Synaptomys borealis*). Із великих копитних у літній період для тундри характерні північний олень і його американський підвид — карібу (*Rangifer tarandus*). У полярних областях Нового Світу зберігся релікт льодовикового періоду — вівцебик (*Ovibus moschatus*).

Адаптації тварин до складних умов тундри загалом доволі одноманітні. Для багатьох звірів і птахів характерна зміна забарвлення на біле в зимовий період. У тундрі практично немає звірів, що впадають у сплячку. Ймовірно, це пов'язано з коротким літом, за період якого складно накопичити необхідну кількість жиру на довгу зиму. Винятком є бабаки та довгохвості ховрахи, які живуть у Східному Сибіру. Проте вони радше гірсько-степові мешканці, що проникають у тундру з півдня по височинах.

Цілий рік активні песці, які хоча й віддають перевагу тваринній їжі, по суті є всеїдними. Поліфагія — корисна стратегія в умовах обмеженості ресурсів. Навіть північні

олени крім лишайників, зелених рослин можуть споживати тваринну їжу, наприклад лемінгів, пташині яйця (Берг, 1947). Песці, як і лемінги, високоплодючі. Такий прояв *r*-стратегії дає змогу відновлювати популяцію після зниження чисельності, проте це може бути причиною різкого зростання чисельності, що неодноразово і спостерігалось.

Характеристика екосистем у цілому. Для екосистем тундри та біогеому загалом характерні умови середовища, часто близькі до екстремальних (низька температура, тривалий зимовий період, неглибокий сніговий покрив, вічна мерзлота, полярна ніч), однак деякі умови вельми сприятливі: цілодобова освітленість під час полярного дня, висока наводненість. Біотичному блоку властиві незначне таксономічне багатство, невеликий набір життєвих форм і життєвих стратегій. Для трофоенергетичних міжвидових стосунків характерні пасовищні вкорочені ланцюги живлення. Відоме специфічне явище періодичних флуктуацій чисельності популяцій. Продуктивність і стійкість до зовнішнього, зокрема антропогенного, впливу невисокі.

Причини безлісся тундри досить очевидні: це низькі температури, особливо взимку, тонкий сніговий покрив, невелика кількість опадів, вічна мерзлота. Для екосистем тундри характерна чітка періодичність їх активного функціонування. Крім того, що в ній живуть місцеві тварини, влітку сюди масово повертаються перелітні птахи, стада оленів, хижаків. Відбувається періодичне перемикання основних енергетичних потоків із пасовищних трофічних ланцюгів на детритні та навпаки. Основний запас біогенів, як і в інших північних екосистемах, міститься в ґрунті (Одум, 1975).

Тварини не впадають у сплячку. Наприклад, лемінги під тонким, але щільним сніговим покривом не тільки харчуються рослинною їжею, а й розмножуються. Запасів на зиму вони не накопичують. Живляться зеленими частинами рослин, паростками, обминають сухий корм. Їхні колонії можуть займати площу 1,0—1,5 га, до 20 % якої припадає на

ходи. Отже, вони істотно впливають на ґрунтовий покрив. Улітку лемінги будують нові нори на височинах, викидаючи до 250 кг ґрунту на кожен гектар місця свого оселення.

Істотну роль у житті екосистем тундри відіграють перелітні водяні птахи. Гуси, одні з найчисленніших і найкрупніших птахів тундри, прилітають двома хвилями. Перша — це статевозрілі особини, які починають гніздування, їх вплив на рослинний покрив невеликий. Проте друга хвиля статевонезрілих особин може дуже сильно вищипувати траву, знищувати квіткові бруньки (Вальтер, 1975).

Порівняння тундри, пустелі та степу. Є певні риси подібності екосистем тундри та степу. Передусім це низькорослий рослинний покрив, невелика складність просторової структури ценозу. В ґрунті великі запаси органічної речовини, що є наслідком незбалансованості продукції та деструкції. В угрупованнях добре виражена часова структура, періодична зміна процесів розмноження у різних організмів, сезонна періодичність.

Сформувався біогеом у післяльодовиковий період, його можна розглядати як один із наймолодших на планеті. Питання походження екосистем тундри вивчав ще Л.С. Берг (1947). Він зазначав, що в біомі тундри є багато елементів альпійських, лісових і степових. Не менш як 30 % видів альпійських квіткових рослин трапляються і в тундрі. До степових тварин можна віднести східносибірського бабака та ховраха. З рослин до степових належать деякі бобові, наприклад астрагал. У викопному стані в межах нинішньої зони тундри в четвертинних відкладах були знайдені сайгак, дикий кінь, викопні лемінги і вівцебик, у четвертинних відкладах на Алясці — верблюду.

Безсумнівно, фауни і флори степової, альпійської і тундрової зон мають багато подібних елементів (Вальтер, 1975). Проте немає підстав вважати, що безлісі ландшафти передували трав'яним, тобто між південними та північними трав'яними біогеомами завжди існував «лісовий

бар'єр». Можливо, як зазначав Л.С. Берг, зв'язок між біогеомами відбувався кількома «коридорами». Так, у Східному Сибіру і частково в Америці не було суцільного зледеніння, з цих районів могли формуватися сучасні регіональні фауни та флори тундри. Фауна Сибіру явно збагачена американськими елементами. Наприклад, риба далія (*Dallia pectoralis*) водиться у водоймах островів Берінгового моря, Аляски та Чукотського півострова. У басейні р. Анадир описана викопна четвертинна ялина, близька до американських видів, а також вимерлі види сосни, близькі види яких ростуть і нині в горах Каліфорнії.

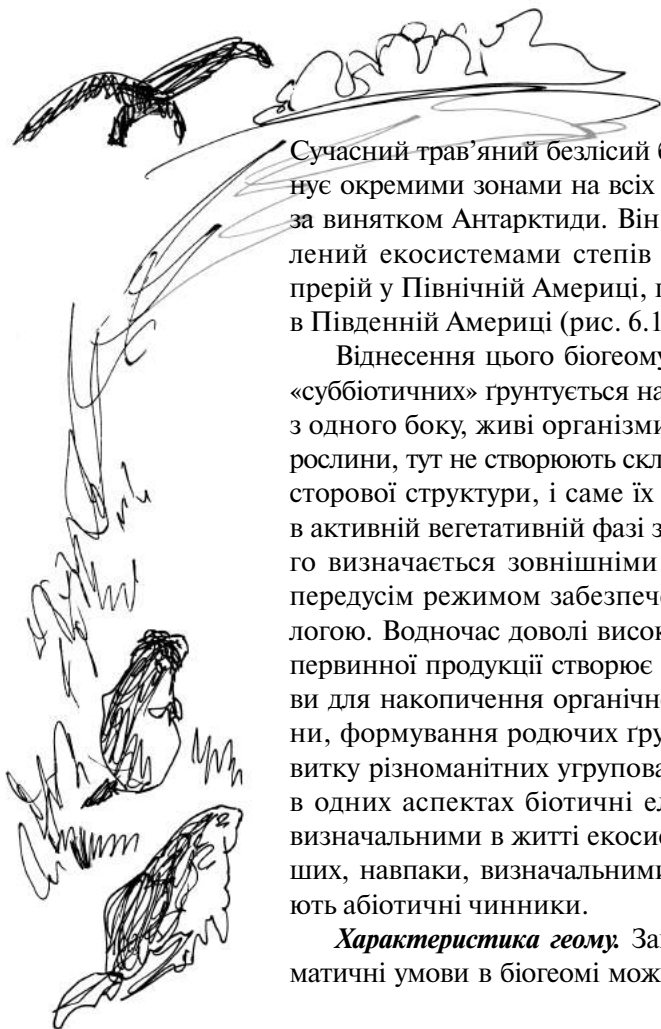
Загалом є підстави вважати, що тундровий біогеом молодий, у ньому відсутні оригінальні види рослин і тварин, це, найімовірніше, біоценози лісового та степового походження, які адаптувалися до специфічних умов тундри вже в четвертинний час. Проте це один із сучасних біогеомів — його екосистеми мають безперечну своєрідність.

Висновки. Тундровий біогеом займає північну приполярну частину двох материків. На характер умов впливає саме це розміщення — близькість океану та режим сонячної радіації.

Серед умов життя є поєднання як доволі несприятливих, так і сприятливих чинників. До перших належать низькі температури, довга полярна ніч, вічна мерзлота у ґрунті. Проте висока зволоженість, постійне сонячне освітлення влітку, наявність талої води впродовж усього вегетаційного періоду сприяють розвитку життя. Біорізноманіття загалом невелике, але збільшується під впливом тимчасових, сезонних мешканців, тобто біоценотична періодичність виражена дуже сильно.

Біогеом почав формуватися після льодовикового періоду, є одним із наймолодших у біосфері.

Трав'яний безлісий біогеом помірної зони (степ, прерія, пампа)



Сучасний трав'яний безлісий біогеом існує окремими зонами на всіх материках за винятком Антарктиди. Він представлений екосистемами степів у Євразії, прерій у Північній Америці, пампою — в Південній Америці (рис. 6.1).

Віднесення цього біогеому до групи «суббіотичних» ґрунтується на тому, що, з одного боку, живі організми, зокрема рослини, тут не створюють складної просторової структури, і саме їх існування в активній вегетативній фазі здебільшого визначається зовнішніми умовами, передусім режимом забезпеченості вологою. Водночас доволі високий рівень первинної продукції створює передумови для накопичення органічної речовини, формування родючих ґрунтів, розвитку різноманітних угруповань. Отже, в одних аспектах біотичні елементи є визначальними в житті екосистем, в інших, навпаки, визначальними виступають абіотичні чинники.

Характеристика геому. Загалом кліматичні умови в біогеомі можна розгля-

дати як періодично посушливі. Так, М.І. Будіко (1977) серед основних типів кліматичного режиму виділив режим «посушливих зон» і зазначив, що в степовій зоні Східної Європи протягом року спостерігаються кілька кліматичних режимів: у зимовий період — арктичний, у весняний — режим лісової зони, в літній — сухий.

Для багатьох районів поширення трав'янистої рослинності степового вигляду (включаючи прерії і пампу) клімадіаграми за багаторічні спостереження майже не відображають посушливого періоду (звичай виражений напівпосушливий або дуже короткий посушливий наприкінці літа). Однак в окремі роки траплялися виражені, порівняно нетривалі посухи влітку, навіть зі значною середньорічною сумою опадів. Періодично ж, раз на 3—5 років, бувають різко посушливі роки, проте середньобагаторічні дані цього не фіксують. У більш континентальних і посушливих регіонах посуха у середині й наприкінці літа виражена і за багаторічними даними.

Для термічного режиму характерні доволі високі температури в літній період. Проте в зоні євразійських степів узимку температура може знижуватися до лютих морозів. У північноамериканській прерії клімат набагато м'якший,





Рис. 6.1. Поширення трав'яного безлісного біогеому помірної зони

а в південноамериканській пампі температура не падає нижче за нуль. У посушливі роки в степових районах України кількість опадів не перевищує 200 мм/рік, у пампі та прерії — понад 200 мм/рік, проте розподіл їх протягом року дуже нерівномірний.

Ґрунти в трав'яному біогеомі різноманітні, однак є певні риси подібності їхньої структури. Поєднання порівняно багатой рослинисті з літньою посухою і зимовою прохолодою або навіть морозами зумовлює накопичення в ґрунтах великої кількості гумусових речовин, потужна товща ґрунту забарвлюється в темний колір. Це чорноземи Євразії і подібні ґрунти інших материків. У найпосушливіших варіантах уже не такий багатий запас гумусу (каштанові та

подібні до них ґрунти), хоча і тут гумусовий шар доволі потужний. Загальна реакція ґрунтів близька до нейтральної або навіть слаболужна. Степові та наближені до них райони на всіх материках мають дуже родючі ґрунти, на яких збирають основний світовий урожай зернових культур. Отже, значна частина всього біогеому нині швидше є сукупністю агроєкосистем, аніж природних.

Ґрунти європейського степу і північноамериканської прерії багато в чому подібні між собою. Корінні породи доволі однорідні, представлені лесовими, осадовими породами, що збагачені вапном. Для формування чорноземів, як зазначав Г. Вальтер (1975), якраз і необхідні дві умови, характерні для геому: напівпосушливий клімат, значний вміст вапна у підґрунті, крім того, біотичний чинник — злакова, досить продуктивна рослинність. Гумусовий горизонт чорноземних ґрунтів темного кольору може сягати глибини майже 2 м. Для оптимальних умов гумусоутворення важливі два біотичні чинники: густа мережа коренів злаків, які пронизують ґрунт і після відмирання стають додатковим детритом; активна діяльність тварин, що населяють ґрунт.

У потужних чорноземах кристалізуються карбонати у вигляді тонких ниток, подібних до міцелію грибів. Їхнє положення у розрізі ґрунту маркує середню глибину просочування атмосферних опадів і проникнення коренів рослин. У потужних чорноземах ця глибина може досягти 1,5 м.

Характеристика біому. Судити про степову рослинність і про екосистеми загалом нині доводиться лише по окремих збережених ділянках степу або по заповідних територіях, бо переважну частину трав'яних екосистем людина перетворила на агроєкосистеми. У степовій зоні Східної Європи виділяють кілька підзон. Зона лучного степу на потужному чорноземі розміщена на північ від межової лінії від Кишинєва через Кременчук, Харків. У весняний період ґрунт тут добре зволожений, тому з під-

вищенням температури швидко розвивається багата рослинність. Можна виділити кілька характерних аспектів, тобто умовно обмежених у часі станів з домінуванням тих чи інших рослин. Квітучі рослини створюють яскравий килим луків, тому й загальний габітус фітоценозу має певне «забарвлення». Характеристику сезонних аспектів лучного степу наведено нижче (Вальтер, 1975).

Період (аспект)	Характеристика
Післязимовий	Сніг зійшов, ґрунт укритий рештками рослин
Передвесняний	Перші фіолетові квіти сону (<i>Pulsatilla patens</i>), початок цвітіння осоки (<i>Corex humillis</i>)
Ранньовесняний	У першій половині травня з'являються великі жовті квіти горицвіту (<i>Adonis vernalis</i>)
Середньовесняний	Степ уже зеленіє, ранні весняні квіти змінюються білими суцвіттями чини (<i>Orobus albus</i>), ліловими квітами півників (<i>Iris aphylla</i>), білими — анемони (<i>Anemone silvestris</i>)
Пізнньовесняний	Найбарвистіша фаза: на зеленому тлі блакитні квіти незабудок (<i>Myosotis silvatica</i>), жовті жовтозілля весняного (<i>Senecio campester</i>), жовтцю (<i>Ranunculus polyanthemus</i>)
Ранньолітній	Степ вилискує фіолетово-блакитними суцвіттями лучної шавлії (<i>Salvia pratensis</i>), між ними — крупні стебла ковили (<i>Stipa</i>)
Розпал літа	На початку липня починають домінувати рожеві суцвіття еспарцету (<i>Onobrychis arenaria</i>), жовтого підмаренника (<i>Galium verum</i>). Степ набуває монотонного забарвлення
Осіній	Через велику сухість рослинність висихає (степ вигоряє)

В угрупованнях степових рослин практично відсутній ярусність, складна просторова структура. Тільки в літній період з'являються відносно високі трав'янисті рослини й умовно можна говорити про надґрунтовий і вищий яру-

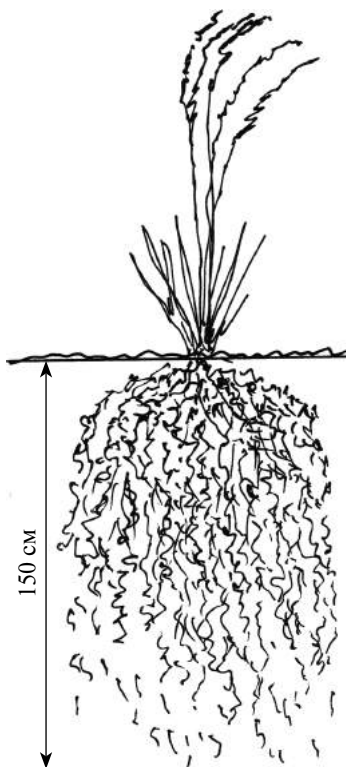


Рис. 6.2. Коренева система ксерофітних рослин

ють могутню кореневу систему, їхні надземні частини в період посухи відмирають (рис. 6.2).

У степовому заповіднику Асканія-Нова, в зоні південного ковилового степу, кількість видів у фітоценозі невелика: близько 10 на 1 м² пробних майданчиків. Густота травостою незначна, загальна висота рослин ледве перевищує півметра, а рослинний покрив незімкнутий.

Північноамериканські прерії займають величезні території — від канадської провінції Альберта на півночі до

си. У часовому аспекті важливо зазначити, що майже половина всього вегетаційного періоду — це серія квітучих рослин, які постійно змінюють одна одну. Степом котяться «квіткові хвилі». Очевидно, період діяльності запилювачів сильно розтягнутий, а кожен вид рослин має певне місце у часовій структурі екосистеми.

Фітоценози зони лучного степу доволі багаті флористично, за кількістю видів переважає різнотрав'я, наприклад, у районі Курська зафіксовано 180 видів різних трав, а злаків — тільки 20 (Вальтер, 1975).

Ковилові степи в їхніх південних межах є начебто переходом в аридну зону. Рослинність тут більш ксерофітна, рослини ма-

Мексиканського нагір'я на півдні. Зі сходу на захід вони простягаються від Огайо до Скелястих гір. Найбільша кількість опадів припадає на літні місяці, всього їх випадає до 700 мм/рік. Основними рослинами є злаки, причому зі сходу на захід високотрав'яна прерія змінюється на низькотрав'яну. На півдні злаківник переходить у субтропічну савану, на півночі межує із зоною бореальних лісів. У прерії, на відміну від степів Східної Європи, привертає увагу різке переважає південніших тропічних родів злаків, що квітнуть пізнім літом. Різноманітність видів рослин у прерії більша, ніж у степу, багато представлени різні бобові.

Біомним аналогом східноєвропейських степів і північноамериканських прерій у Південній півкулі в межах помірної зони на південь від 30° пд.ш. є аргентинська пампа. Вона займає площу близько 0,5 млн км². У кліматичному аспекті зона пампи відрізняється від степової м'якшими температурними умовами, практично відсутністю холодного зимового періоду, випаданням доволі великої кількості опадів — до 1000 мм/рік (Вальтер, 1975).

Адаптації рослин степової зони. Степові рослини — переважно гемікриптофіти, бруньки відновлення яких переживають холодну зиму близько до поверхні ґрунту, тобто це трав'яністі рослини з приблизно три—чотиримісячним періодом вегетації — навесні й на початку літа. Сезон вегетації з доволі сприятливими умовами рослини змушені використовувати з максимальною інтенсивністю. В цьому аспекті степові рослини подібні до рослин тундри. Вони швидко формують листову поверхню, яка не є склерофільною, без опорних тканин і товстої оболонки епідермісу, тобто ці життєві форми рослин використовують стратегію стрімкого росту й розвитку в сприятливий для цього період, а не виробляють адаптації до існування в умовах глибокого дефіциту вологи. Деякі рослини степу для зменшення транспірації скидають листки в період цвітіння.

Однією з важливих ознак морфології рослин посушливих зон, зокрема степових, є могутній розвиток кореневої системи. Так, у північноамериканській прерії, де зволоження ґрунтів досягає великої глибини, значна частина рослин має кореневу систему, що проникає на глибину 2—3, іноді навіть до 6 м (Wiaver, 1938, цит. за: Вальтер, 1975). У сухіших зонах коренева система стає дедалі більш поверхневою. Так, дослідженнями в заповіднику Асканія-Нова встановлено, що основна маса коренів знаходиться на глибині до 20 см. Проте рослини зі стрижневими коренями, в яких може запасатися доволі багато вологи, досягають горизонтів 1,5 м і більше.

У кожному типі угруповань, у кожному біомі існують свої, характерні для них коадаптаційні механізми взаємовідносин між основними групами організмів. У трав'яному біомі еволюція життєвих стратегій рослин була спрямована на відновлення після постійного об'їдання її фітофагами. Ростовим стимулятором трав може виступати слина травоядних тварин (Жерихин, 2003). У степових злаків виробилася адаптація посиленого відрощування пагонів за будь-якої неспецифічної дії, наприклад, у разі штучного косіння. Це привело і до розростання кореневої системи як запасуючого органа, а не тільки ефективного споживача вологи за невеликого зволоження ґрунту. Фітофаги в цьому біомі зазвичай не мають вузької спеціалізації до харчових об'єктів. Оскільки харчова цінність зеленого корму невисока, травоядні споживають його у великих кількостях, унаслідок чого утворюється багато посліду, що зумовило існування широкого спектра копрої сапрофагів, а відтак — істотне збільшення швидкості обігу біогенних речовин.

Гетеротрофи. Серед гетеротрофів у трав'яних екосистемах основну роль відіграють хребетні та безхребетні тварини. Серед них можна виділити кілька основних екологічних груп: дрібні ґрунтові безхребетні, крупні хребет-

ні — землеріючі, безхребетні фіто-, детрито- і копрофаги, крупні хребетні-фітофаги.

Найпомітнішими у трав'яному біомі були крупні копитні, такі як бізони в північноамериканській прерії. «Були», тому що деякі з них вимерли ще до появи людини. Проте діяльність людини повністю знищила цей елемент екосистем степів, прерій, пампи, частково і савани. Оскільки певна частина земель у степовій зоні використовується для випасу худоби, питання про взаємовідносини хребетних-фітофагів з трав'яною рослинністю залишається важливим. Баланс між фітофагами та рослинністю визначався інтенсивністю виїдання і відновлення трав, а також здатністю трав'яного покриву протистояти витоптуванню (толоченню). Як зазначав Г. Вальтер (1975), інтенсивний випас завдає великої шкоди трав'янистій рослинності. Цілковито зникають ковила, багато видів різнотрав'я. Починають домінувати види трав, які худоба не поїдає — молочай, полин. Однак і повністю заповідний режим (відсутність випасу) не забезпечує нормального існування степової екосистеми. Рештки рослин, що накопичуються, вкривають ґрунт й унеможливають проростання молодих рослин. Відбувається деградація екосистеми.

Важливими елементами трав'яних біомів є копро- і некрофаги, оскільки з накопиченням гною різко знижується продуктивність рослин. За наявності високоефективного комплексу копрофагів різко зменшуються втрати азоту. Таке ж екологічне значення мають і різні сапрофаги. Труп тварин швидко споживають різні мертвоїди і сапрофаги — від комах до птахів і ссавців. Ефективно переробляється і мортмаса рослин. Так, у степах Казахстану жуки-кравчики за місяць переробляють до 20 % підстилки. Природне «сіно» споживають і хребетні.

Одним із найдраматичніших епізодів в історії освоєння людиною трав'яного біому було знищення великих копитних — бізонів *Bison bison* у преріях Північної Америки.

Період їх знищення можна поділити на два етапи (Дорст, 1968). На першому (приблизно 1730—1830 рр.) поселенці на Північноамериканському континенті зіткнулися з неймовірною кількістю цих великих тварин (їх чисельність оцінювали в 75 млн голів; більша частина мешкала на рівнинах у преріях і близько 5 млн — у рідколіссях) і фактично вступили з ними в топічну і трофічну конкуренцію. Бізони були джерелом м'яса і шкур, проте їхні стада толочили посіви. У 1830-х роках почався другий етап, що явно або неявно припускав знищення всього поголів'я. Одним із чинників, можливо, була найперша війна, яка велася екологічним способом: бізонів знищували, щоб приректи на голод індіанців племені сіу, які чинили активний опір колонізації своїх земель. За один мисливський сезон 1872—1873 рр. тільки у штаті Канзас було вбито не менш як 200 тис. тварин. Упродовж 1870—1875 рр. кількість знищуваних тварин сягнула близько 2,5 млн голів за рік. Уже до 1885 р. популяція була практично повністю знищена. Екосистеми втратили один із ключових видів, а трав'яний біом став ареною одного з найзначніших екологічних злочинів людини.

Можна стверджувати, що з кінця ХІХ ст. природної частини біогеому — прерії — практично не існує. Глибокі перебудови в Євразійському степу людина почала ще раніше.

Велика кількість підземних органів рослин забезпечує існування в степах і подібних трав'янистих угрупованнях численних риючих гризунів, які живляться переважно цибулинами, бульбами, кореневищами. В різних віддалених регіонах до цієї життєвої форми належать вельми малоспоріднені види з різних родин (сліпунці, сліпці, цокори в Євразії, гофери — в преріях, туко-туко — в пампі).

Серед безхребетних фітофагів (хлорофагів, які харчуються зеленим кормом) — це передусім рясні й різноманітні представники прямокрилих, головним чином з родини акридових (*Acrididae*). Порівняно нещодавно в євро-

пейських степах мандрували стада предків сучасних корів — тури, а також дикі коні тарпани, антилопи, сайгаки. Нині трав'яні гризуни в степах Євразії представлені політками з роду *Microtus* і степовими політками (*Lagurus*), але здебільшого ховраками (*Citellus*) і бабаками (*Marmota*). У преріях гризуни представлені різними видами ховрахів і лучними собачками (*Synomys*), подібними на бабаків. Ховрахи, бабаки, лучні собачки, віскачі утворюють великі поселення зі складною системою нір. У пампі типовий гризун — віскача (*Lagostomus maximus*).

Чітка ритміка активності у зв'язку зі зміною зволоження властива ґрунтово-підстилковим сапрофагам і близьким біологічним групам з нематод, ґрунтових кліщів, колембол. За часткою в загальній зоомасі одне з чільних місць належить личинкам жуків, зокрема різним хрущам і гнойовикам (родина *Scarabaeidae*), дротяникам (личинкам коваликів *Elateridae*), личинкам чорнишів і пилкоїдів (*Tenebrionidae*, *Alleculidae*). Під час посухи всі личинки починають поїдати живе коріння, цибулини та кореневища.

Роль фітофагів у трав'яних біомах надзвичайно важлива. Як з'ясував В.В. Жерихін (2003), споживання продукції надземних частин рослин у трав'яних біомах вище, ніж в інших. Щорічне середнє відчуження первинної продукції фітофагами на суходолі становить близько 10 %, у багатьох лісових угрупованнях — не більш як 2, а в трав'яних може сягати і 60 %. Споживаються не тільки живі частини рослин, а й сухі рештки. Головними первинними консументами є комахи і трав'яні ссавці.

Характеристика екосистем. Фітомаса (разом із підземною) в степах досягає 15 кг/м², хоча в середньому цей показник близький до 5 кг/м². Річна продуктивність високотрав'яних угруповань — 1—2 кг/м², що близько до таких високопродуктивних угруповань, як листяні ліси помірних широт. Із посиленням аридності запаси фітомаси і продуктивність зменшуються.

Трав'янисті біогеоми позбавлені основної ознаки лісових — складної ярусної просторової структури, яку в останніх визначають деревоподібні рослини. Крім того, органічна речовина накопичується не у фітомасі, а в ґрунті. За даними багатьох спостережень, у певних зонах добре виражена тенденція до формування в трав'янистих біомах деревної рослинності, водночас доволі інтенсивно відбуваються процеси знеліснення. Багато екологів і біогеографів замислювалися над питанням: чому степ безлісий? (Вальтер, 1975; Разумовский, 1999; Жирков, 2010).

Основна життєва форма рослин у степовій зоні — це трави, але й деревна рослинність тут цілком може існувати. Проте, на думку Г. Вальтера (1975), звідси не випливає, що ліс може повністю витіснити степову рослинність у цій кліматичній зоні. Він навів такі аргументи. З розрахунку на одиницю площі ліс витрачає більше вологи, тому на фоні меншої кількості опадів, ніж у лісовій зоні, загальне зволоження недостатнє для розвитку постійної лісової рослинності (табл. 6.1). Спостереження за лісонасадженнями в степовій зоні показали, що з віком дерева розвивалися дедалі гірше і гинули в набагато

Таблиця 6.1. Вміст води у ґрунті (мм) під різною рослинністю в розрахунку на 1 га (за: Вальтер, 1975)

Показник	Ліс	Степ	Поле (агроценоз)
Глибина, см			
10	15,5	11,0	13,2
100	12,9	13,8	14,8
200	12,4	15,0	15,3
Загальний запас води у шарі 2 м, мм	456	473	505
Запас доступної для рослин води, мм	98	116	148

молодшому віці, ніж у лісових екосистемах. Вологість ґрунту в 25-річному насадженні вдвічі нижча, ніж в одно-річному, за інших однакових умов.

Є багато різних поглядів щодо формування безлісних екосистем. Відомий український геоботанік Я.П. Дідух (2007) зазначав існування щонайменше семи гіпотез безлісості, які можна об'єднати в дві групи. Перша — безлісий степ як наслідок кліматичних і ґрунтових умов; друга — безлісся є вторинним явищем, наслідком людської діяльності.

Одну з гіпотез (кліматичну) розглянуто вище. Проте Г. Вальтер навів і приклади біотичних взаємодій, які підтримують існування безлісних біомів. Якщо більш-менш густі асоціації дерев не можуть довго існувати в степу, то поодинокі дерева є цілком звичним елементом степового біому. Коренева система в дерев, що ростуть окремо, набагато масивніша, пронизує великий об'єм ґрунту. Проте це явище здатне призвести до формування «саваноподібного ландшафту» — злаківника з деревним рідколіссям. Відсутність таких угруповань Г. Вальтер пояснив тим, що молоді рослини деревних порід неспроможні протистояти жорсткій конкуренції зі злаками. Посилаючись на праці видатного українського ботаніка А.М. Гродзинського, він зазначив, що наявність у ґрунті хімічних біогенних інгібіторів — каолінів — істотним чином регулює всі взаємовідносини рослин. І в степовому біомі це виражено дуже яскраво.

Безлісність прерії та пампи певною мірою спричинена діяльністю людини: якщо у прерії пожежа не ставалася з природних причин (удар блискавки) рослинність випалювали, крім того, на процеси трансформації лісових екосистем значно впливали крупні рослиноїдні тварини.

Ще Ч. Дарвін звернув увагу на значну роль трав'янистих угруповань рослин і підтриманні цієї структури. Спостерігаючи впродовж кількох років за ділянкою вересової пустки, відгородженої від

худоби, він виявив, що почало формуватися угруповання з деревних форм, згодом з'явилися птахи, а через певний проміжок часу сформувалася ділянка лісу.

Екологічна проблема Лісостепу. На території України виділяють три основні зони: Полісся, Лісостеп і Степ. Територіально вони майже однакові за площею. Що ж таке Лісостеп? Просто «суміш» двох зон, що межують з нею з півдня і з півночі, чи своєрідний тип екосистеми? Звернемося до авторитетного джерела — праці відомого українського геоботаніка Я.П. Дідуха (2007).

Як зазначав автор, саме кліматичні умови (дефіцит вологи, періодичні посухи) є головним чинником поширення степової рослинності, а з нею — і цілісних угруповань.

Найважливішою відмінністю лісових екосистем від степових є те, що в перших основний запас енергії сконцентрований у біомасі надземних частин рослин; у степових екосистемах — у біомасі підземних частин рослин і в ґрунті. Швидкість енергетичного обігу в степу втричі вища, ніж у лісових екосистемах. Отже, ліс і степ — це два абсолютно різні екологічні об'єкти, що підтверджують і наші підходи до виділення біогеомів. Проте між лісовими і трав'яними біогеомами не можна провести різкої та чіткої просторової межі. Багато показників змінюються градієнтно, поступово (табл. 6.2).

Слід зазначити, що між степовою і лісостеповою зонами набагато більше природних меж, ніж між лісостеповою і лісовою. Аналіз розподілу ґрунтів також вказує на чітку межу між Лісостепом і Степом. Підзолисті, нечорноземні ґрунти характерні для лісової та лісостепової зон. Проаналізувавши весь спектр характеристик трьох зон, включаючи й ботаніко-географічні, Я.П. Дідух дійшов висновку, що лісостепову зону в межах України слід розглядати у складі помірної широколистої лісової області.

Еволюція трав'яного біогеому. Згідно з палеонтологічними даними, трав'янисті ценотичні системи (комплекси екосистем) формувалися неодноразово, причому завжди за подібними «сценаріями» (Жерихин, 2003; Жирков, 2010). Спочатку з'являлися крупні фітофаги, які сильно уповільнювали сукцесії лісових екосистем, їх роль була найважливішою в районах із невеликим зволоженням. У результаті площі трав'янистих екосистем збільшувалися, що сприяло розвитку різноманітної трав'яної фауни. Водночас адаптації трав'янистих рослин були спрямовані на високу продукцію і ріст, швидке відновлення фітоценозів. Г. Вальтер (1975) описував парадокс південноамериканської пампи, яка за доволі гумідних умов продовжувала залишатися трав'янистим біомом. Не виключено, що, за гіпотезою О. Шмідера, яку згадував Г. Вальтер, трав'янисті

Таблиця 6.2. Основні фізико-географічні показники для природних зон України (за: Дідух, 2007)

Показник	Зона		
	лісова	лісостепова	степова
Річний радіаційний баланс, мДж/м ²	31,2—3,2	3,5—4,0	4,1—5,32
Середня температура липня, °С	17,0—19,5	18,0—22,0	20,0—24,0
Річна сума опадів, мм	600—680	450—600	300—450
Ґрунти та їх склад, %	Дерново-підзолисті (70), сірі лісові, чорноземи, опідзолені ґрунти (20)	Чорноземи типові (47), чорноземи опідзолені (12), підзоли лісові (11)	Чорноземи (90), червоно-коричневі і каштанові ґрунти (10)
Щільність річкової мережі, км/км ²	0,29	0,15—0,24	0,10—0,20
Площа, зайнята лісом, %	30	12	3

екосистеми, в усякому разі деякі з ділянок пампи, є антропогенними, їхнє походження пов'язане з періодичними випалюваннями, які проводили індіанці ще до приходу європейців. Отже, тварини та людина істотно впливають на формування цілих екосистемних комплексів.

Безлісі біоми існували не завжди, хоча завжди складались умови з дефіцитом вологи і коливанням температури. Насамперед слід зазначити, що трав'янисті рослини, сама ця життєва форма еволюційно з'явилася пізніше, ніж деревні форми. Серед голонасінних, древніших за покритонасінні, взагалі немає трав'янистих рослин. Відсутні палеонтологічні дані щодо існування трав'яних екосистем у палеогені, тобто на самому початку третинного періоду (65 млн років тому). У палеоцені й на початку еоцену (50—40 млн років тому) повсюдно домінували лісові ландшафти, хоча В.В. Жерихін (2003) припустив існування трав'яних екосистем ще у верхній крейді на базі якихось вимерлих видів трав, стабілізувати які могли крупні динозаври-фітофаги, передусім цератопсиди.

Більшість пасовищних ссавців, зокрема тих, що вимерли в Новому Світі, має американське походження. Ймовірно, в Євразії трав'яні біоми були поширені до високих широт, інакше складно уявити собі переміщення з Америки через Берингію предків коней і верблюдів по територіях, зайнятих іншими екосистемами.

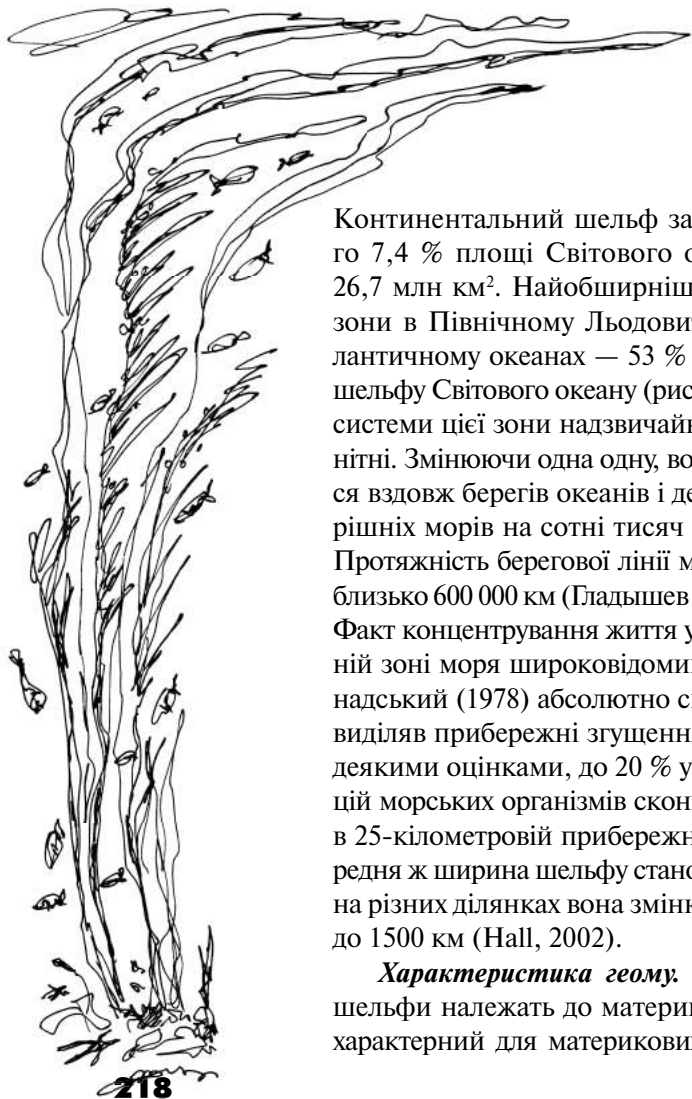
Цікаво, що В.В. Жерихін (2003) дійшов висновку про еволюцію трав'яних біомів із лісових виключно на основі «біотичної» гіпотези, не вдаючись до розгляду кліматичних чинників, тобто поза трансформацією геому. Найімовірніше, тут існував цілий комплекс як біотичних, так і кліматичних чинників.

Висновки. Сучасний трав'янистий біогеом не має суцільного характеру, він існує у вигляді трьох регіональних комплексів екосистем: степових у Євразії, прерії і пампи — в Америці.

Для кліматичних умов цього біогеому характерна доволі висока зволоженість у цілому за рік і велика нерівномірність за порами року, завжди є період з низькими показниками зволоження. В європейській частині біогеому взимку температура буває набагато нижчою за нуль. Сукупність абіотичних і біотичних чинників обумовлює існування потужного гумусового шару в ґрунті, що забезпечує його високу родючість. Це спричинило інтенсивне використання регіонів для землеробства, що істотно зменшило площі природних екосистем біогеому.

Формування трав'янистого біогеому має як кліматичні, так і біотичні причини. Рослиноїдні тварини й людина сприяли його розвитку.

Шельфовий біогеом



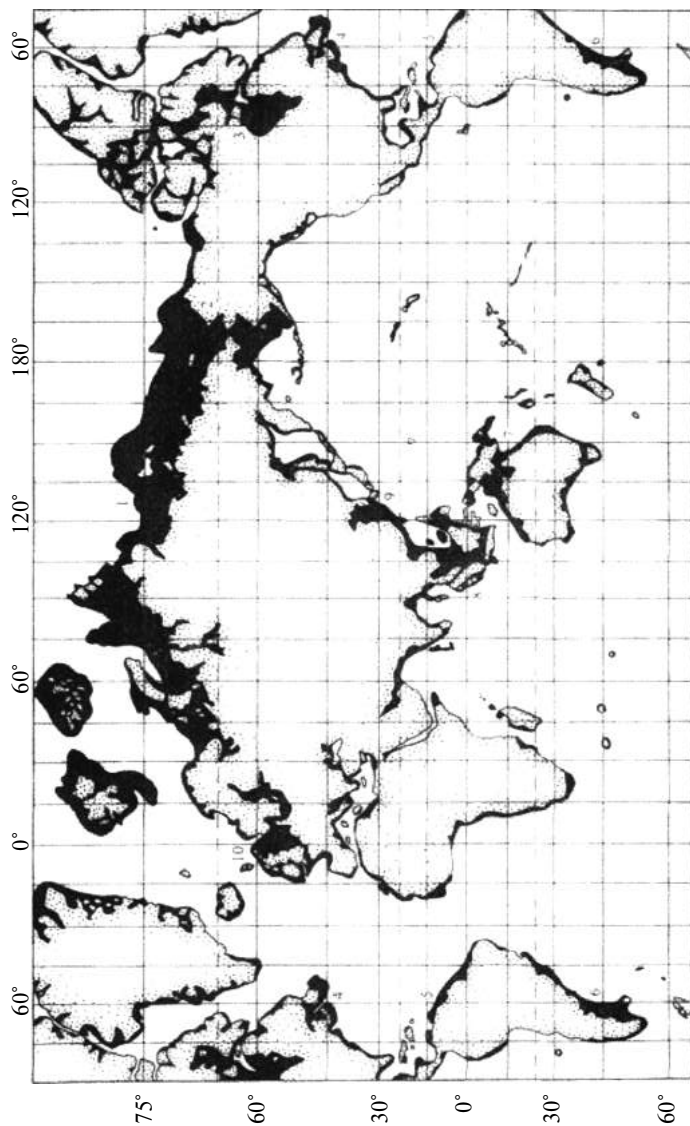
Континентальний шельф займає всього 7,4 % площі Світового океану, або 26,7 млн км². Найобширніші шельфові зони в Північному Льодовитому й Атлантичному океанах — 53 % усієї площі шельфу Світового океану (рисунок). Екосистеми цієї зони надзвичайно різноманітні. Змінюючи одна одну, вони тягнуться вздовж берегів океанів і деяких внутрішніх морів на сотні тисяч кілометрів. Протяжність берегової лінії материків — близько 600 000 км (Гладышев и др., 2009). Факт концентрування життя у прибережній зоні моря широковідомий, В.І. Вернадський (1978) абсолютно справедливо виділяв прибережні згущення життя. За деякими оцінками, до 20 % усіх популяцій морських організмів сконцентровано в 25-кілометровій прибережній зоні, середня ж ширина шельфу становить 78 км, на різних ділянках вона змінюється від 0 до 1500 км (Hall, 2002).

Характеристика геому. Геологічно шельфи належать до материків, у них є характерний для материкових плит гра-

нітний шар, тоді як у структурі океанського дна він відсутній. Цей зв'язок пояснює певну подібність геоморфології прибережних материкових зон і шельфу. Наприклад, з карти Америки видно, як Скелясті гори, а південніше — Кордильєри підступають до самого берега Тихого океану на заході материка, тоді як східний берег низовинний і відносно пологий. Ці відмінності узбережжя відображені і в прибережних зонах океанів.

Скелясті ділянки та глибокі каньйони формують меншу частину всієї межі шельфу і континентів. Близько 75 % площі цієї зони, вільної від криги, займають піщані, піщано-мулисті або піщано-кам'яністі мілини (Brown, McLachlan, 2002). Із суходолу надходить сконцентрований у річках або дифузний поверхневий стік, який приносить різні розчинені та завислі речовини з місць, що знаходяться далеко від берега моря. Отже, на прибережну частину морів і океанів впливає водозбірний басейн річок, а це близько 60 % усієї поверхні суходолу (Hall, 2002).

Своєрідність шельфової зони як середовища життя полягає в значній постійній трансформації гідродинамічних процесів у континентальній зоні океан—берег. Для кожного динамічного процесу в межах шельфу можна виділити дві ділянки: відносно глибоководну, в якій зона контакту океан—берег істотно не впливає на характер процесів, і мілководну, де такий вплив має ключове значення (Мощенко, 2006). Межа різкого погіршення сортування осадів на океанічному шельфі, що є показником зниження гідродинамічного впливу, пролягає на глибині близько 60 м, у внутрішніх морях — 20—25 м. Вона збігається з глибиною в 10—12 висот великих штормових хвиль. Окрім гідродинамічного чинника ключовим є також гідрооптичний: підводна освітленість в океані допускає можливість перебігу процесів фотосинтезу до глибин 150—200 м, що близько до глибини меж шельфу.



Поширення шельфового біогеому

Характер донних ґрунтів пов'язаний не тільки з гідродинамічною дією, а й з широтою, кліматичними умовами (таблиця). Дрібні мулисті фракції відносно менш поширені у високих широтах.

Просторово-біотопічний глибинний розподіл шельфового геому — це його широтна фізико-географічна, вертикальна і циркумконтинентальна зональності. Перший тип визначається основними просторовими градієнтами — вздовж берегової лінії та в напрямках від берега і вглиб.

Стосовно вертикальної зональності, то в мілководних зонах складніші й різноманітніші умови середовища і багатші якісно та кількісно угруповання організмів. Складні гідрологічні умови (хвильовий процес, припливи), опріснювальний вплив і надходження твердих часточок з материковим стоком, дія криги, нестабільність термічного режиму, антропогенний вплив — усе це робить мілководні прибережні зони вельми різноманітними за умовами життя. Переважна частина прибережних мілководь шельфу зазнає дії припливних явищ. Саме рівні максимуму та мінімуму (сизигійні припливи—відпливи) вважають межами літоральної зони (Океанологія..., 1977). Принципи

Співвідношення площ ґрунтів на континентальному шельфі на глибині менш як 65 м (за: Hall, 2002)

Ґрунт	Відносна площа, %	Особливості, пов'язані з широтою
Мул	37	У вологих тропіках зростає до 50 %, у високих широтах знижується до 10 %
Пісок	47	У неекваторіальній тропічній зоні зростає до 60 %
Скелі, каміння, гравій	6	Більш звичні у високих широтах: до 10 % — на широті 30°, до 50 % — на широті 70°
Інший	10	Різні зони

та загальну схему розподілу літоральної зони запропонував французький учений Л. Вайан наприкінці XIX ст.

Шельф на більшій своїй частині є пологою рівниною, що опускається від материка вглиб. Проте на ньому існують зони не тільки підняттяв, островів, а й досить великі заглиблення порівняно з батіальними і навіть абісальними зонами. Для шельфу Антарктиди характерні псевдобатіальні депресії, де порогові глибини сягають 500—600 м, а максимальні глибини западин на шельфі — понад 1000 м. Затоки, що впинаються в суходіл, утворюють так звані крайові басейни. Такими басейнами є лимани безприпливних морів, фіорди, глибокі затоки, губи, лагуни.

Солоність води в екосистемах шельфового біогеому може змінюватись у широких межах, що є одним із найважливіших екологічних чинників.

Величезний вплив на життя мешканців шельфу чинить зона контакту берега та моря. Саме такою масштабною дією пояснюють евтрофування значних прибережних акваторій, наприклад північно-західної частини Чорного моря (Северо-западная..., 2006). Тільки річки Дунай і Дніпро щорічно приносять у цю частину Чорного моря близько 250 км³ вод, збагачених органічними речовинами. Істотну роль у формуванні умов у прибережній зоні відіграє також діяльність людини. Наприклад, у води Одеської затоки і прилеглих акваторій щодоби скидають 1,2—1,3 млн м³ господарсько-побутових стічних вод зі станцій біологічного очищення.

Відомі великі зони шельфу з різким дефіцитом кисню. Поблизу дельти р. Міссісіпі в Мексиканській затоці зареєстровано таку зону площею понад 9000 км². Усього на мапі світу виявлено близько 40 точок гіпоксії на узбережжях океанів і морів, в основному на східному узбережжі США, Японії, атлантичному узбережжі Західної Європи. Критичними також є північно-західна частина Чорного моря та Азовське море.

Неоднорідний розподіл фітопланктону і первинної продукції в поверхневих шарах в узбережній частині океану впливає на умови життя донних організмів. Так, у східній частині Тихого океану під зонами підвищеної продуктивності є зони кисневого мінімуму на глибині 100—1000 м. Вони можуть займати величезні площі дна — від 50° пн. ш. до 40° пд. ш. і від берегів до 120° зх. д. В екваторіальному районі зона дефіциту кисню ($0,1 \text{ см}^3/\text{дм}^3$) охоплює глибини від 50 до 1300 м, на Каліфорнійському схилі зона із вмістом кисню $0,3 \text{ см}^3/\text{дм}^3$ поширюється до глибини 500—1000 м (Smith, Demopoulos, 2003). Утворення цієї зони є наслідком інтенсивних деструкційних процесів на дні через надходження великої кількості органічної речовини. Складається парадоксальна ситуація, коли потужний потік великої кількості органічної речовини міг би стати основою квітучого життя, проте він провокує формування вкрай несприятливих умов для багатьох оксидантних мешканців дна.

Берегові течії західного узбережжя в Південній півкулі зміщують водні маси від берегів ліворуч, у бік океану, що є причиною підняття прибережних вод, або апвелінгу. Цей чинник великою мірою впливає на життя шельфових угруповань у результаті підвищення вмісту біогенів, що підіймаються з глибини.

Велике значення в динаміці водних мас морів і океанів мають припливно-відпливні явища. Припливи — це підвищення рівня води від моменту малої води (найнижчий рівень) до максимальної позначки в даному місці. Припливи та відпливи — складні хвильові рухи вод, обумовлені силами тяжіння Землі, Місяця і Сонця.

Високий рівень припливу буває тільки в протоках, вершинах заток, гирлах річок. У Пенжинській губі Охотського моря приплив досягає 13 м, у затоці Фанді східного узбережжя Північної Америки, між материком і півостровом Нова Шотландія — 18 м (Зернов, 1949).

Характеристика біому. У шельфових екосистемах мешкають одні з найбагатших угруповань океану. Із майже 0,33 млн видів, що живуть в океанах і морях, значна частина морських гідробіонтів сконцентрована саме в прибережній зоні — 80 % (Касьянов, 2002). Дослідження навіть порівняно невеликої ділянки шельфу внутрішнього Чорного моря виявили значне таксономічне багатство, що не набагато менше за біорізноманіття всього Чорного моря, його наведено нижче (Северо-западная..., 2006).

Таксони, таксономічні групи	Кількість видів
Водяні гриби	76
Водорості фітопланктону	663
Водорості макрофітобентосу	278
Інфузорії планктону	180
Мезо- і макрозоопланктон	246
Мейзообентос	255
Макрозообентос	428
Паразити гідробіонтів	207
Риби	137
Китоподібні	3

Життєві цикли неретичних організмів своєрідні і відображають особливості умов у прибережно-шельфовій зоні. Екосистеми цього біогеому в своїй абіотичній частині займають єдиний біотоп — водну масу, донні біотопи та зону контакту з материками. Значна частина біоти тут у життєвих циклах використовує різні біотопи. Донні тварини з пелагічною личинкою дуже поширені, 75 % їхньої чисельності в неретичному планктоні можуть становити саме ці личинкові стадії. Поширені планктонні водорості з донною стадією розвитку у вигляді спор. Багато гідробіонтів мають донні та планктонні стадії, наприклад медузи, планули яких неодмінно осідають на дно для подальшого розвитку. Найщільніше заселена зона літоралі.

Існує така схема вертикальної зональності: супралітораль є зоною тимчасового зволоження хвилями та бризками, найчастіше тут немає постійного самостійного біоценозу. У зоні водної забезпеченості верхнього горизонту літоралі (50—60 %) розвинені самостійні біоценози. Зональність залежить не тільки від припливних явищ, а й від інтенсивності гідродинамічних хвильових процесів і перемішування. Все це визначає характерний для різних ділянок літоралі поясний і плямистий розподіл біотичних угруповань. У верхньому горизонті субліторалі мешкають різні водорості і морські трави, фауна субліторалі різноманітна, її багатство сягає сотень тисяч видів (Океанологія ..., 1977). Основне значення для розподілу організмів і формування характерних біоценозів має не стільки розміщення щодо рівнів мінімуму та максимуму припливів, скільки співвідношення часу перебування організмів під водою і на поверхні (Голиков, Бабков, 1985). На прикладі літоралі Білого моря показано, що в супраліторалі та верхній кам'янистій літоралі різко переважають черевоногі моллюски *Littorina rubis*; на рівні, де організми в середньому проводять під водою стільки ж часу, як і на повітрі, домінують вусоногі раки *Balanus balanoides*. На рівні 60 % «водності» з'являються окремі кущі *Fucus vesiculosus* й особини *Mytilus edulis*. Кількість видів літоральних тварин починає різко зростати саме за 50 % «водності».

Біотична зональність у шельфовому біомі має характер смуг. Може сформуватися кілька таких смуг із чітко визначеним домінантом, хоча основні абіотичні чинники (освітленість, температура, гідродинамічна дія) змінюються доволі поступово (Кусакин, 1977). В екології вже стала класичною модель просторового розподілу двох видів вусоногих раків (Одум, 1975), але вона неспроможна повністю пояснити весь спектр взаємодій, хоча й дає підставу зробити висновок про різну роль абіотичних і біотичних взаємозв'язків у тих чи інших зонах літоралі. Йдеться

про те, що поширення крупнішого виду (*Balanus*) обмежене нижньою частиною припливної зони, оскільки він нездатний виносити тривалого висихання, тоді як дрібні вусоногі (*Chthamalus*) витіснялися з нижніх ділянок у результаті конкуренції з крупнішим видом і тиском хижаків, які активніші в зоні, що нижча за рівень припливу. Фізична стресова дія (обсихання) є головним регулювальним чинником у верхній частині зони, а нижче такими чинниками стають конкуренція і хижаки.

Склад і просторова структура угруповань, хоч як це парадоксально, різноманітніші там, де активні хижаки першого та другого порядків. Експериментальне видалення з угруповання морських зірок призвело до розширення поясу мідій на 1—2 м, при цьому молюски витіснили більш як 25 видів водоростей і безхребетних (Paine, 1974, цит. за: Кусакин, 1977).

Процеси осадонакопичення на шельфі пов'язані з характером течій і рельєфом. Різкі звалювання глибин, виступні елементи рельєфу омиваються сильніше, тут більше зависей у воді і менш інтенсивна седиментація. У заглибленнях, навпаки, швидкість течії сповільнюється, відбувається осадонакопичення. Відповідно до його характеру і розподіляються донні організми з різних трофічних груп. Фільтратори скупчуються на ділянках меншого осадонакопичення, детритофаги-збирачі мешкають здебільшого в зонах концентрування осадів.

Тісний взаємозв'язок процесів продукування органічної речовини в пелагічній частині (образно кажучи, у «верхніх поверхах» шельфової екосистеми) обумовлює розподіл зон із певною трофічною структурою донного населення. Оліготрофна структура формується там, де поверхневі води добре стратифіковані, планктонні угруповання малопродуктивні, інтенсивність осадонакопичення низька. В цьому разі практично весь простір шельфу зайнятий сестонофагами, які живляться з товщі води. Такі оліготрофні

зони існують на шельфі Східнокитайського моря, у Великій Австралійській затоці, що омиваються малопродуктивними водами. Біомаса бентосу тут зазвичай на перевищує 5 г/м^2 . На більшій частині шельфу переважають умови середньої трофності (евтрофні). Біомаса детритофагів, які живляться з товщі ґрунту, може перевищувати 100 г/м^2 .

Біля західних берегів материків, де до шельфу підходять холодні течії, формуються апвелінги, тут значна продукція органічної речовини, високотрофні умови. Висока концентрація органічної речовини на дні та її переробка спричиняють різке зниження вмісту кисню у воді. Біомаса на великій частині таких ділянок коливається від $0,2$ до $2,5 \text{ г/м}^2$, бентос представлений здебільшого нематодами, дрібними поліхетами, які здатні жити не тільки в окиснювальних, а й у відновних умовах. Сестонофаги і детритофаги практично відсутні.

Така типізація трофічної структури (Нейман, Карпинський, 2013) підтверджує єдність пелагічних і донних підсистем у єдиному шельфовому біогеомі.

Солоність у морських екосистемах є одним із найважливіших чинників. Особливо це відчутно в естуарних зонах і закритих морських басейнах, де великий вплив континентального стоку. В Азовському морі виявлено таку приуроченість донних біоценозів до ділянок із різною солоністю: біоценоз дрейсени траплявся тільки за рівня солоності до 1 ‰ , монодакни — від $0,5$ до $4,0$, нереїсу — від 4 до 6 ‰ . Очевидно, що в разі зменшення стоку р. Дон і підвищення солоності розподіл донних і пелагічних біоценозів у морі істотно змінюється (Воробьева, 1999).

Біомаса і продуктивність. Екосистеми шельфового біогеому вирізняються високою продуктивністю, концентрацією живої речовини. У районах Антарктики та на Камчатсько-Курильському шельфі у вузьких прибережних смугах чисельність фітопланктону може перевищувати $100\,000 \text{ кл/дм}^3$, що близько до його чисельності в лагунах

Великого Бар'єрного рифу. Максимальна біомаса фітопланктону в цих районах досягала 20 г/м³.

Переважає більшість екосистем шельфового біому автотрофно-гетеротрофна. Первинну продукцію створюють водорості планктону, а також ті, що оселилися на різних субстратах, і вищі рослини. У складі донних водоростей налічується близько 10 тис. видів, водорості-макрофіти в основному зелені, бурі та червоні. Вищі рослини не такі різноманітні, їх близько 200 видів (Возжинская, 1977).

Гігантські бурі водорості утворюють характерні для помірних широт екосистеми, які називають підводними лісами бурих водоростей, або келпом (Steneck et al., 2002). Основою цих екосистем є невелика кількість видів бурих водоростей: *Laminaria*, *Nereocystis*, *Macrocystis*, *Lessonia*, *Ecklonia*. Незважаючи на таксономічну бідність домінантів екосистеми, келп вирізняється надзвичайно різноманітною структурою і функціональними характеристиками. За розмірами (до багатьох десятків метрів) бурі водорості можна порівняти з великими наземними деревами. Наземні ліси у вертикальному вимірі мають до 30 м, вік — десятки і сотні років, деякі дерева живуть тисячі років. Ліси бурих водоростей у вертикальному вимірі досягають 1—15 м, тривалість життя окремих рослин — 1—3 роки. Тварини, пов'язані з наземною рослинністю в лісах, в основному належать до типів *Chordata*, *Arthropoda*, *Annelida*, а тварини, які мешкають у підводних лісах — більш як до десяти типів: *Chordata*, *Arthropoda*, *Annelida*, *Echinodermata*, *Bryozoa*, *Cnidaria*, *Mollusca*, *Plathyhelminthes*, *Brachiopoda*, *Porifera* (Steneck et al., 2002). Трофічні мережі в угрупованнях келпу базуються на детриті макроводоростей, активно споживаються тільки мікроводорості перифітону та планктону, а також дрібні молоді паростки бурих макроводоростей (Duggins et al., 1989).

Екосистеми донних вищих водяних рослин займають невелику площу — не більш як 0,1—0,2 % океанічного дна,

проте завдяки високій продуктивності посідають значне місце у шельфовому біогеомі (Duarte, 2002). Морські трави небагатого видового складу та незначної екоморфної різноманітності. Більшість із них утворює так звані морські луки на пухких ґрунтах, у яких могутньо розростаються кореневища, проте деякі, такі як *Phyllospadix*, ростуть і на скелястих субстратах. Поширення екосистем морських трав обмежує солоність вод, вони трапляються в естуаріях із солоністю до 5‰, найрясніше розвиваються в повносолоній океанічній воді. Екосистеми морських трав — одні з найпродуктивніших. Їх загальна продукція оцінена в $6 \cdot 10^{14}$ г С/рік (Duarte, 2002).

Неприкріплені водорості на м'яких ґрунтах можуть вегетувати тільки на порівняно великих глибинах, де немає хвилювання. Відоме філофорне поле Зернова в північно-західній частині Чорного моря лежить на глибині 20—60 м. На відміну від водоростей-макрофітів вищі водянні рослини ростуть і навіть можуть пишно розвиватися на пухких ґрунтах.

У бореальній і нотальній областях біомаса водоростей досягає кількох десятків і навіть кількох сотень кілограмів на 1 м^2 за домінування *Macrocystis*. Біля берегів Камчатки, Алеутських островів у широкому поясі бурих водоростей, де панували *Macrocystis pyrifera*, *M. angustipholia*, біомаса сягала 600 кг/м^2 (Возжинская, 1977). У тропічній зоні пишно розвиваються на пухких ґрунтах здебільшого морські трави (*Talassia*, *Posidonia*), де їхні луки можуть простягатися до глибини 100 м, але біомаса морських трав становить усього 3—7 кг/м^2 . Загальний запас підводної рослинності в Тихому океані може досягати 0,8—1,1 млрд т, загальний запас морських донних рослин — 1,5—1,8 млрд т, що дорівнює 1/300 частині всього запасу рослинних організмів в океані (Возжинская, 1997).

Екосистеми в цілому. Контурні екосистеми можна типізувати відповідно до контурних біотопів (Зайцев, 2012). Пса-

моконтур, або піщані пляжі — найпоширеніші біотопи морського узбережжя. Майже три чверті всього морського узбережжя, не вкритого кригою — це і є псамоконтур моря (Drown, McLachlan, 2002), найважливіша система самоочищення контурної зони моря (Зайцев, 2008). Гідродинамічні процеси на межі моря та піщаного пляжу сприяють проходженню крізь піщаний фільтр величезних мас води. Так, 1 км берегової зони затоки Онслоу Бей (Північна Кароліна, США) фільтрує 7,3 млн м³ води за рік. Весь пляж затоки протяжністю 200 км фільтрує 1,5, а вся берегова лінія пляжів Північної Кароліни — 3,7 км³ води за рік (Riedl, 1971).

Чверть берегової лінії, що залишилася, а це близько 150 000 км, зайнята літоконтуром, пелоконтуром і техноконтуром. Особливістю літоконтуру і таких елементів техноконтуру, як гідроспороди, є їхня велика стабільність. На них можуть формуватися і формуються угруповання з високими біомасою і продуктивністю.

Основні градієнти шельфового біогеому. Структура шельфового біогеому тривимірною як у просторовому, так і в біономічному аспектах. Стосовно часової складової шельфового континууму, то в її основі лежить широтна кліматична циклічність. У високих широтах амплітуда коливань чинників середовища вища, ніж у низьких. Зміни умов мають континуальний характер. Найбільшою просторовою складовою у шельфовому континуумі є уздовжбереговий градієнт. Шельфові екосистеми, змінюючи одна одну, тягнуться на тисячі кілометрів уздовж берегів континентів. Спостережувані тут зміни різномасштабні: від мозаїки біотопів і угруповань, пов'язаної зі зміною складу ґрунтів і локальної дії берегового стоку, до широтних і біогеографічних. Існує певна закономірність широтної зміни як видового багатства, так і рясності організмів. У бореальних екосистемах видове багатство на порядок нижче, ніж на мілководдях у тропіках, проте на порядок вища чисельність кожного виду (Sanders, 1969, цит. за: Сафьянов, 1987).

Два інші виміри шельфового континууму взаємопов'язані, оскільки з віддаленням від берега, як правило, поступово збільшується глибина. Літоральна зона має подібні біономічні риси як у припливних, так і безприпливних зонах шельфу. З глибиною і в напрямку від берега до моря умови життя і структура угруповань стають одноманітнішими.

В еволюційному плані шельфовий біогеом посідає особливе місце, оскільки, найімовірніше, життя зародилося на мілководдях палеоокеану. Отже, це найдавніший біогеом. У різні геологічні епохи через дрейф материків він зазнавав істотних просторових змін. Протоконтиненти з'явилися на найбільш ранніх етапах формування планети. В архей ці геологічні структури становили вже близько 10 % площі земної кори (Пономаренко, 2013). Автор згаданої праці підкреслив істотні відмінності між сучасними і докембрійськими умовами (геомом), які пов'язані з тим, що через велику ерозію суходолу, плоский ландшафт межі між морем і материками були розмитими (у прямому розумінні). Невеликі коливання рівня води призводили до значного затоплення суходолу або, навпаки, до його осушення. Отже, для еволюції геому, особливо на ранніх етапах, важливим щодо розвитку життя було формування достатньо стабільних умов. Адже в сучасній зоні верхньої літоралі багатство життя значною мірою обумовлене чіткою періодичністю припливних явищ, іншими гідрологічними чинниками.

Уже в пізньому докембрії у шельфовому біомі існували основні життєві форми. Були розвинені організми планктону, бентосу. Далі саме умови прибережних зон океану стали найсприятливішими для формування найбільшої біорізноманітності в гідросфері. Наявні палеонтологічні дані дають підставу тією чи іншою мірою характеризувати зміни шельфового біогеому. Так, у крейдяному періоді, який розпочався 132 млн років тому і тривав понад 60 млн років, Пангея розпалась на два основні материки — Гондвану та Лавразію, що значно збільшило протяжність меж

суходіл — море. Крім того, рівень океану був на 150—200 м вищим від сучасного, утворились обширні шельфові моря, за термічним режимом близькі до сучасних тропічних (Жирков, 2010). Водночас за високого рівня океану крайка шельфу містилася глибше, а за невеликого градієнта температури за глибиною цілком можливе утворення великих безкисневих зон на шельфі. Це могло бути причиною кількох великих вимирань морської флори та фауни.

У подальшому, вже в палеогеновий період, який розпочався близько 65 млн років тому, у зв'язку зі змінами розміщенні материків і змінами океанічних течій різко збільшився градієнт температур за широтою.

Висновки. Геологічно зона шельфу належить до суходолу, екологічно — це гігантська межа між океаном і материками. З цим граничним місцеположенням екосистем пов'язані основні характеристики як геому, так і біому.

Водна товща є прибережним продовженням верхньої фотичної зони пелагіалі океану, для донних біотопів характерне поступове зменшення глибини, накопичення донних осадів, освітлення.

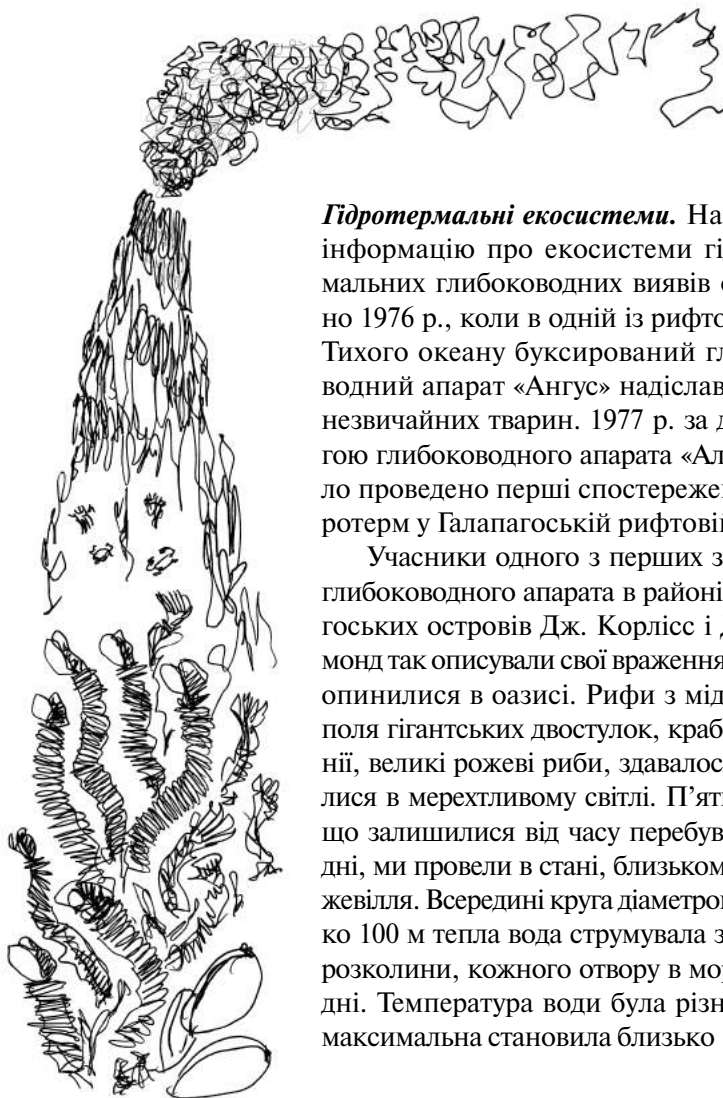
Характеристика біому в загальних рисах збігається з характеристикою, даною В.І. Вернадським: це прибережне згущення життя. Проте через гіперпродукцію на деяких ділянках спостерігаються заморні явища і значне збіднення життя.

Цей біогеом є одним із найдревніших, велика вірогідність того, що життя зародилося саме на шельфі і тут утворились первинні екосистеми.

Шельфовий біогеом не тільки існує тривалий період, він має дуже інтенсивну динаміку змін різноманітних умов.

Щодо антропогенного впливу, то шельфова зона біосфери є однією з найбільш навантажених — видобуток морепродуктів, корисних копалин тощо.

Гідротермально-сиповий біогеом



Гідротермальні екосистеми. Найпершу інформацію про екосистеми гідротермальних глибоководних виявів отримано 1976 р., коли в одній із рифтових зон Тихого океану буксирований глибоководний апарат «Ангус» надіслав знімки незвичайних тварин. 1977 р. за допомогою глибоководного апарата «Алвін» було проведено перші спостереження гідротерм у Галапагоській рифтовій зоні.

Учасники одного з перших занурень глибоководного апарата в районі Галапагоських островів Дж. Корлісс і Дж. Едмонд так описували свої враження: «... Ми опинилися в оазисі. Рифи з мідій і цілі поля гігантських двостулочок, краби, актинії, великі рожеві риби, здавалося, купалися в мерехтливому світлі. П'ять годин, що залишилися від часу перебування на дні, ми провели в стані, близькому до божевілля. В середині круга діаметром близько 100 м тепла вода струмувала з кожної розколини, кожного отвору в морському дні. Температура води була різною, але максимальна становила близько 17 °С».

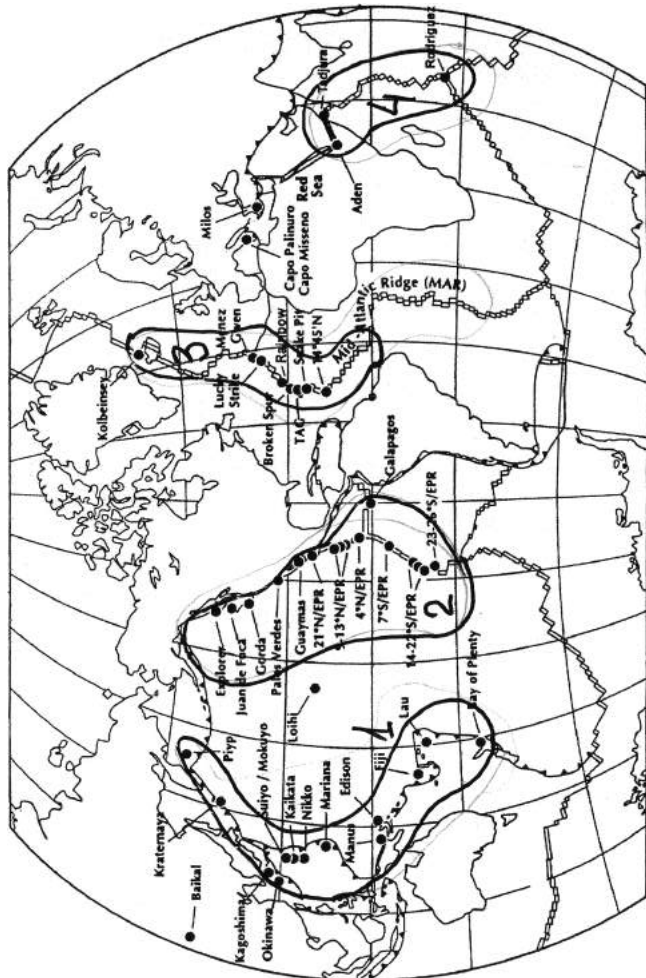


Рис. 8.1. Поширення гідротермально-сипового біогеому (за: Галкин, 2002): 1—4 — області (1 — західно-пацифічна; 2 — східно-пацифічна; 3 — атлантична; 4 — індоокеанічна)

Поширення екосистем біогеому. Загальну площу океанічного дна, де спостерігається гідротермальна активність, оцінено в 120 тис. км² (Москалев, 1990). Нині з різним ступенем вивченості описано близько 40 гідротермальних районів площею від десятків і сотень квадратних метрів до кількох квадратних кілометрів (рис. 8.1). Вони розміщені від майже приповерхневих зон до глибин 3700 м (Миронов, Гебрук, Москалев, 2002). У поширенні гідротермальних джерел існує певна закономірність: вони зосереджені в районах серединно-океанічного та позадугового спредингу. Зона спредингу (від англ. spread — розсовувати) — це ділянки дна Світового океану, в яких розсовуються океанічні плити. Вони знаходяться в рифтових долинах серединно-океанічних хребтів. Є тільки два винятки — підводний вулкан Лоїхи (Гаваї) і вулкан Осьовий (хребет Хуан-де-Фука, північно-східна частина Тихого океану). На карті цього океану привертають увагу кілька дуг островів, наприклад Алеутські, Курильські, Японські. У цій зоні також зафіксовані активні зони тектонічних зсувів ділянок земної кори.

Характеристика геому. Термічний режим тут має особливу специфіку. Насамперед слід зазначити, що в масштабах океанічного дна, де температура завжди доволі низька, зони гідротермалі видаються термічними аномаліями. Проте в зонах височувань сірководню, вуглеводнів температура, як правило, не відрізняється від фонової. Температура флюїду, що виходить з дна, має дві важливі характеристики — високі значення і нестабільність.

Під терміном «флюїд» розуміють складний водний розчин. У чорних курцях він має температуру 275—400, у білих — 100—250 °С. Відзначаються дуже високі градієнти — на відстані десятків сантиметрів температура падає до 20—40 °С. Другою важливою межею термічного режиму гідротерм є різкі і дуже значні часові коливання температури в гідротермальних біотопах. Коливання темпе-

ратури можуть становити близько 10 °С протягом доби і навіть кількох хвилин (Галкин, 2002).

Для гідротермалі характерна точковість виявлень. Оскільки вихід флюїду й осадження сульфідів відбуваються точково, утворюються гігантські труби курців. Проте не весь флюїд викидається через ці труби. Навколо точкового джерела завжди є ціле поле, на якому спостерігаються гарячі височування.

Після виявлення гідротерм на дні океану гостро постає питання: яка ж природа цього флюїду? Нині визнана теоретична схема, яку в загальних рисах підтверджують натурні дослідження. Під величезним тиском океанічної води проникають у мережу каналів під дном і досягають глибин, на яких вода нагрівається до високої температури — понад 400 °С. За високого тиску вона залишається рідкою, проте насичується різними речовинами (сполуками сірки, заліза, інших металів) і стає своєрідною субстанцією, що перебуває у певному проміжному стані між рідким і газоподібним. Це і є флюїд, що вивергається із дна. У разі контакту з придонною морською водою флюїд остигає і вивільнюється від різних сполук. Зокрема, внаслідок випадання сульфїду заліза формуються величезні труби, які названі чорними курцями, крізь їхні жерла виходять потоки флюїду чорного кольору. Висота деяких курців досягає десятків метрів, іноді вони утворюють цілі поля.

Для умов існування в гідротермалі характерна відсутність сонячного світла як джерела енергії. Велика частина гідротермальних екосистем локалізована на глибині понад 1000 м, куди сонячне світло, звісно, не проникає. Отже, жодна фотосинтетична діяльність неможлива. Відсутня, природно, і добова періодичність.

Значна глибина обумовлює високий тиск. Це позначається на швидкості перебігу біохімічних реакцій у бік їхнього сповільнення. Низькі температури також гальмують біохімічні процеси.

До складу флюїду входить велика кількість хімічних сполук, невластивих довколишній придонній воді, зокрема сірководень, сполуки різних металів.

Відомий дослідник гідротермальних екосистем Ж. Лоб'є (1990) зазначав, що біолог, який вивчає підводні термальні оазиси, має звертати увагу не стільки на температуру, скільки на хімічний склад гідротермальних флюїдів, бо саме в ньому криється джерело рясного життя у формі відновлених сполук, зокрема сірководню.

У дифузних височуваннях за відносно низької температури концентрація сульфідів може досягати 300, метану — до 6,1 мМ/кг порівняно з 0,1 мкМ/кг у фоновій воді. У гарячих флюїдах вміст метану зазвичай невисокий — до 120 мкМ/кг. Концентрація сірководню в теплих височуваннях (< 30 °С) досягає 300 мкМ/кг, у гарячих флюїдах — до десятків мікромолів на кілограм. Окрім того, в гарячих флюїдах дуже висока кислотність — рН до 2 (Галкин, 2002).

Тривалість існування та активність гідротермальної ділянки невелика — від 2 до 80 років (Мионов и др., 2002). Попри те що активність на деяких ділянках може періодично відновлюватись, екосистема в будь-якому випадку після припинення виявлень термальної активності має формуватися наново.

Точковість виявлень припускає певну обмеженість у просторі окремих джерел, їх острівний характер. Вони можуть формувати поля джерел, які також віддалені від інших подібних екосистем на великі відстані. Крім просторової ізоляції вони ізолювані геоморфологічно, оскільки гідротермальні райони знаходяться в рифтових долинах, укритих багатосотметровими схилами хребтів. Рифтові долини, що іноді розриваються тангенціальними зрушеннями, стають повністю замкненими.

Субстрат для мешканців гідротерм у першому наближенні можна розділити на твердий і пухкий. Перший представлений масивними рудними відкладами різної форми —

сульфідами заліза та цинку, ангідридами, баритами або, за відсутності сульфідних споруд — базальтовими лавами різної форми (подушки, труби, брекчії різного ступеня ерозії). Другий тип — пухкі ґрунти — трапляються доволі рідко в гідротермальних районах, вони представлені глибоководними мулами, сульфідами, натронітом та іншими металоносними осадами. Особлива форма пухкого субстрату — гідротермальні мінерали дрібнозернистої структури — вохри, ангідрити (Галкин, 2002).

Отже, своєрідність геому щодо інших екосистем гідросфери очевидна — це особливості температурного та гідрохімічного режимів.

Характеристика біому. Угрупування гідротерм тих чи інших районів завжди мають свій особливий вигляд, який визначають кілька характерних груп організмів. Основною специфікою гідротермальних екосистем є не тільки унікальний таксономічний склад і велика кількість організмів, а й специфічна трофічна структура угруповань. Відразу після відкриття феномена гідротермальних екосистем було запропоновано дві гіпотези щодо джерела енергії в них. Згідно з першою, джерела термальних флюїдів створюють конвективні потоки, що формують умови для концентрування органічних речовин фотосинтетичного походження. Друга гіпотеза припускала існування локального джерела енергії. Хоча деяке накопичення органічних речовин фотосинтетичної природи в гідротермальних угрупованнях справді відбувається (це доведено за допомогою ізотопного аналізу), вірогідно встановлено, що основою потоків енергії гідротермальних екосистем є процеси бактерійного хемосинтезу (Van Dover, 2001; Гальченко, 2002; Гебрук и др., 2002).

Прокаріоти-хемотрофи представлені в гідротермальних екосистемах кількома екологічними групами. Неодноразово фіксували явища так званого снігового шторму, коли відбувалися залпові викиди з отворів гідротерм великої кіль-

кості бактерійної органіки у вигляді білястих часточок суспензії. Це спостереження стало основою гіпотези щодо існування «підповерхневих популяцій бактерій», які мешкають під поверхнею океанічного дна в гідротермальній мережі. Проте з урахуванням наявних даних про термостійкість організмів гідротерм існування життя за температури флюїду понад 300 °С видається маловірогідним. А ось інтенсивний розвиток мікроорганізмів планктону в зоні гідротерм — досить добре досліджене явище (Гальченко, 2002). Якщо чисельність метано- і хемолітотрофних бактерій поза впливом гідротерм у воді не перевищує сотень і тисяч на 1 см², то в гідротермальному шлейфі води, плюмі їх чисельність може сягати мільйонів і мільярдів клітин. Оскільки плюми мають високу температуру, водні маси, насичені мінеральними й органічними речовинами, здатні поширюватися на сотні метрів над дном і на кілометри по горизонталі, то очевидно розповсюдження величезної кількості органічної речовини, сконцентрованої у цих викидах. Особливість гідротермальних екосистем полягає у специфічному розподілі як чисельності мікроорганізмів, так і інтенсивності процесів над гідротермами. Збільшення чисельності метанотрофних, тіонових і нітрифікувальних бактерій на два порядки фіксується не в безпосередній близькості від гідротерм, а на відстані 70—100 м над ними (Гальченко, 2002) (рис. 8.2).

Ще один важливий компонент автотрофної ланки гідротермального угруповання — бактерійні мати в бентосі та перифітоні. Рясні, по кілька сантиметрів завтовшки, вони тягнуться на багато десятків квадратних метрів на ґрунтах у зоні гідротерм. Мати утворені здебільшого скупченнями гігантських нитчастих бактерій *Beggiatoa*. Їх жовтий колір часто обумовлений мінеральними включеннями (сірка, сульфіді, барити) — субстратом і продуктами життєдіяльності різних мікроорганізмів. У бактерійних скупченнях на твердих субстратах переважають *Beggiatoa*, *Thiothrix*, *Thiovulum*, *Thiomicrospora*.



Рис. 8.2. Біогеом гідротерм: 1 — поліхети Alvinellidae; 2 — погонофори Vestimentifera; 3 — червоногі моллюски Provanidae; 4 — дво-стулкові Calyptogenas; 5 — фонова фауна (поліхети, голкошкірі)

Симбіотрофія представлена не тільки в організмів відновних біотопів, вона значно поширена і в окисних умовах. Найімовірніше, еволюційний шлях симбіотрофії був таким: живлення скупченнями мікроорганізмів на поверхні субстрату — ектосимбіотрофія — ендосимбіотрофія. У багатьох мешканців гідротермалі живлення змішане. Як було встановлено (Пименов и др., 1992), основним джерелом живлення креветок, що масово трапляються в гідротермалі Серединно-Атлантичного хребта та в Індійському океані, є нитчасті безбарвні сіркобактерії, які оселяються в їхньому ротовому апараті. Водночас вони живляться й обривками бактерійних матів, агрегатами бактерій, що живуть у воді поблизу джерел. Червоногі моллюски *Ifemeria nautiliei* з гідротерм Тихого океану не тільки мають клітинних ендосимбіонтів двох типів — метанотрофні та тіонові хемоавтотрофні бактерії, а й використовують голозойне живлення, відшкрібаючи часточки із субстрату.

Ендосимбіоз багатоклітинних з хемоавтотрофними прокаріотами вперше описаний саме для угруповань гідротерм (Cavanaugh et al., 1981). Облігатна симбіотрофія властива вестіментіферам *Riftia* та іншим погонофорам, молюскам Solemydae. Найхарактерніші для гідротерм асоціації тварин — вестіментіфер, черевоногих молюсків і креветок, які заселяють саме перші метри поблизу гідротермальних проявів, на 80 % і більше складаються з симбіотрофів (Гальченко, 2002). Є підстави вважати, що багато початково м'ясоїдних тварин, наприклад актинії, сифонофори, також живляться суспензією бактерій.

Бактерійні мати у вигляді білої вати часто вкривають поселення вестіментіфер і слугують місцепроживанням дрібних тварин. Важливу роль в угрупованнях гідротерм відіграють несимбіотрофні організми-детритофаги, а саме поліхети (*Alvinellidae*, *Ampharetidae*), напівхордові, деякі голотурії. Вони збирають скупчення бактерій, що вкривають дно. Крім того, в угрупованнях гідротерм є різноманітні м'ясоїдні тварини — десятиногі ракоподібні *Galatheidae*, креветки *Hyppolitidae*, краби *Bythograeidae* та ін. Загалом трофічна структура гідротермальних угруповань за своєю складністю аж ніяк не поступається угрупованням фотичної зони.

Острівний характер геому визначає й певну ізолюваність угруповань. Гідротермальні райони мають відносно малі розміри. Наприклад, площа району Менез-Гвен (Серединно-Атлантичний хребет) — майже 200 м², району Лаки Страйк — близько 150 000 м². Острівний характер екосистем, ізолюваність гідротерм і водночас значне поширення деяких характерних тільки для них угруповань і таксонів — один із парадоксів гідротермального біому. Після відкриття гідротерм описано понад 400 нових, які тільки тут трапляються, видів тварин. Це був справжній зоологічний бум: протягом 25 років описували в середньому один новий вид на місяць! Велика кількість притаманних саме цим еко-

системам видів цілком зрозуміла: умови в гідротермалі вельми специфічні, а ізоляція доволі велика.

Гідротермальне угруповання має швидко формуватися, тут іде швидкий сукцесійний процес, оскільки локальні гідротерми існують відносно короткий період. Це стосується інших елементів біогеому, таких як скупчення органіки на дні у вигляді, наприклад, трупів вусатих китів або кашалотів.

Специфіка просторової структури цих угруповань визначається гідродинамікою потоків водних флюїдів. За збереження концентричного розміщення поселення можуть утворювати різні організми. В районі Східнотихоокеанського підняття в гідротермальному прояві Актинуар поблизу виходу флюїду оселяються поліхети *Alvinella pompejana*, наступне концентричне поле створюють серпуліди. Найбільш віддалену зону населяють молюски-каліптогени та деякі прикріплені кишковопорожнинні (Лобье, 1990).

Вигляд гідротермальних угруповань вельми різноманітний, хоча загалом вони вже в момент відкриття сприймалися як оазиси в пустельному ландшафті океанічного глибоководного дна. Ці угруповання охоплюють різні макроформи тварин, причому багато з них представлені крупними формами завдовжки в десятки сантиметрів і навіть більше як 1 м, що дає підставу вважати деякі екосистеми радше «біотичними», ніж «олігобіотичними». Широко представлені різні екоморфи та життєві форми тварин — седентарні організми, що прикріплюються різними способами, та рухомі форми, адсотрофні, симбіотрофні, фаготрофні тварини.

Багато характеристик гідротермальних екосистем видаються парадоксальними. Гідротермальні екосистеми, що є доволі ефемерними, водночас розглядаються як одні з найдавніших у біосфері (Миронов и др., 2002; Van Dover et al., 2000, 2002). Вся життєдіяльність гідротермальних екосистем залежить від часу існування проявів флюїду в

певному районі, а він обмежений, як показують спостереження та геологічні дані, кількома десятиліттями. Постає запитання: якими механізмами підтримується таке тривале існування біогеому, що складається з короткочасно існуючих екосистем?

Гідротермальні райони, розміщені в батіальних і абісальних зонах, розділені величезними просторами. На Галапагоських островах, розкиданих за кілька десятків миль один від одного, Ч. Дарвін знайшов багато ендемічних для кожного острова видів, що пояснюється їх екологічною ізоляцією. Проте в гідротермах Галапагоського рифту, ізольованих один від одного набагато більше, ніж острови, є багато видів тварин, подібних до таких інших гідротермальних угруповань Тихого океану. Однак «ефемерна природа гідротермальних угруповань і висока швидкість колонізації гідротермальних джерел, які з'явилися нещодавно, побічно свідчать про те, що здібності до розселення та пошуку придатних для життя місць у гідротермальних тварин добре розвинені» (Мионов и др., 2002). У популяціях, які мешкають за сотні кілометрів одна від одної (вестіментіфери *Ridgeia piscesae* на відстані 160 км, креветки *Rimicaris exoculata* — 370 км), істотних генетичних відмінностей не виявлено. Відновні біотопи пов'язані між собою як проміжні пункти в розселенні гідротермальної фауни. Такими проміжними біотопами можуть бути метанові холодні сипи, рештки китів, скупчення органічних речовин різного походження. Деякі гідротермальні види належать до генералістів, оскільки трапляються в усіх цих відновних біотопах. Вестіментіфери *Escarpia spicata*, які мешкають на холодних сипах і рештках китів, а також у гідротермах Каліфорнійської затоки, генетично близькі до *E. laminata* зі Східнофлоридського ескарпу в Мексиканській затоці. Двостулковий молюск *Calyptogena kaikoi* живе на Флоридському ескарпі, Барбадоському сипі, Серединно-Атлантичному хребті, а також поблизу Японії.

Склад і загальний характер угруповань у різних районах мають свою специфіку, але й дещо подібні до інших. У гідротермальному джерелі Кайрей, відкритому японськими дослідниками 2000 р., температура флюїду становить 306—365 °С. Температура флюїду в джерелах на гідротермальному полі Едмонд, відкритому там само 2001 р. — 273—382 °С. Поблизу термальних проявів тут концентруються щільні скупчення креветок *Rimicaris exoculata* (у зоні температури 10—20 °С за фонові, за межами гідротерми — 1—2 °С). Периферійна зона зайнята прикріпленими анемонами *Marianactis* sp. Поза зоною, безпосередньо прилеглою до місця виходу флюїду, креветки також доволі численні, але тут вони не збираються в щільні скупчення. Характерні щільні поселення двостулок *Bathymodiolus* і гастропод *Alviniconcha*. У великих кількостях живуть краби, яскраво забарвлені тубулярії. Тут виявлено одну з особливостей гідротермальної фауни. Склад угруповань гідротермального поля Кайрей відрізняється від їхнього складу на полі Едмонд, яке майже за 160 км. На останньому відсутні вусоногі раки, деякі поліхети, немертини, тубулярії. Проте креветки *Rimicaris*, величезні скупчення яких мешкають у гідротермальних угрупованнях Індійського океану, також живуть і домінують у гідротермах Атлантичного океану. Близько третини складу фауни поля Кайрей належить до тих самих родів, що й фауна гідротерм Пацифіки (Van Dover et al., 2001). Водночас тут немає типових для тихоокеанських гідротермальних угруповань альвінелідних поліхет, вестіментіфер.

Біогеографія гідротермальних екосистем досліджена ще дуже мало. Зазвичай виділяють кілька біогеографічних провінцій у розподілі ареалів гідротермальних тварин: Східнотихоокеанську, Західнотихоокеанську, Північно-тихоокеанську, провінцію Серединно-Атлантичного хребта, Індюокеанську (Van Dover et al., 2002).

Біогеографічні провінції гідротермальної фауни (за: Van Dover et al., 2002) перелічено нижче.

Провінція	Домінуючі групи і таксони
Серединно-Атлантичний хребет	Бентопелагічні креветки <i>Rimicaris</i> і різні донні форми
Західнопацифічна	Гастроподи <i>Provanidae</i>
Північнопацифічна	<i>Alvinellidae</i> , вестиментіфери <i>Ridgeidae</i>
Східнопацифічна	Поліхети <i>Alvinellidae</i> , вестиментіфери <i>Tevniidae</i> , <i>Riftiidae</i>
Індокоеанська	Креветки <i>Rimicaris</i> і гастроподи

Екосистеми в цілому. Л. Лоб'є (1990) назвав угруповання гідротермальних проявів «майже довершеними угрупованнями». Взагалі будь-яке угруповання «досконале», оскільки адаптоване до певних умов, і «майже ...» тому, що існує невічно, як правило, на зміну йому приходять інші угруповання, ще «досконаліші», в дещо або істотно нових умовах. Ще один парадокс глибоководної гідротермальної фауни полягає в тому, що походить вона, найімовірніше, з мілководних районів, причому специфічні облігатні форми гідротерм приурочені саме до великих глибин. Понад 80 % видів тварин, виявлених у гідротермалі, трапляються тільки в цих умовах (Галкин, 2002). Гідротермальні джерела віддалені від мілководних зон на відстані до 2—3 км за глибиною, межі власне облігатної фауни проходять по ізобаті 400 м. До зазначеної глибини гідротермальна та сипова фауна практично не містить специфічних видів. Причини такого обмеження поки невідомі. Специфічність складу того чи іншого угруповання або групи угруповань може визначатися двома комплексами чинників: по-перше, історичним часом існування біотопів, незмінністю умов, що підтримують існування архаїчних видів і форм; по-друге, умовами, сприятливими для відносно швидкого видо- і формоутворення.

Узагальнивши наявні відомості про гідротермальні екосистеми, можна виділити їхні головні риси. Це дуже стародавні, але й ефемерні екосистеми, повністю залежні від функціонування гідротермальної активності. Вони мають острівний характер, локалізовані в зонах спредингу, субдукції континентальних плит. Через екологічну та просторову ізоляцію, древність походження, специфічність умов гідротермальній фауні властива виражена «екологічна ендемічність», приуроченість саме до цих екосистем. Угруповання гідротермальних екосистем мають високу просторову складність та певну впорядкованість щодо джерел виявлень і складну трофічну структуру. Основою потоків енергії є хемосинтез, взаємовідносини між хемосинтетиками-прокаріотами і тваринами будуються за складною системою, що передбачає ендо-, ектосимбіотрофію і голозойне живлення. Частка гідротермальних екосистем у загальному енергетичному бюджеті Океану та біосфери в цілому невелика.

Інші екосистеми відновних умов. Нині в гідросфері загалом переважають окисні умови, тобто у воді міститься кисень, тому істотно домінують оксифільні організми. Сірководнева зона Чорного моря, деякі ділянки глибоких норвезьких фіордів зі слабким водообміном, глибинні зони деяких озер, зони виходу гідротермальних флюїдів — усі ці біотопи в сучасній біосфері вельми незначні. 1984 р. дослідженнями поблизу Флоридського ескарпу (крутого континентального обриву) на глибині понад 3000 м виявлено підвищений вміст сірководню та аміаку в придонних шарах води. Вражало те, що в цих місцепроживаннях знайдено скупчення організмів, яких раніше вважали специфічними для гідротерм (вестіментіфери, крупні мітиліди, візікоміїди). Це означало, що основним чинником у відновних біотопах є саме наявність речовин, необхідних для хемосинтетиків. Біля берегів Орегону на глибині 3400—2400 м також було виявлено специфічну фауну. Тут височувались метан і велика кількість аміаку. В зонах моря,

схильних до гіпоксії, таксономічне багатство і кількість донних тварин знижуються. Наприклад, це спостерігається в північно-західній частині Чорного моря. Як відомо, понад 80 % вод цього моря позбавлені кисню і насичені сірководнем, тобто в них відбуваються відновні процеси (Воробьева, 1999). Сірководнева зона поширюється від дна до глибини близько 200 м. Райони з глибиною менш як 200 м, тобто в кисневмісній зоні, становлять близько 27 % площі моря (Воробьева, 1999). Якщо у верхній літоралі (0—20 м), за даними цього ж автора, мешкає близько 500 видів мейобентосу, то у верхній частині анаеробної зони (200—600 м) — усього 14. При цьому в донних осадах перехідної зони Чорного моря таксономічне багатство бентосу доволі високе, тут виявлено *Foramenifera*, *Coelenterata*, *Nematoda*, *Turbellaria*, *Oligochaeta*, *Polychaeta* та інші — всього 13 груп безхребетних. Домінують вільноживучі нематоди (Сергеева, 2004). З глибиною зменшується і товщина заселеного шару осадів. Якщо на глибині близько 80 м нематоди і гарпактикоїди мешкають у шарі до 3 см, то на глибині 230 м нематоди чисельністю 500 екз/м² виявлені тільки у верхньому шарі ґрунту.

В океанічній абісалі й ультраабісалі є окремі ділянки з високою біомасою організмів бентосу — кілька десятків кілограмів на 1 м². Якщо в 1970-ті роки явище згущування життя в цих зонах пояснювали значною акумуляцією на дні жолобів органічної речовини, то пізніше, коли дослідили гідротерми та холодні височування, стало очевидним, що таку значну продукцію можуть забезпечувати тільки процеси хемосинтезу. Відновні умови не є особливістю тільки глибоководних зон. Поблизу Перуанського та Чилійського узбереж на глибині 50—280 м знайдено товсті мати сіркобактерій *Thioploca*. Вони вкривають близько 40 000 км² дна. Для цих умов характерна практично повна відсутність кисню і високий вміст біогенів у водах апвелінгу, накопичення великої кількості органічної речовини в донних відкладах.

Метанові сипи. Хоча дані про інтенсивне газовиділення з донних відкладів узбережжя Чорного моря отримані ще в 1970-х роках, масштабне явище виділень метану з дна виявлене наприкінці 1980-х років. Використання чутливої ехолокації дало змогу розпочати різноманітні дослідження в зоні метанових сипів (Егоров и др., 2011). Кількість бульбашкових струменів метану може становити 20 на 1 м² дна. Метанові мішури досягають поверхні тільки з глибини не більш як 250 м, а з великих глибин — розчиняються у воді і не виходять в атмосферу. Потік метану з однозначно ідентифікованих 3297 ділянок газовиділень у Чорному морі оцінено в $25 \cdot 10^6$ м³/рік, з яких 2 % досягає поверхні і робить свій внесок у парниковий ефект. Струменеві виділення сипів Чорного моря містять переважно метан (від 6,1 до 99,9 %), азот (до 20 %), вуглекислий газ (до 10 %), водень (до 2,5 %), гомологи метану (до 4,7 %), сліди сірководню.

Однією з особливостей геому сипових районів є значна концентрація сполук ртуті у воді та донних відкладах. У придонних шарах води вміст загальної ртуті в 5—6 разів перевищує її концентрацію на поверхні й за фонових умов досягає 50 мг/дм³ і більше.

Практично в усьому діапазоні глибин сірководневої зони Чорного моря знайдено карбонатні утворення біогенної природи. Як було встановлено ізотопним методом, вони пов'язані з газовим розвантаженням. Формування карбонатних споруд на дні в зоні метанових сипів обумовлене бактерійним окисненням метану, який височується з донних відкладів (Егоров и др., 2011). Карбонатні споруди утворюють цілі поля, наприклад поле, назване «Ліс тролів», на глибині понад 700 м у районі палеоруслу Дніпра. У деяких місцях споруди зростаються у своєрідні рифи. З'ясовано, що зі збільшенням глибини карбонатні споруди старші, ніж відносно мілководні. Так, споруди з глибин понад 1700 м мали вік 15—17 тис. років, а з глибини 230 м — 3—5 тис. років (Егоров и др., 2011). Вік споруд

відповідає часу, коли в Чорному морі сформувалися стійкі анаеробні умови.

Біогеохімічна діяльність у сиповому біогеомі в Чорному морі значна. Є дані, що для створення 1 м³ таких карбонатних споруд метаноокиснювальні мікроорганізми використовують до 785 м³, або понад 0,5 т, метану. Більш як половина метану, що виходить з морського дна, трансформується в мікробну біомасу й органічні екзометаболіти.

Градiєнти і континуум гідротермально-сипового біогеому. У відновних біотопах існують значні градієнти умов. У гідротермах чітко виражена радіальна симетрія в розподілі різних груп організмів навколо власне гідротермального виявлення. Далі від термальних джерел екосистема стає дедалі більш оксибіонтною, аж до переходу її у фонову абісальну. Це основний просторовий континуум в екосистемах цього біогеому. В сипових екосистемах через просторову розмитість височувань нечіткі й градієнти. Просторово зони переходів можуть бути дуже вузькі. У ціанобактеріальних матах зона оксигенного фотосинтезу в межах кількох міліметрів змінюється зоною відновлення сульфатів (Заварзін, 2003). Це забезпечує існування градієнтних організмів, які, з одного боку, створюють умови для симбіотрофії з хемосинтетиками і здатні використовувати їх первинну продукцію, з іншого — користуються всіма перевагами кисневого метаболізму. За відсутності градієнтів у відновних умовах, наприклад у глибоководних зонах Чорного моря, різноманітність і багатство життя дуже незначні.

Еволюція біогеому. Гідротермальну активність на планеті вважають найдавнішим, ранньоархейським явищем. Можливо, в гідротермалі зароджувалися найраніші та найпримітивніші форми організмів-прокаріотів — термофільних та інших хемолітоавтотрофних архебактерій.

Найдавніші знахідки решток викопних тварин, яких можна вважати близькими до сучасних гідротермальних видів, датуються силуром (440—405 млн років тому) (Кова-

лев, 2002), проте в сучасній фауні гідротерм «живих викопних організмів» зовсім небагато. На підставі даних так званого молекулярного годинника показано, що еволюційний вік сучасних таксонів гідротермальної фауни відносно короткий: близько 100 млн років для вестіментіфер, 50 млн років — для везикомієдних молюсків, 22 млн років — для батіמודіолусів, 20 млн років — для брезилієдних креветок (Van Dover et al., 2002). Хоча древні угруповання гідротерм склалися з інших, малоподібних до сучасних видів, вони, ймовірно, мали доволі близьку біоценотичну структуру. У танатоценозі («угрупованні» викопних організмів), у відкладах на Південному Уралі, Кіпрі, в Омані знайдені поліхети, вестіментіфери, двостулкові молюски, гастроподимоноплакофори, плечоногі. Логічно припустити існування певної спадкоємності в еволюційному часі і крупніших таксонів. Свідченням значної древності гідротермального біому, а тим паче самих гідротерм, є те, що в його екосистемах істотно місце відведене одним із найдавніших прокариотних організмів домену *Archaea*. Цілком вірогідне припущення щодо існування прокариотних екосистем гідротерм на основі *Archaea* і *Bacteria* задовго до появи багатоклітинних. Можливо, знайдені викопні представники фауни угруповань, що мешкають у відновних умовах, були пов'язані не тільки зі стародавнім океаном, а й з епіконтинентальними морями, значно поширеними в палеозої (Пономаренко, 2007). У них існували як окисні, так і відновні умови.

Як зазначалося вище, специфічні для гідротерм види здебільшого доволі молоді. Слід припустити, що умови гідротерм сприяють широкій радіації форм і видоутворенню. Життя в океані, мабуть, завжди було багатшим у мілководних прибережних зонах. Це означає, що відбувалася тривала колонізація глибинних, зокрема гідротермальних біотопів. Поширення, інвазії організмів в інші біотопи, звісно, пов'язані з подоланням низки бар'єрів. Перший бар'єр — географічний, бар'єр відстані. Від узбереж стародавніх міл-

ководих палеогідротерм потрібно було подолати тисячі метрів по вертикалі, сотні й тисячі кілометрів — по горизонталі. Необхідно враховувати, що не тільки контури материків, а й рельєф дна, ймовірно, був іншим у давні епохи. Навряд чи можна точно встановити місцезнаходження рифтових зон на океанічному дні в палеозої. Залишки силурійської гідротермальної фауни знайдені в центрі Євразійського континенту (Ковалев, 2002). Другий бар'єр — біотопічний. Якщо початковими біотопами для гідротермальної інвазійної фауни були теплі і трофні, достатньо насичені киснем мілководдя, то біотопи-реципієнти виглядали зовсім інакше — з малим вмістом кисню, низькою температурою, абсолютно іншим характером їжі. Встановлено (Гебрук и др., 2002), що гідротермальні умови загалом агресивніші за умови в інших відновних біотопах, а тим паче в окисних. Якщо вслід за О.П. Кузнецовим (1989) визнати, що місцепроживаннями, з яких відбувалося заселення абісали океану, були високоширотні мілководдя, то основною еколого-фізіологічною проблемою стало пристосування до поєднання високого тиску та низької температури. Власне гідротермаль, найімовірніше, заселялася вже абісальною фауною, яка, мабуть, була адаптована до відновних або слабоокисних умов (Ковалев, 2002).

Висновки. Екосистеми відновних умов є дуже своєрідними, мають багато парадоксальних екологічних характеристик і рис.

Для геому характерні дві важливі складові: різкі градієнти між відновними й окисними умовами та підвищена температура.

Біому властиві специфічність фауни, симбіотрофні адаптації як ендосимбіонтні, так і ектосимбіонтні. Екосистеми мають острівний характер і можуть бути відділені одна від одної значними дистанціями, однак при цьому склад угруповань може бути доволі подібним.

Щодо еволюції біогеому, то тут наявні риси як древності, так і доволі «молодих» типів екосистем.

Реобіогеом



Дуже важлива частина глобального циклу води пов'язана із суходолом. Це такі його ланки, як ґрунтові, річкові та озерні води. Порівнянням водних об'єктів суходолу й океану виявлено як корінні відмінності, так і певну подібність, оскільки вони є елементами єдиної гідросфери Землі.

Відомий польський гідробіолог З. Каяк (Каяк, 1998) навів порівняння цих елементів сучасної, населеної живими істотами гідросфери, яке подано в табл. 9.1.

Текучі води поверхневого стоку становлять незначну частку гідросфери. За різними даними, від 0,004 % (Львович, 1974) до 0,006 % (Malmquist, Rundle, 2002) об'єму всіх світових прісних вод акумульовано в струмках, річках та інших водотоках, проте їхню роль у біосфері й діяльності людини складно переоцінити.

Характеристика геому. Основною ознакою логічних екосистем є високий водообмін, що визначається поступальним, спрямованим переміщенням водних мас.

Текучі води утворюють різноманітні водотоки: струмки, потоки, річки. У них формуються так звані лотичні умови (від лат. lotio — обмивання). У водоймах, де немає спрямованих постійних стічних течій, наприклад в озерах, ставках, формуються лентичні умови (від лат. lenteo — поволі рухатися).

Таблиця 9. 1. Порівняння елементів сучасної гідросфери (за: Каяк, 1998)

Характеристика	Океан	Водні об'єкти суходолу
Поверхня	2/3 поверхні Землі	5 % поверхні Землі
Вік	Близький до віку земної кори	В основному третинні і четвертинні, але є й мезозойські
Стабільність площі та рівня вод	Рівень і площа стабільні	Параметри мають островний характер, площа мінлива, коливання рівня значні
Стабільність умов середовища для гідробіонтів	Умови стабільні на великих просторах	Умови мінливі, залежать від зовнішніх чинників
Час водообміну	Понад 3000 років	Від 10 діб у річках до 300 років у підземних водах і 1000 років у солоних озерах
Вплив на суходіл	Величезний в аспекті регулювання клімату, в тому числі й водного режиму суходолу	Незначний, локальний
Вплив суходолу	На відкритий океан — незначний, на прибережні води може бути істотним	Значний в аспекті надходження неорганічних та органічних речовин, формування стоку
Основні солі	NaCl, MgCl ₂ , MgSO ₄	Ca(HCO ₃) ₂

Гідродинамічні характеристики — одні з найважливіших у геомії водотоків. Спрямоване переміщення водних мас під дією сили тяжіння визначає стічні течії. Їх швидкість залежить від кута нахилу місцевості й русла потоку, а також від його морфології.

Швидкість течії сповільнюється, як правило, від витоків до гирла річки. У масштабах усього річкового потоку водні маси мають поступальний плин, проте в річці є безліч локальних циркуляцій, протитечій і практично застійних ділянок. Загалом рух мікрочасточок води дуже різний. У потоці є два основні типи руху: ламінарний і турбулентний. За ламінарного руху в кожній точці потоку швидкість і напрямок руху часточок стабільні, за турбулентного — змінюються як швидкість, так і напрямок руху часточок у кожній точці потоку. Спостерігається пульсація швидкості і тиску, що створює умови для перемішування води на 1—3 порядки інтенсивнішого в турбулентному потоці порівняно з ламінарним. Опір турбулентному потоку пропорційний не в першому степені, як опір ламінарному, а у квадраті (Караушев, 1969), тому в турбулентному потоці на переміщення води витрачається набагато більше енергії. Кількісні характеристики сил в'язкості і сил інерції як у разі обтікання водою русла, так і під час руху у воді твердого тіла визначаються числом Рейнольдса (Re):

$$Re = (vL\rho)/\mu,$$

де v — середня швидкість; L — характерний розмір; ρ — густина рідини; μ — в'язкість рідини.

Під характерним розміром розуміють відношення площі перетину потоку до змочуваного периметра (гідравлічний радіус). Для річкових потоків, де ширина значно більша від глибини, за гідравлічний радіус беруть глибину потоку (Караушев, 1969). Критичні рівні числа Рейнольдса, тобто значення, за яких ламінарна течія переходить у турбулентну, встановлені емпірично, тому, за даними різних ав-

торів, порогові величини дещо різняться: за $Re = 1200 \dots 5000$ пульсація стає неперіодичною, потік перетворюється на турбулентний (Караушев, 1969; Алеев, 1986).

Критерієм, за яким потік можна віднести до спокійного чи бурхливого, є число Фруда (Fr) — співвідношення швидкості потоку та сили тяжіння:

$$Fr = v^2/gH,$$

де v — швидкість потоку; g — прискорення вільного падіння; H — глибина.

За $Fr < 1$ режим потоку спокійний, за $Fr > 1$ — бурхливий. В.А. Знаменський (1981) виділив три пороги числа Фруда і три типи водних об'єктів: водойми — $Fr < 0,01$, водотоки — $Fr > 0,01 < 1$, швидкотоки — $Fr > 1$.

Розміри водотоків дуже різноманітні, протяжність малих струмків може становити кілька метрів, а великих річок — тисячі кілометрів (табл. 9.2). Великі річки, такі як Амазонка і Ніл, є визначальними для Лику Землі на цілих континентах. На їх водозборах відбувається взаємодія між гідросферою і суходолом, вони зв'язують континентальну частину гідросфери з океаном.

Для проточних вод важлива витрата води, тобто об'єм води, що проходить через перетин потоку за одиницю часу. Він може досягати $212\,000 \text{ м}^3/\text{с}$ (Амазонка). Тільки у 16 з 50 найбільших річок світу витрата води перевищує $1\,000 \text{ м}^3/\text{с}$. Середня довжина найбільших річок із витратою $1\,000 \text{ м}^3/\text{с}$ і більше становить $2\,430 \text{ км}$ (у Північній Америці — $2\,678 \text{ км}$, у Південній — $3\,056$, в Азії — $3\,010$, в Африці — $4\,136$, в Європі — $1\,682 \text{ км}$).

Режим водності, періодичність стоку. Водотоки різноманітні не тільки за розмірами, а й за режимом водності, оскільки їхні розміри періодично змінюються. Найбільшою мірою це виявляється під час повені. Так, стік р. Амур відносно зимової витрати води в період паводка зростає в 200 разів — до $40\,000 \text{ м}^3/\text{с}$ проти $150\text{—}200 \text{ м}^3/\text{с}$, ріка

Таблиця 9.2. Найбільші річки світу (за: Львович, 1971; Neiff, 1996)

Країна	$V, 10000 \text{ м}^3/\text{с}$	$S, 1000 \text{ км}^2$	$L, \text{ км}$
<i>Південна Америка</i>			
Амазонка	212,5	5711	6437
Оріноко	17	870	2151
Парана	16	2278	3998
Всього *	269,9	10888	21398
Відношення $S/V = 40,3$			
<i>Північна Америка</i>			
Міссурі	17,3	3184	6020
Св.Лаврентія	14,1	1274	4000
Маккензі	7,9	1784	4241
Колумбія	7,3	660	1954
Юкон	5,1	921	2654
Всього	59,9	9295	24107
Відношення $S/V = 155,1$			
<i>Європа</i>			
Волга	8,0	1380	3700
Дунай	6,2	806	2850
Печора	4,1	322	1809
Нева	2,6	279	—
Рейн	2,2	143	1312
Північна Двіна (із Сухоною)	3,5	355	1302
Дніпро	1,7	496	2200
Рона	1,7	94	816
По	1,4	69	648
Вісла	1,1	194	1084
Всього	32,5	4138	15145
Відношення $S/V = 127,3$			
<i>Африка</i>			
Конго	39,7	3968	4700
Замбезі	7,1	1280	3500

Закінчення

Країна	V , 10 000 м ³ /с	S , 1 000 км ²	L , км
Нігер	6,1	1 100	4 200
Всього	56,7	9 630	20 683
Відношення $S/V = 169,8$			
<i>Азія</i>			
Янцзи	21,8	1 920	5 980
Брахмапутра	19,8	924	2 900
Ганг	18,7	1 047	2 506
Єнісей	17,4	2 560	5 540
Лена	15,5	2 396	4 400
Іраваді	13,5	424	2 100
Об	12,5	2 455	5 410
Меконг	11	793	4 000
Амур	11	1 822	4 444
Інд	5,6	916	2 900
Колима	3,8	637	2 513
Всього	171,3	18 872	60 203
Відношення $S/V = 110,1$			

Примітка: V — середня витрата води; S — площа водозбірного басейну; L — довжина річки. * Тільки для великих річок (в Австралії й Антарктиді великих річок немає).

розливається на десятки кілометрів. У США сумарна площа затоплюваної повинню заплави — близько 1,5 млн малих річок (середня довжина 1,6 км) — перевищує 7 500 км² (Tokner, Stanford, 2002). Великі річки Амазонії та їхні заплави в Бразилії займають близько 300 000 км² (Junk, Weber, 1996). Басейни 34 найбільших річок світу охоплюють територію приблизно 50 млн км² (Львович, 1971) — це майже 38 % площі всього суходолу (без Антарктиди).

На території України три основні річкові басейни пов'язані з морем: басейн Вісли (Балтійське море), басейни Дніпра, Дунаю, Дністра, Південного Бугу (Чорне море),

басейн Дону (Азовське море). Всі вони належать до басейну Атлантичного океану. Найбільша кількість річок України входить до басейну Дунаю — 17 600, Дніпра — 15 400, найменше — до басейну Сіверського Дінця, всього 1 500 (Вишневський, Косовець, 2003).

У басейні Дніпра є три великі річки загальною протяжністю 4092 км, 40 середніх — 10 968 км, 1 383 малих (завдовжки понад 10 км) — загальною протяжністю 32 153 км і 15 380 дуже малих (середня довжина 4,3 км) — 67 156 км. Загальна протяжність водотоків величезна — понад 110 000 км! Всього щільність річкової мережі становить 0,23 км/км², тобто на кожен кілометр річкової мережі припадає близько 4 км² водозбору (Паламарчук, Закорчевна, 2001). Дніпро перетинає всю територію України й інтенсивно експлуатується людиною (Вишневський, 2011).

У невеликих річках зміни температури води по перетину потоку і за протяжністю незначні. Проте за протяжністю крупних водотоків температура змінюється сильно. Наприклад, у каскаді дніпровських водосховищ (загальна довжина понад 1000 км) навесні перехід температури води через 0,2 °С в нижньому Каховському відбувається в середньому на 18 діб раніше, ніж у Київському (Денисова і др., 1989). У водотоках різних висотних поясів і кліматичних зон температура може істотно відрізнятись навіть в одному регіоні.

Донні ґрунти водотоків різноманітні. Однією з основних характеристик їхніх структурних елементів є розмір часточок, трапляються різні розмірні фракції (табл. 9.3).

У річках на формування складу ґрунтів найбільшою мірою впливає гідродинамічний чинник. У Дніпрі та Волзі до їх зарегулювання траплялися кам'янисті ґрунти, глинисті берегові виходи, замулені піски.

Гідрохімічні характеристики різних водотоків обумовлені багатьма чинниками, основними з яких є геохімія водозбірної території, біологічні процеси, антропогенна дія. Кліматичні умови визначають баланс воло-

ги і тепла, від яких залежить величина водного стоку, тобто режим розбавлення або, навпаки, концентрування водних розчинів.

Гідродинамічні процеси у водотоках, як правило, сприяють насиченню води киснем. Проте через дію біологічних чинників (процеси фотосинтезу) вміст кисню у водоймах зі сповільненим водообміном вищий (влітку), що можна продемонструвати на прикладі Дніпра та водосховищ (табл. 9.4).

Таблиця 9.3. Класифікація фракційного складу донних ґрунтів у водотоках (за: Караушев, 1969)

Фракція ґрунту	Середній розмір фракції, мм		
	крупні	середні	дрібні
Валуни	>1000—500	500—200	200—100
Галька	100—50	50—20	20—10
Гравій	10—5	5—2	2—1
Пісок	1—0,5	0,5—0,2	0,2—0,1
Пил	0,1—0,05	—	0,05—0,01
Мул	0,01—0,005	0,005—0,001	—
Глина	< 0,001	—	—

Таблиця 9.4. Граничні значення компонентів кисневого режиму в Дніпрі та водосховищах (за: Денисова и др., 1989)

Район досліджень	Вміст O ₂ , мг/дм ³	Ступінь насичення O ₂ , %
Верхнє Дніпро до зарегулювання	0,5—13,0	3—115
Київське водосховище	0,3—18,4	2—158
Середнє Дніпро до зарегулювання	1,4—14,9	2—120
Запорізьке водосховище	0,4—23,1	4—271
Нижнє Дніпро до зарегулювання	4,4—14,2	48—102
Каховське водосховище	0,4—21,7	3—259

Є певні закономірності зміни іонного складу річкових вод. На території колишнього СРСР у річках басейнів північних морів (Баренцового, Білого) сума іонів у середньому становить 108,8 мг/дм³, Карського — 81,2, східних морів (Берингового, Охотського, Японського) — 61,6, Чорного — 282,9, Каспійського — 267,4 мг/дм³ (Алекин, 1966). Отже, сума іонів у воді закономірно зростає з півночі на південь. Невисока мінералізація вод тропічних річок пояснюється значним стоком і низькою мінералізацією ґрунтів на водозбірній території.

Попри те що загальна мінералізація поверхневих вод у цілому невисока, за значного річкового стоку, навіть у разі низьких концентрацій, із суходолу виноситься велика кількість мінеральних речовин.

За розрахунками М.І. Львовича (1974), щорічний іонний стік усіх річок Європи становить 240 млн т, Азії — 850, Африки — 310, Америки — 960, Австралії — 120 млн т. Весь стік із поверхні суходолу — це близько 2,5 млрд т/рік, тобто з кожного квадратного кілометра водозбірної території в середньому виноситься порядку 20 т хімічних елементів і сполук.

В окремих регіонах кількісні характеристики і склад іонного стоку залежать від умов кліматичних зон (табл. 9.5).

Зв'язок водотоку із суходолом визначає і кількість завислих речовин, які надходять із поверхневим стоком і спричинюють каламутність води. Наприклад, середня каламутність води р. Хуанхе (Китай) становить майже 45 кг/м³. Річка щорічно транспортує понад 2 млрд т наносів, тобто майже 10 % світового твердого стоку. Хуанхе, таким чином, своєрідна Амазонка, але не щодо стоку води, а стосовно наносів, що транспортуються річкою (Львович, 1974).

Річкові потоки в цілому переносять колосальну кількість завислих речовин. Загальний твердий стік усіх річок земної кулі становить 21,7 млрд т/рік (табл. 9.6). Є така метафора: вода — це «кров біосфери», а річки — артерії. Як і кров, вода в річках має дуже непростий склад.

Таблиця 9.5. Іонний стік деяких річок України
(за: Малі річки..., 1991)

Кліматичні зони, регіони і річки	Кількість іонів			
	HCO_3^-	SO_4^{2-}	Ca^{2+}	Сума іонів
Полісся, р. Уж	64,0	19,8	18,7	132,8
	<i>11,2</i>	<i>3,5</i>	<i>3,3</i>	<i>23,3</i>
Лісостеп, р. Південний Буг	340,0	45,4	91,8	549,0
	<i>37,8</i>	<i>5,1</i>	<i>10,2</i>	<i>61,0</i>
Степ, р. Молочна	15,4	65,1	16,9	137,0
	<i>20,3</i>	<i>86,2</i>	<i>21,4</i>	<i>180,0</i>
Крим, р. Дерекойка	4,6	0,9	1,4	8,1
	<i>93,1</i>	<i>20,8</i>	<i>27,8</i>	<i>163,0</i>
Карпати, р. Латориця	101,0	29,2	29,3	191,0
	<i>74,1</i>	<i>21,4</i>	<i>27,5</i>	<i>140,0</i>

Примітка: напівгрубим шрифтом вказано іонний стік (тис. т/рік), курсивним — стік із водозбірної площі (т/км²).

Таблиця 9.6. Світовий твердий стік (за: Львович, 1974)

Частина світу	Річковий стік, км ² /рік	Твердий стік, млн т	Каламутність води, г/м ³	Шар ерозії, мм/рік
Європа	3 110	350	110	0,014
Азія	13 190	16 800	1 280	0,015
Африка	4 225	600	140	0,009
Північна Америка	5 960	2 030	340	0,038
Південна Америка	10 380	975	95	0,022
Австралія	1 965	1 600	470	0,12
Всього по суходолу	38 700	21 700	560	0,069

Твердий стік осідає в морі і таким чином континентальні води беруть участь у формуванні донних ґрунтів морських басейнів. Наприклад, зона винесення й осідання твердого стоку річок Брахмапутра і Ганг на дні Бенгальської затоки за площею майже дорівнює півострову Індостан.

Просторова структура реогеому визначається основною початковою ознакою — спрямованим рухом водних мас. Поверхневий стік формує безпосередньо водотоки I порядку, які з'єднуються й утворюють потоки дедалі вищих порядків. Так формується річкова мережа, або річкова система. Друга ознака просторової структури пов'язана з неоднорідністю потоку за його протяжністю. За гідробіологічними й екологічними характеристиками виділяють три зони: креналь, ритраль, потамаль (Illies, 1953). Узагальнену модель можна подати так. Верхня за течією частина річки (креналь) прилягає до джерела, характеризується невеликою витратою води і невисокою температурою; у середній частині (ритралі) швидкість течії і насиченість води киснем високі, склад ґрунтів — крупнофракційний; нижня за течією частина (потамаль) має сповільнену течію, дно складається з дрібних фракцій осадів, насичення води киснем невисоке.

Метамерна структура. Біотопи у водотоках певним чином чергуються. Як зазначав В.М. Беклемішев (1956), «біоценози річки формуються "правильними" архітектонічними комплексами, що повторюються метамерним чином, відповідно до метамерної будови русла — меандри, плеса, пороги». Це створює характерну дискретно-континуальну біотопічну структуру, яка визначає такий самий метамерний розподіл і біоценозів (Богатов, 1994; Allan, 1998), що нагадує метамерну структуру тіла деяких безхребетних.

Характеристика біому. Біотичне багатство реобіому визначається різними умовами, але найчастіше обмежується домінуванням одного найпотужнішого чинника — течії.

Узагальненої інформації щодо багатства життя в реобіомі явно недостатньо. Як один із прикладів Дж. Уорд (Ward,

1998) навів дані П. Цвіка (Zwick, 1992), згідно з якими в невеликій річці на півночі Німеччини було зареєстровано 1085 видів багатоклітинних тварин. Близько половини (понад 450 видів) — личинки двокрилих комах, більш як 100 видів нематод і коловертток, далі по низхідній: жуки, волохокрильці, кільчасті черви, плоскі черви, ракоподібні, кліщі, одноденки, веснянки, молюски.

Значна видова різноманітність характерна для ділянок нижньої течії великих річок. Так, у пониззях Дніпра виявлено 344, Південного Бугу — 132 види організмів макрозообентосу (Мороз, 1993).

Видове багатство у верхній течії річок, біля витоків, невелике через порівняно низькі температуру й освітленість у зв'язку із затінюванням наземною рослинністю, низькою трофністю (Богатов, 1994; Ward, 1998). У нижній течії видова різноманітність обмежена гомогенністю субстратів, високою каламутністю, дефіцитом кисню. У середній частині, навпаки, достатньо світла для формування алохтонної первинної продукції, субстрати утворюють строкату мозаїку різних мікробіотопів. Проте така картина радше гіпотетична. Багато тисяч річок мають свої особливості умов.

Послідовна зміна угруповань за течією. Відповідно до закономірної зміни умов — уздовж русла, в поперечному перетині потоку змінюються і біотичні складові лотичних екосистем. Зміни складу та структури угруповань від витoku до гирла зазнають певних трансформацій, які описані в моделі річкового континууму (Vannot et al., 1980; див. нижче). Проте ще раніше відомий російський гідробіолог В.І. Жадін (1948) проаналізував континуальні трансформації донних біоценозів у міру сповільнення течії.

Слід звернути увагу на складну дію течії щодо формування біоценозів: вона безпосередньо впливає як на фізичне середовище (формує гранулометричний склад ґрунтів, чинить механічний тиск), самі організми (вимивання з ґрунту, переміщення), так і побічно — на гідрохімічні умови, зокре-

ма на кисневий режим. У просторово складніших біотопах (що можна пояснити гранулометричним складом ґрунтів) формується різноманітніше населення (Кажак, 1988).

Розподіл організмів у локальних біотопах. У річках на піщаних ґрунтах у поверхневих шарах мешкає лише близько чверті всього населення ґрунту (Жадин, 1948). Переважна маса (здебільшого — олігохети) живуть на глибині від 5 до 15—20 см. За даними М.О. Сона (2006), у протоках дельти Дунаю молюски *Corbicula* закопуються на глибину до 45 см. Дослідження більш як десятка річок на північному сході США (Vargicchione et al., 2005) показали, що в літній період найбільша кількість бентичних організмів, чисельність яких досягала десятків тисяч екземплярів на 1 м², визначалася в шарі 0—10 см, сотні організмів траплялися й на глибині 40—50 см.

Явище дрейфу. Однією з важливих особливостей лотичних систем є формування біостоку, або дрейф. Пасивний дрейф пов'язаний із механічним вимиванням організмів з донних відкладів, механічним відривом їх від субстрату і перенесенням на ту чи іншу відстань; активний — визначається поведінкою організмів бентосу та перифітону. Такий дрейф має певну періодичність і тимчасову приуроченість, відбувається здебільшого в нічний або вечірній час (Богатов, 1994). Донні безхребетні активно підіймаються у водну товщу, причому міграційна активність різних груп донних організмів найчастіше не збігається в часі. За будь-якої інтенсивності пасивного чи активного дрейфу кількість організмів у верхніх ділянках водотоку поступово зменшується, що без компенсаційних процесів може звести їхню чисельність до нуля. Є два шляхи підтримання рівноваги та компенсації такого спаду рясності: компенсація продукції організмів (добовий дрейф рідко перевищує добову продукцію, на що вказує В.В. Богатов (1994)), а також активна міграція організмів вгору за течією. Крім того, імаго багатьох амфібіотичних комах, личинкові стадії яких

брали участь у дрефті, зазвичай летять уздовж річкових долин як униз, так і вгору за течією, поповнюючи популяції новими кладками. На прикладі волохокрильців *Potamophylax cingulatus* показано (Svenson, 1974; цит. за: Узунов, Ковачев, 2002), що 99 % личинок із дрефтом переміщується вниз за течією річки і лише 1 % — активно мігрує вгору за течією. Водночас більшість імаго, які вилетіли (60 %), прямує проти течії і поповнює популяцію у верхній її частині.

Характер екосистем у цілому. Особливістю екосистем цього біогеому є те, що в просторовому аспекті його структура має лінійний характер, найважливіші градієнти спрямовані від витoku до гирла, в часовому аспекті для цих систем характерні процеси пульсацій.

Водотік можна розглядати як єдину систему й систему послідовних, пов'язаних за протяжністю локальних екосистем. На думку відомого російського потамолога В.В. Богатова (1994), слід «говорити про існування особливої над-екосистемної форми організації природних комплексів — континууму річкових екосистем». Проте якщо розглядати структуру всього реобіогеому, то елементами його будуть цілісні річкові екосистеми.

За всієї біотопічної різноманітності водотоків для їхніх донних біоценозів виділяють лише кілька типових місць мешкання: каміння, пісок, мул, вищі рослини відповідно для літо-, псамо-, пело- і фітофільних біоценозів (Жадин, 1950). До них можна додати й інші елементи біотопів: корчі, детрит у вигляді дрібних фрагментів рослин, залиту водою наземну трав'янисту рослинність.

Існує ціла низка загальних концепцій і положень, пов'язаних із лотичними екосистемами, їхньою природою, структурою і функціонуванням (Богатов, 1994; Allan, 1998), проте як найважливіші можна виділити такі: річкового континууму, чотиривимірної природи лотичних екосистем, динаміки плямистих біотопів, спіралеподібного обігу поживних речовин.

Істотним кроком в узагальненні уявлень про різні лотичні екосистеми було створення концепції річкового континууму (Vannote et al., 1980). Вона є однією з важливих концепцій біогеоміки загалом. В її основу покладено ідею узагальненого погляду на цілий тип екосистем, виділення типових елементів і зв'язків між ними, ідею конвергентно подібних угруповань у близьких за характером умовах. Модель річкового континууму розроблена на матеріалі річок помірного клімату і для середнього характеру рельєфу.

Згідно з концепцією річкового континууму в гірських ділянках (потoki 1—3-го порядків), екосистеми гетеротрофні, залежать від надходження органічної речовини ззовні, від прибережної рослинності, середні за розмірами потоки (4—6-го порядків) — значною мірою автотрофні, в основному за рахунок донних прикріплених рослин; нарешті, у великих річках (7—12-го порядків) деструкція знову переважає над первинною продукцією, значна частина органічної речовини надходить із вищих ділянок (Vannote et al., 1980).

Концепцію чотиривимірної природи лотичних екосистем запропонував Дж. Уорд (Ward, 1989). У рамках цієї концепції екосистеми розглядають як сукупність взаємопов'язаних елементів як у просторі, так і в часі.

Відповідно до концепції Уорда, просторово лотичні екосистеми формуються й існують у трьох вимірах. Взаємодія елементів, розміщених вище і нижче за течією, створює екосистему вздовж течії. Поперечний вимір проходить через русло річки, заплаву та річкову долину, які взаємодіють між собою. Третій просторовий вимір проходить по вертикалі і пов'язаний із взаємодією між власне річковим потоком і ґрунтовими водами.

Часові градієнти (четвертий, часовий вимір) містяться в діапазоні від коротких (у межах діб) реакцій екосистем до еволюційних змін (сотні тисяч років). Взаємозв'язок просторово-часових вимірів є загальносистемним явищем.

Системи невеликого розміру більш залежні від зовнішніх чинників. Для мікробіотопів просторові виміри становили порядку 10^{-1} м, часові — 10^{-1} років, а для всього водозбору — відповідно 10^3 м і 10^5 – 10^6 років (Ward, 1989). Очевидно, що ці значення варіюють залежно від характеру екосистем, проте загальна закономірність зберігається.

Особливістю взаємозв'язку просторових і часових характеристик є періодична фрагментація деяких лотичних екосистем. У межений період, в умовах малої водності, засухи річкове русло може пересихати й утворювати окремі ділянки русла. Такі умови формуються, наприклад, у багатьох малих і середніх водотоках Далекого Сходу (Бога-тов, 1994), в аридних зонах. Ці фрагменти важливі для долі всієї екосистеми рефугіумами. У поперечному або латеральному вимірі фрагментація пов'язана з утворенням стариць, заплавних озер, проток. Якщо самі водотоки займають малу площу, то глобально річкові долини є значними геоморфологічними структурами: їхню площу на планеті оцінено у понад 2 млн км² (Tockner, Stanford, 2002).

У певному значенні ідея метамерної структури річкової екосистеми, запропонована В.М. Беклемішевим (1956), виявляється в концепції спіралеподібного обігу (спіралінгу) поживних речовин (natrient spiraling concept, Webster, Patten, 1979).

Суть концепції зводиться до того, що колообіг поживних речовин у потоці відбувається циклічно, зі зсувом кожного циклу в певній послідовності за течією річки. Цикл починається зі споживання біогенних елементів у воді і закінчується мінералізацією та повторним надходженням біогенів у воду. Введення просторового вимірювання (його можна назвати відстанню зсуву під впливом течії) є важливою відмінністю між ситуаціями з потоками речовин, що спостерігаються в річкових екосистемах, порівняно з більшістю інших водних і наземних екосистем.

В аспекті широкого трактування меж лотичних екосистем і всього реобіогеому зроблено істотне доповнення до класичної концепції річкового континууму (Ward, Stanford, 1985). Як єдину екосистему розглядали водойми всієї річкової долини — як власне русло, так і ближчі до річки ділянки приток, різні історичні деривати (стариці, заплавні озера). Такий підхід впливає з концепції чотиривимірних лотичних екосистем, проте він може ускладнити опис екосистем власне текучих вод.

За всієї безперервності взаємозв'язків між елементами лотичної системи в річці можна виділити окремі ділянки або зони, де часовий вимір має велику амплітуду коливань, що підкреслює значний рівень коливальних процесів у лотичних екосистемах.

На закономірну зміну складу рибного населення річок за течією вже давно звернули увагу іхтіологи (Никольский, 1974). У верхів'ях річок, що беруть початок у горах, мешкають оксифільні стенотермні риби. У житті риб тут істотну роль відіграють наземні організми — комахи як об'єкт живлення, птахи і ссавці як хижаки-іхтіофаги. Тут живуть або сильні плавці, або донні риби, що ховаються від течії між камінням. За характером розмноження всі тутешні риби — літофіли. Характерні в цій зоні для річок Європи риби форель, голянь, головень. Нижче за течією ґрунти стають дрібнішими та рухомішими, підвищується каламутність вод. За характером розмноження риби тут псамофіли, рідше — пелагофіли і літофіли, за характером живлення — бентофаги та хижаки. Характерні риби — харіус, ялець, голець. Далі течія ще більше сповільнюється, формується заплава річки з додатковими водоймами, які відіграють важливу роль у розмноженні та нагулі фітофільних риб. Переважають бентофаги і хижаки. Оксифільність риб загалом знижується. Характерні для цієї ділянки риби — марена, ялець, підуст, сом. У нижній течії річки, де процеси акумуляції переважають над процесами ерозії, про-

зорість води дещо підвищується. За характером розмноження серед риб домінують фітофіли. Властиві для цієї ділянки риби — лящ, краснопінка, в'язь, судак, окунь. У річках, що впадають у море, виділяється естуарна ділянка, де разом із прісноводними рибами трапляються і морські: бички, камбала, морські собачки, атерини.

У формуванні екосистем реобіому велику роль відіграють зовнішні, екстремальні чинники. У межений період окремі групи гідробіонтів можуть досягати великої чисельності, інтенсивно накопичуються органічна речовина, детрит, особливо на ділянках зі сповільненою течією. Відбуваються процеси евтрофування. У водопіллі русло промивається, вивільнюється від детриту, листового опаду. Спостерігається екстремальний дрефт гідробіонтів.

Переробка матеріалу, що надходить із наземних екосистем, його розкладання відбуваються з участю всього комплексу гетеротрофних організмів — бактерій, грибів, протистів, безхребетних, хребетних (Baldu et al., 1995). Проте на перших стадіях деструкції основну роль у механічному подрібненні листового опаду відіграють безхребетні. У цьому значенні можна провести паралель з екосистемами гілеї, де в первинній переробці детриту велика роль термітів і мурашок. У верхів'ях річок серед безхребетних переважають ракоподібні, личинки комах — руйнівники крупного детриту.

Антропогенна частина реобіогеому. До лотичних систем належать і різні штучні водотоки — канали. Насамперед вони відрізняються характером ложа та інтенсивним водообміном (Оксиюк, Стольберг, 1986). На відміну від річок, ложе у них штучне. Через відсутність облицювання канал більше подібний до річки із замуленим, піщаним або кам'янистим дном, проте в каналах відсутні перекати, плесові ділянки, меандрування. Екосистеми каналів значною мірою позбавлені метамерної структури, щоправда, за винятком тих випадків, коли канали є каскадом ділянок зі своїми насосними станціями. Наприклад, на каналі Дніпро—Донбас функціо-

нують 11 насосних станцій, які певним чином фрагментують лотичну екосистему. Для штучних водотоків характерна значна біотопічна монотонність. Формування «канального континууму», на відміну від річкового, визначається не тільки тим, що канали беруть початок не від витоків, а від великої, як правило, водойми (що може траплятися і в річкових системах, наприклад, р. Ангара бере початок з озера Байкал, р. Лімат — із Цюрихського озера), а й тим, що відсутні притоки і додаткова система, є різні гідротехнічні споруди, які забезпечують водозабір і транспортування води. Континуум угруповань у каналах формується так, що в головній частині їхній склад визначається складом вододжерела, а потім відбуваються трансформації й утворення власних угруповань відповідно до умов каналу.

Антропогенна дія істотно змінює гідродинамічні умови в природних водотоках, причому як у бік їх урізноманітнення, так і вирівнювання, гомогенізації. На різних річках у світі побудовано близько 50 тис. великих (понад 15 м) і приблизно 800 тис. малих дамб, які створили різноманітні за умовами водойми зі сповільненим стоком — водосховища (Rosenberg et al., 2000). Антропогенні чинники сильно впливають і на так звану фрагментацію середовища: колись єдині лотичні річкові системи нині розірвані штучними завадами. Деякі великі річки надто зарегульовані, перетворені на каскад водосховищ. Наприклад, на р. Колумбія, що тече територіями США та Канади, протяжністю близько 2000 км, побудовано 19 гребель, тому тільки на 70 км цієї річки зберігся річковий режим, а всього в її басейні близько 200 великих дамб. Понад 200 малих і великих водосховищ, що затопили 26 000 км² суходолу, створено в басейнах Волги та Ками (Rosenberg, 2000). Каскад із шести водосховищ загальною площею 6794 км² споруджено на Дніпрі. Зарегулювання стоку істотно змінює характер гідродинамічних процесів. Людина, будуючи водосховища і прокладаючи канали, істотно змінює співвід-

ношення лотичних і лентичних умов у континентальних водоймах уже в планетарному масштабі.

Висновки. Реобіогеом як сукупність природних і штучних водотоків формально посідає в гідросфері незначне місце, проте виконує важливі функції.

Саме водотоки є основною динамічною ланкою зв'язку в загальному гідрологічному циклі між суходолом і океаном.

Лінійний принцип організації лотичних екосистем узагальнений у концепції річкового континууму, в якій представлені закономірності зміни основних умов і ценотичних блоків за течією річки.

Чотирирівнева концепція лотичних екосистем істотно ускладнює елементарну структуру реобіогеому, потребує долучення до сукупності реоекосистем заплавних та інших водойм, які пов'язані з лотичною частиною лише в період повені.

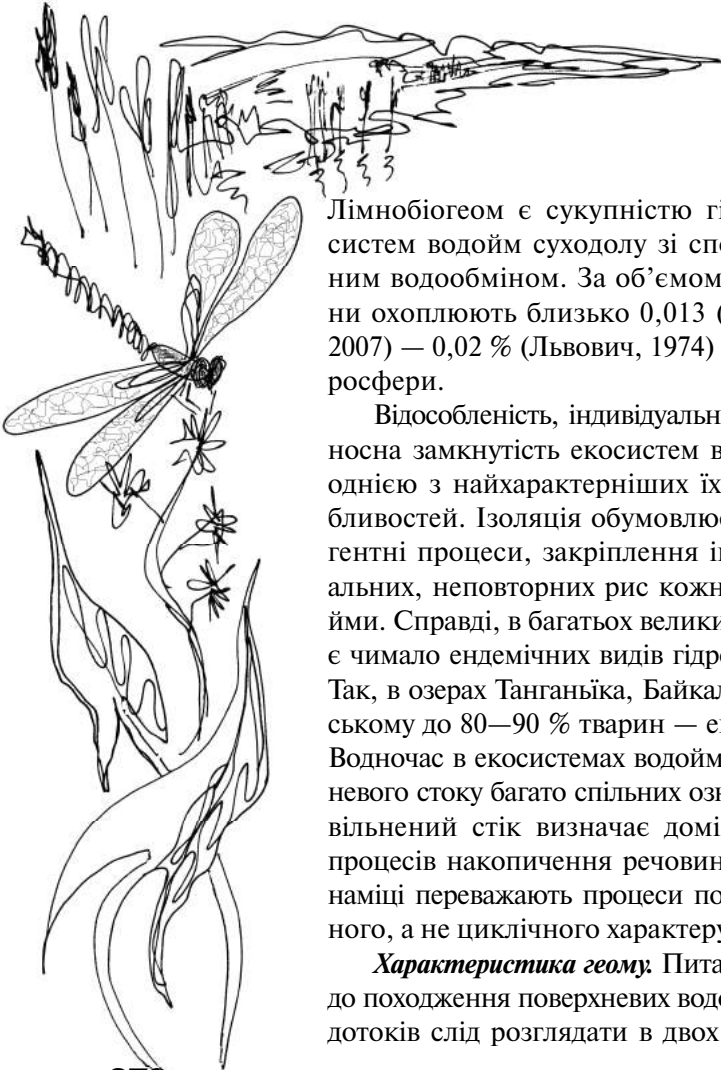
Продукційно-деструкційні процеси в реобіогеомі значною мірою пов'язані з процесами, що відбуваються на водозбірній території, а також із транзитним транспортом органічної речовини.

Спрямований рух води визначає динаміку ценотичної структури, зокрема існування явища дрейфу, який може бути вимушеним, пасивним і активним.

Екосистемам біогеому властиві значні зміни умов середовища, що мають циклічний характер — паводки та зниження водності. Ці пертурбації постійно начебто відкидають екосистеми до більш ранніх стадій сукцесії.

У процесі господарської діяльності людина створює лотичні техноекосистеми, що мають як природні властивості, так і своєрідні, притаманні тільки їм.

Лімнобіогеом



Лімнобіогеом є сукупністю гідроекосистем водойм суходолу зі сповільненим водообміном. За об'ємом вод вони охоплюють близько 0,013 (Китаєв, 2007) — 0,02 % (Львович, 1974) усієї гідросфери.

Відособленість, індивідуальність, відносна замкнутість екосистем водойм є однією з найхарактерніших їхніх особливостей. Ізоляція обумовлює дивергентні процеси, закріплення індивідуальних, неповторних рис кожної водойми. Справді, в багатьох великих озерах є чимало ендемічних видів гідробіонтів. Так, в озерах Танганьїка, Байкал, Охридському до 80—90 % тварин — ендеміки. Водночас в екосистемах водойм поверхневого стоку багато спільних ознак: сповільнений стік визначає домінування процесів накопичення речовини, в динаміці переважають процеси поступального, а не циклічного характеру.

Характеристика геому. Питання щодо походження поверхневих водойм і водотоків слід розглядати в двох взаємо-

пов'язаних аспектах. Це походження власне заглиблення, ложа, чаші водойми і походження водної маси.

Тектонічне походження мають озера Байкал, Танганьїка. Найбільша континентальна водойма — Каспій, а також Арал — рештки колишнього Сарматського моря і моря Тетис — утворились унаслідок підняття суходолу та відокремлення їх у замкнені басейни. Вулканічні водойми сформувалися в кратерах і кальдерах недіючих вулканів. Наприклад, Велике содове озеро в штаті Невада (США) є кальдерою вулкана, заповненою водою. Приклади озер-кратерів — озеро Машу на острові Хоккайдо, озера Кипляче та Гаряче на острові Кунашир, Командорські острови.

Час існування більшості озер вимірюється тисячами й десятками тисяч років. Водоймами-«довгожителами» є тектонічні озера. Вчені вважають, що улоговина озера Байкал почала заповнюватися водою близько 20—25 млн років тому.

Найбільшими антропогенними водоймами є водосховища, створені в результаті обмеження річкового стоку дамбами. Загальна площа водосховищ світу перевищує 0,5 млн км² або, за іншими оцінками — від 400 тис. до 1,5 млн км², що порівнювано з площею природних озер (Rosenberg et al., 2000), загальний об'єм водосховищ — понад 6000 км³ (Авакян, 2005).

Багато організмів створюють або модифікують водойми, істотно змінюючи середовище свого мешкання. Прикладами такої діяльності може бути гідробудівна діяльність бобрів (*Castor*) і міссісіпських алігаторів (*Alligator mississippiensis*).

Морфометричні характеристики континентальних водойм надзвичайно різноманітні. Якщо об'єм і площа тимчасової маленької водойми може вимірюватися кубічними та квадратними сантиметрами, то об'єм і площа найбільших континентальних водойм — десятками тисяч квадрат-

них і кубічних кілометрів, площа великих американських озер — від 19 500 (оз. Онтаріо) до 82 680 км² (оз. Верхнє).

Критерієм для оцінювання розмірів малих водойм як місцепроживань організмів можуть бути не фізичні параметри, а відносні розміри, зіставні з розмірами самих гідробіонтів. Такий розрахунок зроблено знаним російським гідробіологом С.О. Зеровим (1949): «Нам складно уявити, що є простором і великим басейном для дрібного організму об'ємом хоча б в 1 мкм. Проте з математичного відношення $1 \text{ мкм}^3 : 1 \text{ см}^3 = 1 \text{ дм}^3 : 1\,000\,000 \text{ м}^3$ ми маємо дійти висновку, що дрібному організму в 1 см³ так само просторо, як невеликій риби (1 дм³) у величезному й на наш погляд басейні в 1 млн м³, де вона буде зовсім непомітною».

Важливі не тільки абсолютні величини, такі як об'єм, площа поверхні, глибина водойми, а й відносні, наприклад середня глибина, що є відношенням об'єму до площі поверхні водойми. На земній кулі всього 14 озер із середньою глибиною понад 200 м.

Термічний режим водойм дуже різноманітний. Нижня межа температури у внутрішніх водоймах досягає -7 і навіть -10 °С, це визначається тим, що мінералізовані води (солоні озера) мають нижчу точку замерзання, ніж прісні. На іншому полюсі — гарячі джерела, в яких температура води може досягати точки кипіння. У джерелі Хохутка на схилах однойменного вулкана на Камчатці температура води наближається до 80 °С (Хмельова та ін., 1985). На багато водойм впливають антропогенні чинники термічного характеру: температура води у водоймах-охолодниках теплових і атомних електростанцій може перевищувати 40 °С (Протасов и др., 1991). Максимальна літня температура води в озерах і водотоках високих широт рідко досягає $+25$ °С, у тропіках — зрідка перевищує $+32$ °С, хоча малі водойми можуть нагріватися і до вищих температур (Ward, Stanford, 1982).

У літній період водна маса озера різко розділяється на стійкі термічні зони, що зберігаються протягом усього

літа. Товщина верхнього шару — епілімніону — до кінця літа поступово збільшується.

Динаміка зміни водних мас і перемішування типова для багатьох водойм помірної зони. Різномірні за термічними характеристиками водні маси періодично змінюються однорідними. Зазвичай це відбувається навесні та восени, такі водойма називають диміктичними (двічі перемішуваними). Термічне та вітрове перемішування є найважливішим чинником формування кисневого режиму у водоймі: без нього придонні шари не забезпечувалися б киснем із поверхневих.

Географічне положення водойми визначає надходження загальної кількості сонячної радіації. Обертання Землі навколо Сонця по еліптичній орбіті і власне обертання нашої планети навколо похилої осі зумовлюють нерівномірне надходження світлової енергії на поверхню планети в широтному й сезонному аспектах. На екваторі радіація з невеликими коливаннями близько $2500 \text{ Дж}/(\text{м}^2 \cdot \text{доба})$, на широті 10° — коливається від 2000 до 3000 взимку і влітку, на широті 50° — від 500 до 3000 $\text{Дж}/(\text{м}^2 \cdot \text{доба})$.

Прозорість води, виміряна в континентальних водоймах за допомогою диска Секкі, варіює у широких межах. Так, в озері Байкал максимальна прозорість води досягала 41 м (Choinski, 2000). На глибину видимості білого диска проникає трохи більше як 5 % сонячної радіації.

Гідродинамічні чинники у водоймах різні. Вітрові течії утворюються внаслідок взаємодії води та вітру. Для дніпровських водосховищ (Канівського, Дніпродзержинського, Запорізького), з урахуванням вірогідності вітрів у районі цих водойм, швидкість вітрових течій досягає 7—10 см/с (Денисова и др., 1989).

За сильного, постійного і тривалого вітру спостерігаються нагони та локальне підвищення рівня води біля одного берега й відповідне його зниження поблизу другого (сейшеві явища). Поверхня води і навіть термоклін

нахилиються. Оскільки вода під дією сили тяжіння намагається повернутися в початкове положення, утворюються загасаючі коливання. В озері Ері, наприклад, вітрові нагони води перевищують 1 м.

Донні ґрунти водойм різноманітні. Це скелі й велике каміння, піски, глини, мул і сапропелі. Якщо скельні ґрунти — це практично повністю мінеральні утворення, то в сапропелі частка органічної речовини може перевищувати 60 %.

Поверхневі води суходолу за гідрохімічними показниками переважно прісні (за винятком морського релікту Каспію). Підвищення мінералізації спричинюють як зовнішнє надходження солей, якщо водойма безпосередньо пов'язана з добре розчинними геологічними породами, так і інтенсивне випаровування.

Генезис поверхневих вод припускає невисокий вміст у них розчинених мінеральних речовин, проте і тут умови досить різноманітні. За ступенем мінералізації поверхневі води поділяють на прісні, солонуваті і солоні (табл. 10.1).

Для водойм характерна певна біотопічна структурованість. Існує велика кількість класифікацій біотопічних

Таблиця 10.1. Класифікація поверхневих вод за ступенем мінералізації (за: Романенко та ін., 1998)

Води	Характеристика	
	Категорія	Мінералізація, г/дм ³ (‰)
Прісні	Гіпогалінні	<0,50
	Олігогалінні	0,51—1,00
Солонуваті	β-Мезогалінні	0,01—5,00
	α-Мезогалінні	5,01—18,00
	Полігалінні	18,01—30,00
Солоні	Еугалінні	30,1—40,00
	Ультрагалінні	>40,00

зон водойм (Jonasson, 1996; Китаев, 2003). Межею літоральної зони зазвичай вважають межу поширення занурених вищих водяних рослин. Межа верхньої літорали проходить на глибині поширення напівзанурених водяних рослин або граничній глибині, де спостерігається незначний вплив прибережного хвилювання і починається відкладання детриту.

Екологічні процеси в лімнічних екосистемах відбуваються як циклічно, так і поступально. Характерними для них є саме останні. Сповільнений водообмін, з одного боку, і більший або менший надлишок органічної речовини, з іншого — призводять до її накопичення в донних відкладах. Озеро Телецьке на Алтаї існує понад 30 000 років, за умови накопичення осадів з інтенсивністю 8,8 мм/рік воно повністю має заповнитися ними через 36 000 років. Стосовно циклічних процесів, вони в основному виражені як сезонні зміни умов, передусім температури, сонячної радіації, і пов'язані з ними сезонні коливання чисельності організмів. Особливо сезонні відмінності виражені в зоні помірного клімату.

Характеристика біому. За даними праці (Bronmark, Hansson, 2002), у прісних водах мешкає понад 70 000 видів тварин з майже 570 родин. Якщо вважати, що по третині з цієї кількості є специфічними для лімно- і реобіомів, а третина — спільними, то отримаємо, що в лімнобіомі мешкає більш як 45 000 видів. В окремих водоймах налічуються сотні—тисячі видів гідробіонтів.

Загальна кількість видів в окремих групах організмів обчислюється сотнями. У Ладозькому озері виявлено понад 380 видів фітопланктону, більш як 400 видів водоростей перифітону, близько 380 видів зоопланктону, стільки ж зообентосу, майже 110 видів вищих водяних рослин, понад 50 видів риб (Ладожское..., 2002), 185 видів мейобентосу (Курашов, 1994). У 342 озерах Білорусі мешкає 258 видів зоопланктону (коловерток — 145, гіллястовусих — 80, весло-

ногих — 33 види). У складі зообентосу 170 озер знайдено 368 родів, видів і форм безхребетних (личинок хірономід — 105, олігохет — 55, молюсків — 52, личинок волохокрильців — 43, бабок — 28, жуків — 27) (Каратаев и др., 1994).

Основними чинниками формування видового багатства у водоймах О.Ф. Алімов (2000) вважав об'єм простору мешкання і трофічні умови.

Загальна характеристика екосистем. Біотопічна зональність умов у водоймах визначає розподіл угруповань організмів та особливості їхнього функціонування. Якщо світло проникає у водні шари як епілімніону, так і в гіполімніон, то й тут, а не тільки в близьких до поверхні шарах води відбувається фотосинтез, киснем збагачується вся водна товща. Здійснені дослідження на озерах різного типу показали, що ключовим чинником, який визначає конфігурацію харчових ланцюгів і продуктивність угруповань продуцентів та консументів, є світло, а точніше — співвідношення глибини фотичної зони і глибини епілімніону. Інтенсивний фотосинтез і, як наслідок, позитивний баланс органічних речовин у шарі гіполімніону світловодного озера сприяв постачанню киснем придонних шарів води. В результаті, на відміну від нашого озера, через дефіцит кисню зообентос у профундалі в літні місяці відсутній (Закономерности..., 2004).

На склад, розподіл різних груп гідробіонтів впливають різні чинники геому. Основними для формування заростей вищих водяних рослин у водоймах є ступінь захищеності мілководь від вітро-хвильової дії, глибина та характер її зміни, характер рівневого режиму, географічне широтне положення, фізико-хімічні властивості води. Поширення вищих водяних рослин у континентальних водоймах углиб обмежене, як правило, кількома метрами. Не завжди рослинність розподіляється чіткими поясами. Відомий український ботанік К.К. Зеров виділив два типи просторового розподілу: мозаїчне і поясне. Саме мозаїчний, а не пояс-

ний розподіл асоціацій вищих водяних рослин розглядала Л.М. Зімбалевська (1981) як одну з найважливіших відмінних ознак рослинності дніпровських водосховищ.

Зарості макрофітів створюють сприятливі умови життя для багатьох видів гідробіонтів. У результаті досліджень, проведених на мілководдях Кременчуцького водосховища, виявлено значне багатство складу біоценозів.

Кількість видів і форм гідробіонтів у біоценозах літоралі Кременчуцького водосховища (за: Мелководья..., 1979) такі: водоростей планктону — 306 видів, безхребетних бентосу — 160, мальків риб — 16.

Поступова зміна складу угруповань із глибиною зумовлює формування радіальної симетрії просторової структури екосистеми. Різні види займають цілком певну глибинну зону, що визначає подібний біоценотичний градієнт за будь-яким умовним радіусом.

Трофність і явище евтрофування водойм. Основи уявлень про трофність водойм і можливості їхньої типізації за цією ознакою були закладені на початку ХХ ст. працями А. Тінеманна (Німеччина) та Е. Науманна (Швеція). На підставі порівняння донної фауни озер, зокрема личинок хірономід, А. Тінеманн виділив балтійські (хірономусові) та субальпійські (танітарсові) озера. В одному типі озер, де на дні мешкали невимогливі до кисню *Chironomus*, спостерігались і замори, в іншому, де переважали *Tanitarsus*, вміст кисню був завжди високий. Не тільки склад бентосу, а й суто екологічні уявлення про зв'язок населення водойм та умов у них було покладено в основу цієї класифікації.

У свою чергу, Е. Науманн, запозичивши з болотознавства терміни «евтрофний» та «оліготрофний», застосував їх для визначення більш або менш продуктивних за фітопланктоном озер. У той час він міг визначити не власне продукцію, а існуючу в певний період кількість рослинних організмів, тому продуктивність водойм учений встановлював передусім за ступенем розвитку рослин, особливо

(але не тільки) фітопланктону (Карзинкин, 1952). Важливо підкреслити, що Е. Науманн підходив до питання про ступінь трофності глобально, якщо не для гіросфери загалом, то, в усякому разі, для лімнобіогеому: «Абсолютно правильне для всіх частин земної кулі тільки уявлення про евтрофні та оліготрофні води. Все ж інше — умовне і залежить від різних місцевих, іноді просторово дуже обмежених впливів» (Naumann, 1925, цит. за: Карзинкин, 1952).

Незважаючи на те що поняття «евтрофне» й «оліготрофне» озеро широко ввійшли в лімнологію, їхній зміст дуже непевний. Як зауважив знаний гідробіолог Г.Г. Вінберг, (1960), «можна тільки сказати, що трофію (англ. trophic-grade, trophic degree) озера пов'язують із великим або меншим розвитком у ньому життя. Це відразу наближає трофію до біологічної продуктивності водойм...».

Вказавши на те, що характерні особливості озер різних рівнів трофності часто взаємозв'язані не цілком однозначно, Г.Г. Вінберг підкреслив необхідність вибору головного критерію, зокрема показника первинної продукції. Цей підхід дав змогу виразити характеристики трофності водойм у кількісних одиницях первинної продукції планктону. Валову річну первинну продукцію планктону у водоймах колишнього СРСР (Вінберг, 1960) ілюструють такі дані:

Тип водойми	г С/(м ² ·рік)	МДж/(м ² ·рік)
Гіперевтрофний	300—600	15—30
Евтрофний	100—300	5—15
Мезотрофний	30—200	1,5—10
Оліготрофний	10—30	0,5—1,5
Ультраоліготрофний	20—10	0,1—0,5

Найвища продуктивність фітопланктону відзначена у водоймах Індії (до 1000 і більше г С/(м²·рік), озера з низькою первинною продукцією оліготрофні, або високогірні, або розміщені у високих широтах. Як бачимо, кількісні показники продукції і, відповідно до згаданої концепції, тро-

фічні типи водойм, утворюють безперервний ряд. Маються на увазі тільки кількісні відмінності показників. Водночас висловлено думку, згідно з якою структурно-функціональна організація лімнічних екосистем настільки різна, що їх не можна розглядати в безперервному ряду послідовних змін (Гиляров, 1996). Ідея ця цікава і варто на ній спинитися. В оліготрофних екосистемах первинну продукцію створюють дуже дрібні водорості, які інтенсивно видаються фільтраторами. Останні виконують функції не тільки консументів, а й редуцентів, екскретуючи продукти свого метаболізму, а саме мінеральний фосфор, який зазвичай є одним із лімітувальних чинників для розвитку фітопланктону. Отже, безперервні циклічні продукційно-деструкційні процеси відбуваються протягом усього вегетаційного сезону. В евтрофних водоймах фітопланктон, що має значно більші біомасу та продукцію, представлений здебільшого великоклітинними або колоніальними формами. Він слабо споживається фільтраторами і, відмираючи, осідає в придонні шари, де піддається деструкції мікроорганізмами. При цьому значна кількість біогенів тимчасово, до початку якихось зовнішніх процесів, наприклад весняного перемішування води в озері, вилучається з екосистеми. Ці явища спонукали О.М. Гилярова (1996) до таких висновків: «...хоча величина первинної продукції в евтрофних озерах істотно вища, ніж в оліготрофних, саму конструкцію оліготрофних систем можна трактувати як "досконалішу", оскільки вона характеризується багаторазовим і повнішим використанням біогенних елементів, більш замкненим колообігом, меншою швидкістю осадонакопичення і потенційно тривалішим часом існування. Евтрофні водойми на фоні оліготрофних виглядають "недосконалыми" і своїм функціонуванням начебто наближають неминучу власну загибель — перетворення на болото й наземну екосистему».

Деякі порівняння в контексті біогеоміки наводять нас на такі думки: оліготрофні водні екосистеми дещо подіб-

ні до екосистем гілеї, тоді як евтрофні — до екосистем трав'яного біогеому.

Процеси антропогенного евтрофування, які в певному розумінні стали синонімом порушення не тільки гідроєко-систем лімнобіогеому, а й інших водних об'єктів, викликали великий інтерес до спершу суто фундаментальної проблеми трофності озер. У зв'язку з цим саме поняття почали розглядати в різних аспектах. Виділяють кілька аспектів або значень, в яких використовують поняття «евтрофікація». Надходження біогенних речовин так само, як і їх споживання, є постійним, доволі збалансованим процесом. У зв'язку з цим Т. Едмондсон (1998) запропонував називати евтрофікацією явище, за якого відбувається значне перевищення деякої середньої, «звичної» кількості біогенних речовин у водоймі. Причому встановити такий поріг перевищення досить складно. Для його «діагностики», безумовно, важливими є саме біологічні процеси, наприклад, «цвітіння» води синьозеленими водоростями, інтенсивне заростання вищими водяними рослинами тощо.

Важливим підтвердженням правильності розуміння у загальних рисах процесів евтрофування є запропонована Р. Фоленвейдером (Хендерсон-Селлерс, 1987) наприкінці 1960-х років залежність між фосфорним навантаженням, надходженням біологічно доступних сполук фосфору і морфометричними показниками водойм, а саме — середньою глибиною.

Якщо антропогенне евтрофування є наслідком надмірного надходження біогенних елементів у водойму, то логічно припустити, що в разі зняття такого зовнішнього навантаження процес має припинитися, а потім і піти у зворотному напрямку.

Класичною у прикладній гідробіології стала історія оз. Вашингтон у США (Едмондсон, 1998). Оскільки з досвіду вивчення антропогенного евтрофування деяких швейцарських озер ще наприкінці XIX ст. було відомо, що ма-

совий розвиток ціанобактерій (синьозелених водоростей) слугує маркером його початку, появу і масовий розвиток у 1955 р. *Oscillatoria* сприйняли як сигнал небезпеки. Наприкінці 1950-х років було вжито масштабних заходів щодо зменшення скиду побутових стоків в оз. Вашингтон, що сприяло значному зниженню кількості водоростей, зростанню прозорості води, тобто поверненню до колишніх характеристик малотрофної водойми. Практично було доведено, що одним з основних чинників антропогенного евтрофування є сполуки фосфору.

Надзвичайно цікавою моделлю є система білоруських нарчанських озер, де детально досліджено як евтрофування, так і зворотні процеси (Остапеня, 2007).

Слід зазначити, що період деєвтрофування, протягом якого вживали певних заходів щодо зниження зовнішнього навантаження біогенами, збігся зі вселенням в озера потужного фільтратора — двостулкового молюска *Dreissena polymorpha*. Активність популяції дрейсени була близькою до рівня процесів седиментації до періоду її вселення, а саме 0,2—0,3 г/(м²·доба). Збільшення прозорості води сприяло зростанню проникнення сонячної енергії на більші площі поверхні дна в літоралі, що, у свою чергу, підвищило роль у продукційних процесах макрофітів, перифітону, мікрофітобентосу й відповідно знизило відносну роль фітопланктону. Якщо в 1950—1960-х роках на частку останнього припадало понад 50 % валової первинної продукції, то в 2002—2004 рр. — 44 %. Отже, зменшення трофності було пов'язане з процесами так званої бентифікації (Остапеня, 2007), тобто зміщенням продукційно-деструкційних процесів від пелагічної підсистеми у бенталь і перифітал (контурні підсистеми). Тому цей процес правильніше називати контуризацією (Protasov, Silayeva, 2014), він був досліджений у водоймі-охолоднику Хмельницької АЕС.

Антропогенні водойми в лімнобіогеомі. У процесі життєдіяльності людина постійно створювала різні водойми —

від малих ставків до гігантських водосховищ на великих річках. Від річкової ділянки водосховища до греблі швидкість течії знижується, зростає інтенсивність седиментації, накопичення дрібних фракцій донних ґрунтів, збільшується глибина, з'являються ознаки стратифікації водних мас. У придонних шарах створюються умови для формування гіпоксійних зон через накопичення органічних речовин, слабе перемішування.

Виконавши лімнологічне порівняння водосховищ і озер, М. Страшкраба (Straškraba, 1996) виділив їх певні особливості (табл. 10.2).

Наведені в таблиці характеристики, безумовно, вказують на значні відмінності між озерами як «класичними» лімнічними системами й водосховищами, які певним чином зберігають ознаки і лімнічних, і лотичних систем. Однією з основних особливостей водосховищ як частково лентичних екосистем є те, що крім автохтонної органіки в них надходить багато алохтонної. За надходження зависей, зокрема алохтонної органічної речовини, «відповідає» лотична частина екосистеми, а їх осадження та накопичення характерні для лентичних систем. Видовжені, витягнуті вздовж річкової долини водосховища (наприклад, Каховське) зберігають характерну для річок білатеральну симетрію, в широких водосховищах (Кременчуцьке, Рибинське) практично неможливо визначити поздовжню вісь, безліч плес створює цілком озерний їхній вигляд.

Концепція лімнічного континууму порівняно з річковим. Концепція річкового континууму (Vannote et al., 1980) дала змогу описати об'єкт реобіогеому — лотичну систему, річку — в узагальненій формі. Чи придатна подібна концепція для лімнобіогеому, яка б уможливила загальну характеристику не водотоку, а водойми? Насамперед слід звернути увагу на подібність і відмінність лотичних і лентичних систем (табл. 10.3). Як бачимо, їхні основні характеристики різні, якщо не протилежні.

Таблиця 10.2. Характеристики водосховищ і стратифікованих озер
(за: Straškraba, 1996, з доповненнями)

Характеристика	Озера	Водосховища
<i>Якісні (абсолютні) відмінності</i>		
Походження, природа	Природні	Штучні
Геологічний вік	Стародавні (плейстоцен)	Молоді (десятки років)
Досягнення зрілості	Повільне	Швидко (перші п'ять—десять років)
Заповнюваний простір	Депресія, геологічний розлом	Річкова долина
Форма	Регулярна, відносно правильна	Видовжена, розгалужена
Максимальна глибина	Поблизу центра (симетричне положення)	Поблизу греблі (асиметричне положення)
Донні осади	Автохтонні	Алохтонні
Симетрія	Радіальна	Білатеральна
Гідрофізичні й гідрохімічні градієнти за протяжністю	Залежать від приток, вітрової дії	Стічні течії
Морфометрія (глибинна)	U-подібна	V-подібна
Стік	Поверхневий	Глибинний
Причини пульсацій (рівня, водообміну)	Природні	Антропогенні
<i>Кількісні (відносні) відмінності</i>		
Відношення водозбір/площа водойми	Менше	Більше
Водообмін	Менший	Більший
Зв'язок із водозбором	Менший	Більший
Коливання рівня	Менше	Більше
Гідродинаміка	Менш регулярна	Більш регулярна
Використання водних ресурсів	Спорадичне	Постійне

Таблиця 10.3. Характеристики лотичних і лентичних екосистем

Характеристика екосистеми	Лотична	Лентична
Багатовимірна структура	Три нерівноцінні осі простору + часова вісь	Дві нерівноцінні осі простору + часова вісь
Основний просторовий градієнт (континуум)	Поздовжній за течією	Радіальний
Градієнт другого порядку	Латеральний	Вертикальний
Характер основних процесів у часі	Циклічні, пульсівні	Поступальні
Зв'язок з ландшафтом	Водотік формує ландшафт	Водойма є похідною ландшафту
Літогенні процеси	За рахунок наносів, які надходять із потоком	Унаслідок седиментації
Спрямованість змін екосистеми	Формування алювію, винесення наносів у гирло (дельту), меандрування, фрагментація заплавних ділянок	Внутрішньо обумовлене старіння, обміління, евтрофування
Просторова структура	Метамерність структури за головним градієнтом	Циклічна, поясна структура
Симетрія	Білатеральна	Радіальна
Плямистість	Згладжена, метамерна	Чітка
Вплив наземних екосистем	Сильний	Слабкий
Частота зон стабільних умов	Рідкісні	Часті
Міграції організмів	Визначаються зовнішніми чинниками (алогенні), дрефт алогенний та автогенний	Визначаються внутрішніми чинниками (автогенні)

Закінчення

Характеристика екосистеми	Лотична	Лентична
Роль алохтонної органіки	Значна	Незначна
Домінуючі екологічні угруповання гідробіонтів у первинній продукції	Перифітон, бентос	Планктон, макрофіти, перифітон
Домінуючі трофічні групи у деструкції	Детритофаги, збирачі	Фільтратори, мулоїди
Роль макрофітів як продуцентів	Незначна	Істотна
Роль макрофітів як чинника формування біотопу	Незначна, рідше — істотна	Істотна

Цілком правомірне виділення певних зон у водоймі за існування їхніх континуальних зв'язків.

Еволюція лімнобіогеому: Водойми з уповільненим водообміном на суходолі існували завжди, з часів появи суходолу та гідрологічного циклу. Проте інтенсивно заселятися вони почали відносно недавно в геологічному масштабі часу. Та є дані, що ще в ранньому археї (3,5 млрд років тому) у водоймі, яка утворилась у кальдері вулкана, в осадах збереглися рештки строматолітів (Пономаренко, 2013), тобто можна вважати, що існували протобіоценози ціанобактерій та археа. Однак вони були доволі ефемерними, як і самі водойми, оскільки рельєф суходолу інтенсивно змінювався. Слід зазначити також, що характер лімнічних екосистем істотно трансформувалася впродовж еволюції біосфери. Вже у верхньому кембрії (520 млн років тому) в континентальних водоймах жили різноманітні артроподи. Водойми

стали стабільнішими, про це свідчить те, що у девоні (почався 415 млн років тому) в континентальних водоймах мешкали двостулкові молюски — організми вже з доволі значним періодом онтогенезу. В мезозої були поширені гігантські озера-моря, дуже своєрідними були водойми карбонівих лісів (Пономаренко, 2003). На думку відомого російського зоолога й гідробіолога Я.І. Старобогатова (1984), генеральне спрямування еволюції екосистем біогеому пов'язане з підвищенням трофності і формуванням своєрідної континентальноводної фауни та флори.

Висновки. Лімнобіогеом як сукупність природних і штучних водойм є частиною гідросфери з її населенням, пов'язаним із суходолом, це накопичувальні ділянки поверхневого стоку.

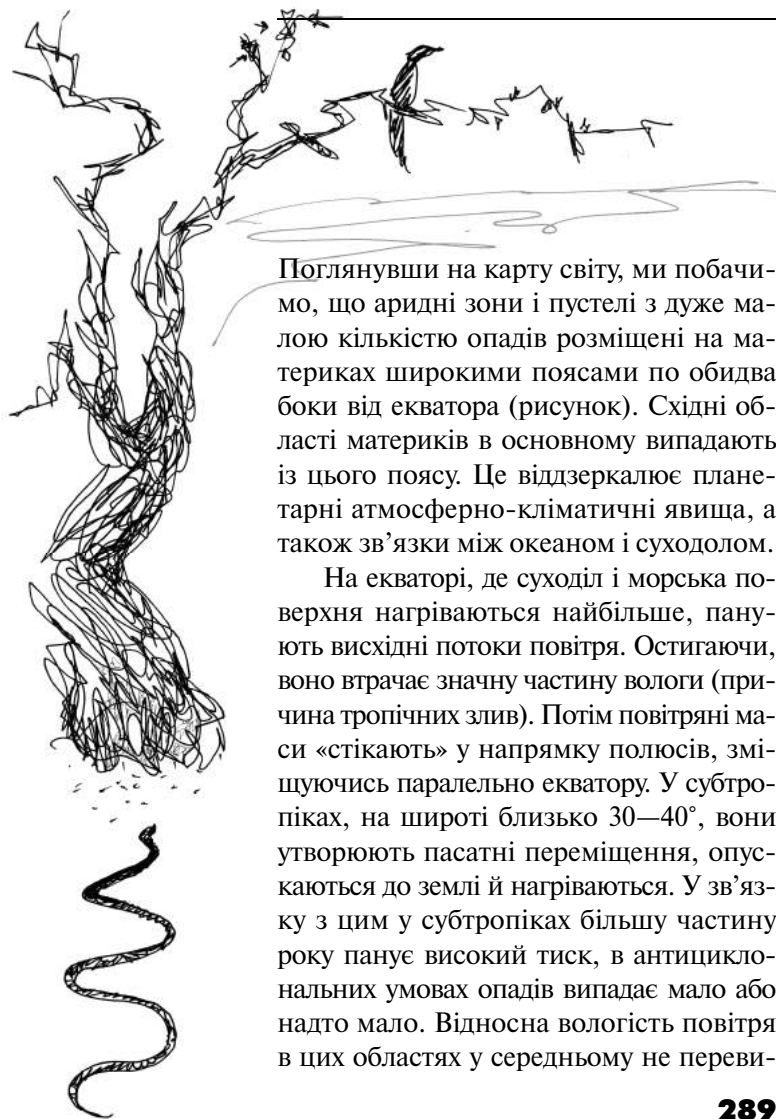
Основні параметри геому визначаються походженням і характером ложа водойми, процесами формування водних мас.

Продукційно-деструкційні процеси в лімнобіогеомі пов'язані з трофністю. Підвищення трофності визначається, як правило, збільшенням надходження біогенних речовин.

Радіально-симетричний принцип організації лімнічних екосистем узагальнений у концепції лімнічного континууму, в якій наведено закономірності зміни основних умов і ценотичних блоків у напрямку від берегової лінії до центра водойми.

Лімнічний біогеом є одним із найдревніших у біосфері. Нині людина дуже активно використовує як водні, так і біологічні ресурси водойм планети. Це призводить як до інтенсивних трансформацій природних водойм, так і до створення багатьох штучних зі своїми екологічними особливостями.

Біогеом пустель



Поглянувши на карту світу, ми побачимо, що аридні зони і пустелі з дуже малою кількістю опадів розмішені на материках широкими поясами по обидва боки від екватора (рисунок). Східні області материків в основному випадають із цього поясу. Це віддзеркалює планетарні атмосферно-кліматичні явища, а також зв'язки між океаном і суходолом.

На екваторі, де суходіл і морська поверхня нагріваються найбільше, панують висхідні потоки повітря. Остигаючи, воно втрачає значну частину вологи (причина тропічних злив). Потім повітряні маси «стікають» у напрямку полюсів, змішуючись паралельно екватору. У субтропіках, на широті близько 30—40°, вони утворюють пасатні переміщення, опускаються до землі й нагріваються. У зв'язку з цим у субтропіках більшу частину року панує високий тиск, в антициклоніальних умовах опадів випадає мало або надто мало. Відносна вологість повітря в цих областях у середньому не переви-



Поширення біогеому пустель

ще 30 % за високих літніх температур. У помірному поясі умови для формування аридних зон створюються в континентальних районах, наприклад, у Центральній Азії. Оскільки ця область обмежена гірськими підняттями, тут утворюється зона високого тиску. Аридні райони на західних берегах материків зобов'язані своїм існуванням взаємодією океану та суходолу. Холодні прибережні течії тут, з одного боку, і суходіл, що добре прогрівається, з іншого — створюють нездоланий бар'єр для переміщення углиб материка вологого морського повітря.

Загальна площа аридних територій, де опадів випадає менш як 250 мм/рік, становить близько 48 млн км². Розрізняють екстрааридні області, де вірогідність постійних засух або відсутності опадів досягає 75—100 %, аридні — 50—75 %, напіваридні — 20—45 %. Провести чітку межу між цими областями складно. Вважають, що типові пустелі займають 23 % площі суходолу (Бабаєв и др., 1986). На окремих материках розподіл аридних зон різний (табл. 11.1).

Отже, на деяких материках певні умови, в яких формуються та функціонують екосистеми пустель, переважають над іншими. Загалом це один із найобширніших біогеомів суходолу. Наша «блакитна» планета є ще й планетою пустель.

Характеристика геому. Для клімадіаграм аридних зон характерна виражена періодичність: високі температури в літній період, зниження температури в зимовий (причому в деяких областях морозні зими — звичне явище) і випадання вкрай малої кількості опадів.

Окремі пустелі (дослідники цього географічного й екологічного об'єкта земної поверхні підкреслюють їхній островний характер) сильно різняться за своїми розмірами та умовами (табл. 11.2).

Слід звернути увагу на дуже великий діапазон абсолютних температур. Наприклад, у пустелі Гобі діапазон мінімальних і максимальних температур перевищує 80 °С. Якщо врахувати, що вказано температуру повітря, а поверхня ґрунту нагрівається більше, то діапазон температур,

Таблиця 11.1. Площі аридних територій на континентах (за: Мейгс, 1955; Бабаєв и др., 1986)

Континент	Території, млн км ²				Частка від площі континенту, %
	екстра-аридні	аридні	напів-аридні	всього	
Австралія	—	3,86	2,52	6,36	83
Африка	4,56	7,30	6,10	17,96	59
Азія	1,05	7,91	7,51	16,47	38
Північна і Центральна Америка	0,03	1,28	2,66	3,97	10
Південна Америка	0,17	1,22	1,63	3,20	8
Європа	—	0,17	0,84	1,01	1

в яких тут мешкають організми, становить понад 100 °С. Добові перепади температури повітря, наприклад у Західній Сахарі, перевищують 30 °С.

Зони високого тиску, характерні для пустель, визначають малохмарну погоду та високу інсоляцію. Так, на рівнинах Середньої Азії тривалість сонячного освітлення 2500—3000 год/рік, це понад 200 сонячних днів. У районі Ташкента сумарна радіація досягає 700 кДж/(м²·рік).

Чимало з найбільших пустель знаходяться на великих висотах, що також може бути чинником зміни вологості і

Таблиця 11.2. Основні характеристики найбільших пустель світу (за: Бабаєв и др., 1986)

Назва	Площа, тис. км ²	Переважаючі абсолютні висоти, м	Температура, °С		Середньо- річна кількість опадів, мм
			абсолютний максимум	абсолютний мінімум	
Сахара	7000	200—500	59	—5	25—200
Намібій- ська	1240	350—1000	53	—2	25
Гобі	1050	900—1200	45	—40	50—200
Великий Басейн	1036	100—1200	41	—14	100—300
Руб-ель- Халі	600	100—500	47	—5	25—100
Калахарі	600	900—950	42	—9	100—500
Велика Піщана	360	400—500	44	+2	125—250
Велика пустеля Вікторія	350	200—700	50	—3	125—250
Сонора	355	900—1000	44	—4	50—250
Каракуми	350	100—500	50	—35	70—100
Тар	300	350—450	48	—1	150—500

значних добових коливань температури. Проте для рельєфу пустель характерні і зниження. Наприклад, депресія Катару має позначку -133 м, Турфанська в Центральній Азії на 154 м нижча за рівень моря. Багато пустель межує з горами: Каракуми та Кизилкуми — із відрогами Тянь-Шаню, південноамериканські пустелі — з Андами. Великі підняття рельєфу істотно впливають на кліматичні умови, особливо на надходження вологого повітря. Велике значення мають край малий наземний і набагато більший підземний стоки води з гір, які живлять ґрунтові води. Більшість пустель світу утворилася у зв'язку з мережею гідрографії та діяльністю річок у минулому, в межах річкових, дельтових і озерних рівнин. Сухі русла річок, які в різних місцях мають свої назви (африканські ваді, австралійські крики, середньоазійські узбої) — обов'язкові елементи ландшафтів пустель. Сухі русла-ваді в Сахарі — помітна частина рельєфу. Вони можуть досягати 30 км завширшки і тягнутися на 400 км і більше. Колись тут текли могутні річки. В деяких пустелях сухі русла періодично наповнюються водами після дощів, можливі навіть повені.

Ґрунти пустель поділяють на кілька літоєдафічних типів: піщані на пухких відкладах древньоалювіальних рівнин, щебнисті на третинних плато, щебнисті на підгірних рівнинах, кам'янисті на солончаках, суглинкові, лесові, глинисті, солончакові. Як бачимо, ґрунти доволі різноманітні. Проте переважають ґрунти неорганічної літогенної природи. Ґрунти пустель часто засолонені, в них утворюються гіпсові шари, вміст гумусових речовин навіть у сприятливих районах становить частки відсотка загальної маси верхніх шарів.

Ґрунти в пустелях, незважаючи на різноманітність гіротермічних умов, формуються під впливом одного найважливішого чинника — значного дефіциту води і тому дуже слабкого промивного режиму. Це зумовлює накопичення мінеральних речовин, які не вимиваються з ґрун-

тів, і значне поширення засолених ґрунтів. Кількість гумусу коливається вельми сильно і прямо пов'язана з продуктивністю біоценозів.

На парадоксальні, на перший погляд, закономірності в гідротермічному режимі піщаних пустель вказував Г. Вальтер (1975). У місцях, де горизонти підземних вод залягають не дуже глибоко, сухі сипкі піски слугують начебто термо- і вологоізолятором і запобігають пересиханню глибоких шарів ґрунту. Чим менше в піску глини і пилу, тим ліпше виявляються його водозберіжні властивості. Крім того, піски здатні вбирати вологу з атмосферного повітря. Основним чинником цього процесу є перепад температури повітря та ґрунту.

Велике значення у формуванні рельєфу, швидше навіть у динаміці рельєфу пустель, має вітер. У пустелі Кизилкуми під дією вітру барханні ланцюги пересуваються зі швидкістю 12—15 м/рік, сильніші вітри здатні переміщувати бархани заввишки 4—5 м зі швидкістю до 40 м/рік. Висота барханів може досягати 50 м. Найбільші піщані утворення на Землі — дюни Великого Західного Ерга на півдні алжирської частини Сахари, вони досягають 300 м.

Істотна роль у формуванні рельєфу належить також рослинності. Затримуючи переміщення пісків, кущові рослини утворюють так звані закущові коси, які доволі стабільні, на них може формуватися трав'яниста рослинність.

Споконвіку існує уявлення, що пустеля — це безмежне піщане море. Ще О. фон Гумбольдт вважав, що Сахара — величезна піщана пустеля, яка тягнеться через Африку до самої Індії. Проте власне піщані ландшафти займають усього близько 20 % її території. У Сахарі переважають кам'яністі ділянки. Власне, як і багато інших пустель, Сахара — це збірна назва кількох. У її східній частині знаходиться Лівійська пустеля, на сході — Аравійська, на півдні — Нубійська.

Пустелі Північної Америки розкинулись у західній частині континенту в субтропічній і помірній зонах. Вони витягнуті у меридіональному напрямку більш як на 2500 км. У холодній пустелі Великий Басейн взимку можливі опади у вигляді снігу. В південніших районах дощі йдуть або взимку, або взимку та влітку (пустеля Сонора). Домінують малогумусні червоно-бурі пустельні ґрунти. У зниженнях рельєфу поширені солончаки. Для ґрунтів у цих пустелях характерні галечник на поверхні, який утворює так звані пустельні бруківки — внутрішньогрунтові шари карбонату кальцію, що формують потужні вапняні шари.

У пустелі Мохаве знаходиться знаменита Долина Смерті — вузька північна її частина площею близько 8000 км². Максимальна зареєстрована тут температура — 56,7 °С. Спека 50 °С із травня по жовтень тут звичне явище.

У пустелі Сонора температура цілий рік плюсова. У північно-західній її частині тече річка Соноїта, на якій після дощів, що випадають як узимку, так і влітку, бувають бурхливі повені.

У Південній Америці зона пустель займає південно-східну частину континенту. На півночі Чилі знаходиться один із найбільш аридних районів світу — пустеля Атакама. Середньорічна кількість опадів тут у багатьох районах від 2 до 6 мм/рік, є місця, де опади ніколи не випадали! На узбережжі Тихого океану температура впродовж року коливається від 15 до 20 °С, углиб материка підвищується. Велике значення для життя в пустелі мають тумани, які осідають вночі і рано-вранці.

На Австралійському континенті власне аридні території, пустелі займають майже половину його площі. Пустелі знаходяться в тропічному та субтропічному поясах. У літній період, з грудня по лютий, середня температура досягає 30 °С, взимку знижується до 15—18 °С. У центральних областях характерні значні добові коливання температури — 20 і більше градусів. Для цього регіону ха-

рактерна велика мінливість середньорічної кількості опадів: відношення найвологіших років до сухих становить близько 1:20. Низка вологих років може змінюватися серією катастрофічних засух. Так, із 1885 по 1965 рр. було зафіксовано 30 випадків засух тривалістю до року і п'ять випадків п'ятирічних засух (Бабаев и др., 1986).

Велика Піщана пустеля знаходиться в північно-західній частині континенту, витягнута в широтному напрямку. Для її рельєфу, як і для інших пустель Австралії, характерні піщані пасма заввишки від 15 до 40 м. Кількість опадів змінюється від 200 до 400 мм/рік.

Отже, умови в пустелях різноманітні, але об'єднують їх мала і дуже мала кількість опадів, значний перепад температур як протягом року, так і впродовж доби, крайня бідність ґрунтів. Загалом умови мешкання тут для живих істот — одні з найменш сприятливих на Землі.

Характеристика біому. Загальна мізерність ресурсів у геомі пустель обумовлює і мізерність життя, невелике багатство видів, малу кількість організмів. Однак навіть у пустелі Атакама, де зволоження найменше на всій Землі, ґрунт не мертвий, після змочування водою в ньому були знайдені живі бактерії (Maier et al., 2004).

Ценотичними адаптаціями життя в пустелі є розрідженість і мозаїчність розподілу рослин по території. Так само невеликі і скупчення тварин. Характерним є перехід до криптичних форм існування, але з високим потенціалом швидкого переходу до активного життя в короткі періоди випадання опадів. Широко використовується ґрунтовий ярус для створення нір, кубел. Багато організмів, наприклад терміти, все життя проводять, не виходячи на денну поверхню.

Аридні умови в тому чи іншому вигляді, на тих чи інших територіях існували, вочевидь, завжди в біосфері, зокрема в останні геологічні епохи (тим паче, що поняття аридизація відносне). Серед вищих рослин є таксони на

рівні цілих родин (мареві, паролісткові), значна частина представників яких зосереджена саме в аридних зонах (Дроздов, Мяло, 2001). В екосистемах пустель трапляється велика кількість рептилій. Є всі підстави вважати, що в становленні цієї великої еволюційної гілки саме періоди аридизації клімату на планеті зіграли найважливішу роль. Це саме можна сказати і про комах.

Фотостастрофи. Конвергентні адаптації до умов аридних зон виявляються як на рівні життєвих форм, так і на рівні структури фітоценозів. Терафіти — рослини, що переживають несприятливі (а це може бути велика частина року або навіть кілька років) умови — дуже поширена тут життєва форма. Власне адаптації до криптичного способу існування доповнюються високою екоморфологічною і фенологічною пластичністю. Вона виражається у варіюванні розмірів рослин, ступеня галузнення, здатності змінювати періоди вегетації та переходу до криптичного стану залежно від умов. У пустелі розрізняють основні притосування, які пов'язані з фазами розвитку рослин у часі. Так, у середньоазійських пустелях виділяють дві групи рослин — зимуючі, які проростають восени, і незимуючі, що сходять тільки навесні (Серебрякова, 1972). Очевидно, це знижує ступінь конкуренції за мізерні поживні ресурси. Рослини першої групи закінчують свій життєвий цикл навесні цвітінням і плодоношенням, вони більш холодостійкі і менш вимогливі до вологи. Багато з них мають розеткові пагони. У другій групі з'являються ознаки ксероморфності, вони з глибокою кореневою системою, без розеток, посухостійкі, здатні вегетувати все літо в умовах посухи. У першій групі генеративний період короткочасний, у другій — плодоношення починається рано і триває до кінця вегетаційного сезону. Морфологічні та фізіологічні адаптації до дефіциту вологи у пустельних рослин різноманітні. Рослини роду *Calligonium* безлисті, мають так звані хмизоподібні пагони. Асимілювальними

органами є саме вони, транспірація, а отже, і втрата води, незначні (Вальтер, 1975).

Своєрідні, близькі до екстремальних умови потребують специфічних адаптацій. Дивовижні рослини літопси (*Lithops*), що мешкають у південноафриканських пустелях, називають «віконними». Значна частина цієї невеликої, завдовжки всього 3—4 см, рослини занурена в ґрунт. На поверхню виступає лише плоска, начебто зрізана верхівка потовщеного листка рослини, що вкрита прозорою кутикулою. Крізь це своєрідне «віконце» світло проникає до фотосинтезуючих органів літопса. Вся ця екоморфологічна «конструкція» сприяє істотній економії води.

Деякі злаки, що ростуть на піщаних рухомих ґрунтах, здатні чинити пасивний опір засипанню піском. Вони легко проростають крізь шар піску завтовшки 15—20 см. Нестачі кисню в піщаному ґрунті не буває. Важливу роль у розселенні рослин на піщаних ґрунтах відіграє вегетативне розмноження. Осока піщана (*Carex physodes*) утворює довгі повзучі кореневища, від яких через кожні 5—10 см відходять надземні пагони. Таких пагонів може бути до 400 на 1 м², підземна біомаса може досягати 1 кг/м² за надземної — 30 г/м².

Для рослинності пустель характерна крайня розрідженість заростей. Це стосується як дерев і чагарників, так і трав'янистих рослин. У середньоазійських пустелях склад рослин великою мірою залежить від характеру ґрунтів. На пісках трапляються кушисті або деревоподібні саксаул (*Haloxylon*) і кумарчик (*Agreofillum arenarium*), на засоленних ділянках — однорічні солянки. У гіпсово-кам'янистій пустелі переважають зарості і напівчагарники полину, біюргун, поодинокі дерева саксаулу. На глинистих ділянках ростуть полини, багаторічні солянки. Навесні і в м'які зими розвивається ефемерна трав'яниста рослинність.

У центральноазійських пустелях (Джунгарія, Гобі) у флорі домінують види родини маревих, складноцвітих, айстрових, злаків. У долинах сухих річок трапляються розріджені чагарники саксаулу і тамариксу (*Tamarix laxa*).

За різноманітністю рослинності Сахара поступається багатьом пустелям світу. Переважають ефемери, звичайні багаторічні ксерофіти з могутньою кореневою системою. Сукулентні рослини не характерні для Сахари. На суглинкових ґрунтах рівнин розріджений трав'янистий покрив утворюють різні види злаку аристиду (*Aristida plumosa*, *A. obtusa*). Звичайний у Центральній і Південній Сахарі *Panicum turgidum* — дике просо. Сильно розріджений деревно-чагарниковий ярус рослинності представлений окремими видами акацій і саксаулів.

Високим ступенем ендемізму вирізняється флора пустелі Наміб на південному заході Африки. Своєрідна вельвічія дивовижна (*Welwitschia mirabilis*) з монотипної, представлені одним родом і одним видом родини вельвічієвих. Товстий, понад метр у діаметрі, стовбур цього «дерева» майже повністю знаходиться в ґрунті, на поверхні тільки два величезні листки. Через велику кількість продихів листки вбирають вологу з туманів, тому ці рослини не ростуть далі як на 50 км углиб пустелі від узбережжя. Вік найстарших особин — до 2000 років.

У найбільшій пустелі Південної Африки Калахарі рослинний покрив більше нагадує середньоафриканські савани. З деревних рослин типовими є різні акації, з трав'янистих — злаки. На піщаних ґрунтах виростають дуже важливі для багатьох тварин дикі кавуни, що мають місцеві назви тсамма (*Citrillus lanatus*) і гемсбок (*C. naudinianus*). Ці плоди запасують велику кількість вологи, їх поїдають не тільки рослиноїдні, а й хижаки.

В американській субтропічній пустелі Сонора рослинність дуже своєрідна і відносно багата, флора вищих рослин налічує близько 2500 видів. Тут трапляються дерева

та чагарники, однорічні й багаторічні трави, різноманітні сукулентні форми. З життєвих форм рослин найбагатше представлені ксерофіти, однорічні ефемери, дрібні чагарники, стовбурні й деревоподібні ксерофіти. На піщаних алювіальних рівнинах поширений розріджений ліс із мескітових дерев, висота яких може досягати 18 м. У північно-східній частині пустелі на щербистих ґрунтах формується своєрідний ліс із кактусів, серед яких домінує сагуаро (*Carnegiea gigantea*).

Для дуже бідної рослинності південноамериканської пустелі Атакама характерні рослини, які вловлюють тумани, що надходять з океану. На піщаних ґрунтах виростають куртини тілландсій (*Tillandsia* sp.) з родини бромелієвих. На висоті в кілька сотень метрів формується пояс ефемероїдів, оскільки туманів тут більше, ніж у низинах. У зимовий період вони утворюють неряшний килим зелених рослин і повністю засихають улітку. На висоті 500—700 м, де тумани тримаються майже цілодобово, формується тип рослинності, який називають ломас. Трав'яний покрив досягає висоти 0,5 м, домінують рослини з родини маревих, пасльонових, гвоздичних. Доповнюють ландшафт окремі кактуси, що сягають висоти 10 м.

Рослинність і флора австралійських пустель доволі багата, тут налічується понад 2000 видів вищих рослин, багато ендемічних таксонів. Видовий ендемізм досягає 95 %. Серед ендемічних родів є і фонові пустельні злаки, такі як тріодія (*Triodia*). У складі пустельних фітоценозів найпоширеніші псамофільні (на піщаних ґрунтах), вони займають близько 40 % території пустель.

Хоча таксономічний склад рослин у тих чи інших пустелях різний, показники їхньої біомаси та продукції доволі близькі. У середньому в пустелях загальна біомаса рослин у розрахунку на суху речовину — близько 25 ц/га, рідко досягає 100 ц/га. Первинна продукція тут також найнижча з усіх наземних біомів — менш як 10 ц/(га·рік).

Найвищі показники фітомаси в аридних зонах — у рідколіссях Австралії, де її може бути до 250 ц/га, і саксаулових рідколіссях Середньої Азії — до 50 ц/га.

Гетеротрофи. Природно, що за такої малої первинної продукції рослин вкрай низькі показники біомаси тварин — від 1 до 15 кг/га. Серед безхребетних найбагатше представлені прямокрилі, жорсткокрилі, перетинчастокрилі, таргани, з-поміж хребетних — рептилії і гризуни.

Фауна центральноазійських пустель нечисленна за видовим складом, ізолюваність регіону сприяла ендемізму в багатьох групах тварин. Є ендемічні роди серед гризунів, тут мешкає єдиний представник родини верблюжих — дикий двогорбий верблюд (*Camelus bactrianus*). Серед гризунів найрізноманітніші тушканчики.

У пустелях Іранського нагір'я дуже різноманітні гризуни — піщанки. Велика піщанка (*Rhombomys opimus*) розміром 20 см, риє глибокі, до трьох метрів, нори, живе колоніями. Харчуються піщанки здебільшого рослинною їжею, проте поїдають і комах, яйця птахів.

За відносної бідності таксономічного складу пустель загалом тваринний світ Сахари охоплює доволі багато видів. Тут мешкає близько 70 видів ссавців, ~80 видів птахів, що гніздяться, стільки ж видів мурашок, понад 300 видів жуків-чорнишів, майже 120 видів прямокрилих. Загальна кількість видів тварин у Сахарі наближається до 4000, але з них не більш як 500 видів є по-справжньому пустельними мешканцями (Бабаев и др., 1986).

Екосистеми в цілому. Біогеом пустель разом із біогеомами океанічного дна і пелагічним океанічним ми віднесли до групи «суббіотичних». Живий покрив у них вкрай розріджений, біотична складова в структурі екосистеми представлена, як писав В.І. Вернадський, «життям розсіяним». Їхній загальний вигляд пов'язаний з абіотичними компонентами. Чинники середовища, які визначають мізерність життя, різні, як різні і зони у біосфері, зайняті ци-

ми екосистемами. Для пустельних екосистем основними лімітувальними чинниками розвитку життя є низьке зволоження, мінімальна кількість опадів, обмежена можливість отримання води з ґрунтових горизонтів.

Слід зазначити, що пустелі не тільки часто обрамлені підняттями рельєфу, а й ізольовані у зв'язку з особливостями умов. Такий доволі острівний їх характер сприяє тому, що в них формуються ендемічні види та вищі таксони фауни і флори, аж до одновидових родин рослин. З погляду фізіологічних і поведінкових адаптацій життя в екстремальних умовах пустель потребує абсолютно специфічних пристосувань.

Стосовно угруповань автотрофів у пустельних екосистемах, то вони мають цілу низку специфічних властивостей. Ось як їх підсумував Г. Вальтер (1975) на основі досліджень, проведених Л.Е. Родіним. Для всіх рослинних угруповань підземна фітомаса значно перевищує надземну. Відмінності невеликі тільки в угрупованнях ефемерів. На коріння припадає до 90 % усієї фітомаси. У структурі щорічного опаду також переважає коріння. Вміст зольних (неорганічних) елементів в опаді пустельних рослин вищий (до 8 %), ніж в опаді лісових (3 %) і степових (7 %) угруповань. Вміст азоту в опаді також вищий, аніж в інших угрупованнях, наприклад у бореальних лісах — 0,5 %, а в пустельних — 1,7 %.

В угрупованнях гетеротрофів значно розвинена група ґрунтових організмів. Доволі численні терміти та інші комахи, які будують розгалужені системи ходів у ґрунті. Характерною групою безхребетних-фітофагів є мурашки-женці, що споживають насіння рослин і їхні зелені частини. Хребетні представлені передусім гризунами. Загалом в екосистемах пустель є всі взаємодіючі трофічні блоки, наявні всі трофічні групи. У певному сенсі можна провести паралель між пустелями і тундрою, в цих біогеомах сильна негативна дія абіотичних чинників: неста-

ча вологи — в першому та низькій температурі — в другому, причому ці впливи відбуваються протягом значного періоду року.

Хоча первинна продукція в тундрі дещо вища, ніж у пустелях, різноманітність хлорофітофагів у пустелі більша, зокрема це видно зі складу гризунів, комах-фітофагів. Дуже значне розмаїття великих травоядних тварин. У тундрі більш розвинений блок ґрунтових гетеротрофів. У пустелях ґрунт в основному використовується для створення осель. Тут різноманітні гетеротрофи другого порядку, насамперед плазуни, комахи. Багатьма видами представлені і м'ясоїдні ссавці. Однак, як і в тундрі, у пустелі дуже невелика харчова спеціалізація на всіх трофічних рівнях. Це притаманно всім екосистемам суббіотичного типу.

Екосистеми пустель можна розмістити в умовний ряд, який визначається основною для них характеристикою геому — ступенем зволоження, кількістю опадів. За різноманітністю виділено шість їхніх типів (Второв, Дроздов, 2001). Перший, найбільш виражений тип аридних екосистем, формується в умовах повної або майже повної відсутності опадів. Такі екосистеми існують, наприклад, у Центральній і Східній Сахарі, Південній Америці. Це єдиний тип пустель, що цілковито відповідає своїй назві.

Пустельні екосистеми другого типу також практично позбавлені дощів, проте певна кількість вологи надходить в екосистему у вигляді конденсату частих туманів. Ідеться про прибережні тропічні та субтропічні пустелі Атакама і Намібійську. У тропічних і субтропічних областях з літнім максимумом опадів формується третій тип аридних екосистем. Прикладом може бути малга-скреб у Центральній Австралії або Південна Сахара. За характером гіротермічного режиму вони утворюють перехідну зону до саван. В аридних екосистемах четвертого типу також спостерігається літній максимум опадів, проте вони відрізняються холодним зимовим періодом і приурочені

до помірних широт. Це пустелі центральноазійського типу, представлені в Середній і Центральній Азії.

П'ятим типом аридних екосистем є напівпустелі Патагонії. Ритміка вегетації тут визначається наявністю морозної зими. Саме з цієї причини рослинність вегетує влітку, незважаючи на порівняно жорсткі умови зволоження.

У тропічних і субтропічних широтах формується шостий тип аридних екосистем з вельми різноманітними варіантами. Об'єднувальною ознакою слугує нерегулярний або двовершинний ритм зволоження в поєднанні зі сприятливим температурним режимом, що уможливорює зимову вегетацію. До цього типу належать пустеля Сонора, деякі райони Сахари, напівпустелі Верхнє та Велике Карру (Австралія), колючі ксерофітні зарості в Сомалі, Гран-Чако, чагарникові екосистеми Північно-Східної Австралії. Для рослинного покриву екосистем цього типу вельми характерні деревно-чагарникові формації, різні сукуленти, а також геофіти. В останній, сьомий, тип аридних екосистем входять субтропічні та помірно теплі пустелі, низькотравні напівсавани, сукулентні та колючокоушові чагарники, які живуть в умовах вологого зимового періоду і тривалої посухи. В межах Євразії це ірано-туранські пустелі.

Еволюція біогеому. Про древність біогеому пустель свідчить високий ступінь конвергентної функціональної подібності невеликої загалом кількості функціональних груп на основі досить високої різноманітності. Інакше кажучи, невелика в цілому первинна продукція, обмеженість складності просторової структури фітоценозів, ґрунтового горизонту може підтримувати існування простих трофічних мереж. Проте кількість видів гетеротрофів, різноманітність життєвих форм великі. Щодо геому, то аридні умови в тих чи інших регіонах Землі, мабуть, існували завжди. Цілі геологічні періоди характеризувалися аридним, сухим

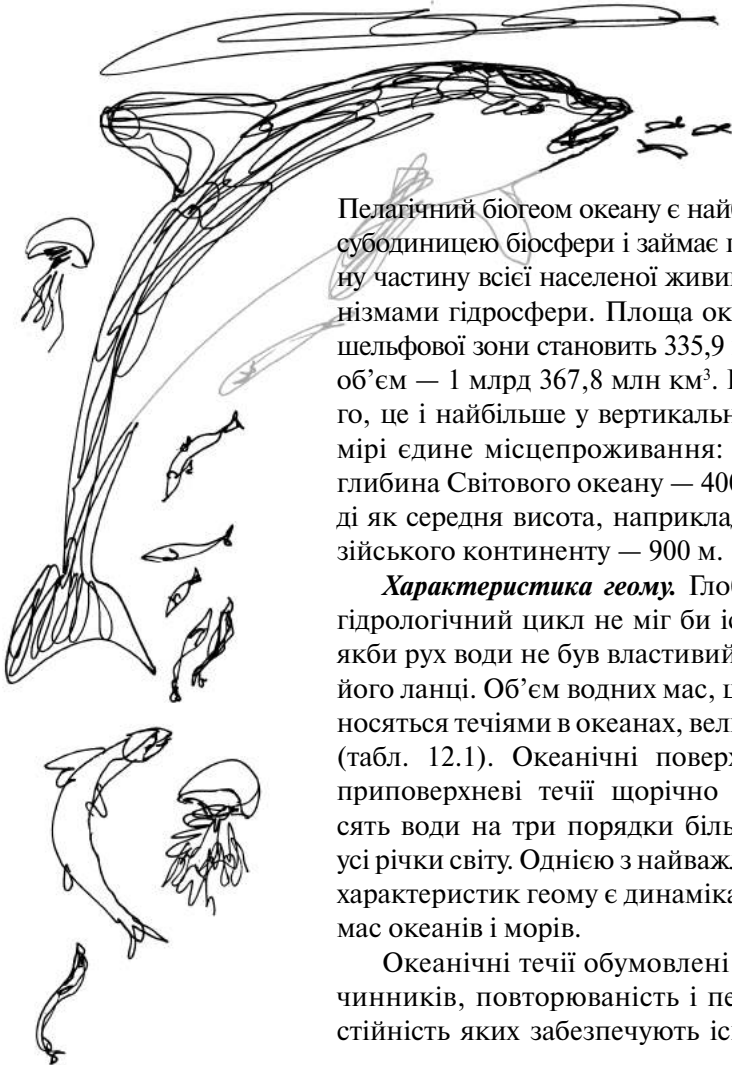
кліматом на значних територіях. Наприклад, у пізній юрі відбувалася загальна аридизація клімату Землі.

Висновки. Екосистеми пустель належать до суббіотичного типу, в них переважають абіотичні компоненти. Вони створюють у типових пустелях загальний габітус екосистем.

Аридні зони поширені на суходолі, в сучасній біосфері це один із найбільших за розміром біогеомів.

Деяким парадоксом пустельних екосистем є велика різноманітність таксонів, життєвих форм, екоморф як рослин, так і тварин, на тлі доволі низької первинної продукції. Це може обумовлюватися значним геологічним часом існування біогеому.

Пелагічний біогеом океану



Пелагічний біогеом океану є найбільшою субодиницею біосфери і займає переважну частину всієї населеної живими організмами гідросфери. Площа океану без шельфової зони становить 335,9 млн км², об'єм — 1 млрд 367,8 млн км³. Крім того, це і найбільше у вертикальному вимірі єдине місцепроживання: середня глибина Світового океану — 4000 м, тоді як середня висота, наприклад, Євразійського континенту — 900 м.

Характеристика геому. Глобальний гідрологічний цикл не міг би існувати, якби рух води не був властивий кожній його ланці. Об'єм водних мас, що переносяться течіями в океанах, величезний (табл. 12.1). Океанічні поверхневі та приповерхневі течії щорічно переносять води на три порядки більше, ніж усі річки світу. Однією з найважливіших характеристик геому є динаміка водних мас океанів і морів.

Океанічні течії обумовлені низкою чинників, повторюваність і певна постійність яких забезпечують існування

досить стабільної картини поверхневого водообміну Світового океану (рисунок).

Для океанів, що знаходяться в обох півкулях, характерні великі циклональні (проти годинникової стрілки в Північній півкулі) та антициклональні (в протилежному напрямку) циркуляції вод.

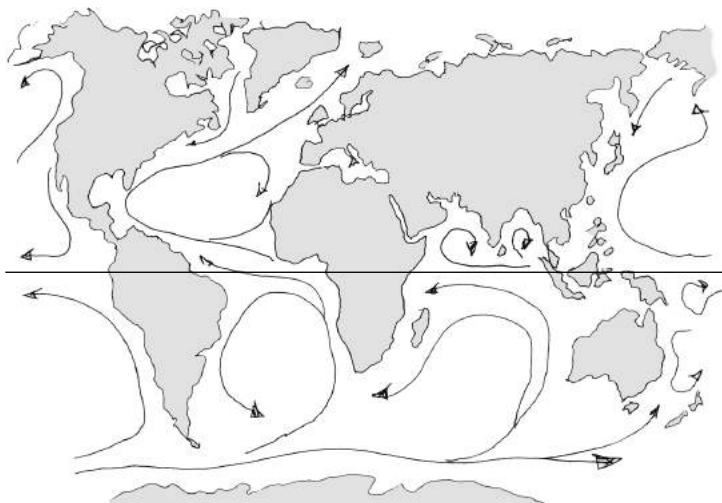
Циркуляційний рух в океані є причиною підймання водних мас у центрах циклональних і опускання — в антициклональних циркуляціях. Коловороти та вири дуже характерні для динаміки океанічних вод.

Течії, створювані тимчасовими і нетривалими вітрами, називають вітровими, а створювані тими, що дмуть постійно, панівними вітрами — дрейфовими. До дрейфових течій належать пасатні, мусонні течії.

Для океанів, розміщених у двох півкулях (Атлантичний, Тихий), характерні приекваторіальні пасатні течії, спричинені пасатними вітрами, що дмуть уздовж екватора; розбиваючись об східне узбережжя материків, вони утворюють океанічні циркуляції. Про масштаби переміщення водних мас океанічними течіями можна судити за витратою води в Гольфстрімі. На виході з Флоридської протоки вона становить близько 26 млн м³/с, далі досягає 82 млн м³/с, що в 60 разів більше за витрату води усіх річок світу.

Таблиця 12.1. Характеристика рухливості водних мас океанів (за: Львович, 1974, зі змінами й доповненнями)

Океан	Об'єм, млн км ³	Річна витрата внутрішніх течій, млн км ³	Інтенсивність водообміну, роки (об'єм/витрата)
Тихий	725	6,56	110
Атлантичний	338	7,30	46
Індійський	290	7,40	39
Північний Льодовитий	17	0,44	38



Загальна схема течій Світового океану

Розподіл температури по поверхні океану в цілому залежить від географічної широти, а саме, від інтенсивності сонячного випромінювання, проте поверхневі течії значно ускладнюють картину.

У приантарктичній зоні, де вплив материків мінімальний, ізотерми майже повторюють лінії паралелей. В усіх океанах можна спостерігати розширення ізотерм до східних берегів материків, особливо в Атлантичному.

Оскільки найістотнішим джерелом тепла для океану є сонячне випромінювання, а перемішування водних мас відбувається доволі повільно, неминуче виникає термічна різномірність шарів води за глибиною. Для відкритого океану можна виділити кілька типів термічного розподілу за глибиною: приполярний, помірний, субтропічний, екваторіальний. Для всіх типів характерне нерівномірне зниження температури з глибиною, проте в різних зонах це відбувається по-різному. В екваторіальній зоні температура плавно знижується з 28 до 4 °C на глибині близько 600 м. У суб-

тропічних водах із дещо нижчою температурою таке ж зниження відбувається до глибини близько 700 м. У середніх широтах температура знижується приблизно з $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ і досягає $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ на глибині близько 1000 м. Тільки у верхніх шарах океану температура відносно висока, середня температура значної частини океану (понад 90 % об'єму) становить близько $3,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ і лише $\sim 8\%$ об'єму — вища за $10\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Хімічна характеристика океанічних вод. У воді океану виявлено всі хімічні елементи, але їх вміст дуже різний. Концентрація головних елементів — хлору, натрію, магнію, сірки, кальцію, калію, вуглецю — становить кілька мілімолів на кілограм, а таких елементів, як уран, церій, ітрій, лантан, що замикають список із 40 елементів — менш як 10^{-8} моль/кг (Макинтайр, 1981). Виділяють 11 так званих найголовніших іонів: Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Sr^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} , HCO_3^- , Br^- , F^- , CO_3^{2-} . Зі всіх сполук у найбільшій кількості представлені різні солі. Сольова маса океану величезна й оцінюється приблизно в $5 \cdot 10^{15}$ т. Щоб уявити собі цю кількість, наведемо такий розрахунок: якщо всю морську сіль у сухому стані розподілити по поверхні суходолу, то на кожен квадратний метр припаде 330 т, а шар буде понад 100 м завтовшки (Алекин, 1966).

Данський учений І. Форхгаммер ще в ХІХ ст. встановив, що, незважаючи на значні коливання солоності (тобто концентрації солі) в різних ділянках океану і морях, сольовий склад води дуже стабільний. В.І. Вернадський пропонував розглядати співвідношення основних іонів у морській воді як одну з констант Землі як планети.

Близький за складом до морської води розчин можна отримати, змішавши на 1 кг розчину такі солі, г: NaCl — 27,021; MgCl_2 — 2,493; MgSO_4 — 3,368; CaCl_2 — 1,163; KCl — 0,739; NaHCO_3 — 0,206; NaBr — 0,085. Очевидне переважання іонів хлору і натрію, їх вміст становить 83,6 % усіх інших іонів. Сталість іонного складу води зовсім не означає стабільності концентрації солей, тобто солоності.

Солоність основної маси вод океану 34—35 ‰, при цьому понад 70 % усього об'єму — це води із солоністю в дуже вузькому діапазоні — 34,7—35,1 ‰ (Дрейк и др., 1982).

Концентрація кисню в частині гідросфери, що населена організмами, обумовлена балансом його надходження з атмосфери, фотосинтетичної активності фотосинтезувальних організмів, з одного боку, і витрати з іншого — виділення в атмосферу, споживання на біологічне й хімічне окиснення. Розчинність газів взагалі і кисню зокрема залежить від температури, тому у високих широтах концентрація кисню в поверхневих шарах вища, ніж у тропіках — відповідно 8—9 і 4—5 см³/дм³.

Добре вентильована зона з максимальною концентрацією кисню в океані — це поверхневий шар води завтовшки 300—1000 м. Глибше (200—1400 м) концентрація кисню значно знижується: в Атлантичному океані — до 1,0, у Тихому — до 0,4—0,5 см³/дм³ (Алекин, Ляхин, 1984).

Характеристика біому. Таксономічне багатство організмів морської пелагіалі велике. Загальний склад населення пелагіалі океанів і окремих груп становить тисячі видів. Так, у Тихому океані налічується понад 1200 видів водоростей планктону. Багатство біоти океану — близько 275 000 видів (Касьянов, 2002). Врахувавши, що за межами неритичних зон океану мешкає не більш як 20 % видів, причому менша їх частина пов'язана з пелагіаллю, а більша — з дном, загальне видове багатство пелагічного біому можна оцінити в кілька десятків тисяч видів. Однак при цьому не слід забувати, що личинкові стадії багатьох донних форм знаходяться в планктоні, хоча їх набагато менше у відкритому океані, ніж у шельфовій зоні. У внутрішніх морях зв'язок між населенням прибережних вод і морських тіснійший. У Середземному морі в пелагічній флорі і фауні виявлено всі основні групи океанічного планктону. Однак у зв'язку з тим, що в пелагіалі часто трапляються личинки донних тварин або нектобентичні форми, влас-

не пелагічний планктон має ознаки прибережно-пелагічного. Всього в цьому морі більш як 2100 видів організмів, які мешкають у пелагіалі (Пелагиаль..., 1989).

Автотрофний блок екосистем біому представлений в основному мікроскопічними й субмікроскопічними водоростями, серед яких переважають периднієві та діатомові. Тільки в деяких регіонах, наприклад у Саргасовому морі, в субтропічній Північній Атлантиці, цей блок представлений макрофітами — бурими водоростями *Sargassum fluitans*, *S. natans*. Отже, автотрофами тут є дрібні планктонні та великі планкто-нейстонні водорості. Деяку роль відіграють також симбіотичні водорості, що мешкають у тілі деяких кишковопорожнинних плейстону.

Освітленість у компенсаційному пункті, де продукція і деструкція зрівноважені, становить близько 1 % поверхневого освітлення. В Тихому океані, наприклад, це глибина в межах 80—140 м. Саме в цьому фотичному шарі відбувається активний фотосинтез більшості водоростей планктону. Водорості масово розвиваються, якщо товщина фотичного шару не менша за $1/5$ — $1/10$ шару перемішування (Тихий..., 1967). Склад фітопланктону може слугувати індикатором походження та переміщення водних мас. У Тихому океані добре виражений широтний розподіл флористичних комплексів. Виділяють кілька типових зон водоростей планктону: арктично-бореальну, тропічну, антарктичну. Розподіл фітопланктону з урахуванням його великої кількості в океанах симетричний відносно екватора. Найбільша густина популяцій у Тихому океані спостерігається в зоні від Берінгового моря до 30 — 40° зх. ш., на півдні — від приантарктичних вод до 50 — 60° пд. ш. (Тихий..., 1967).

Основна маса фітопланктону зосереджена в океані звичай у верхньому 50-метровому шарі, практично незалежно від зон океану. Вертикальний розподіл фітопланктону визначається не тільки підводною освітленістю, а й характером, інтенсивністю перемішування водних мас,

розподілом біогенних речовин. Такі водорості, як *Planktoniella soli*, *Gossleriella tropica*, мешкають за концентрації фосфатів не менш як 8 мг P/m^3 . У центральньоокеанічних водних масах, де такі концентрації спостерігаються на глибині понад 50 або 100 м, ці діатомові заселяють доволі глибокі шари — 50—100 або 50—200 м. В екваторіальних водах, де концентрація фосфатів у всьому шарі 0—200 м вища за цей поріг, вони заселяють усю товщу фотичного шару. У високих широтах лімітувальним чинником для розвитку фітопланктону в зимовий період є низька освітленість. В екваторіальному та субтропічному регіонах освітленість не є лімітувальним чинником, розвиток водоростей обмежений наявністю біогенів.

Кількісний розвиток і продукція зоопланктону визначаються первинною продукцією фітопланктону, тому глобальна картина розподілу зоопланктону збігається з розподілом фотоавтотрофів. У часовому аспекті слід враховувати ефект запізнення розвитку піків чисельності зоопланктону щодо піків чисельності фітопланктону. Цей період затримання може становити від 1—2 місяців у високих широтах до кількох діб у районах тропічних апвелінгів (Виноградов, Шушкіна, 1985). У разі переміщення води течіями зони максимального розвитку фіто- і зоопланктону можуть зміщуватися на десятки миль. Для холодноводних районів характерне значне домінування в зоопланктоні фітофагів і грубих фільтраторів — еврифагів. У весняно-літній період вони можуть досягати 80—90 % загальної біомаси. У північних районах — це веслоногі ракоподібні *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis*, *C. finmarchicus*, у високих південних широтах — *C. propinquus*, *Calanoides acutus*.

Кількість зоопланктону в різних зонах Світового океану є істотно різною. У центральньому Арктичному басейні навіть улітку біомаса не перевищує $30\text{--}60 \text{ мг/m}^3$, в арктично-бореальних районах біомаса зоопланктону зростає до $200\text{--}500 \text{ мг/m}^3$, у районах, що зазнають впливу теплих

течій (Норвезьке море), вона може досягати 1 г/м^3 . У помірно холодноводних районах Тихого океану, зовнішніх морях біомаса також висока — до $2\text{—}3 \text{ г/м}^3$. Найвищі концентрації зоопланктону пов'язані з полярним фронтом. У субтропічній і тропічній зонах в екосистемах центральних колообігів біомаса зоопланктону низька, всього $20\text{—}25 \text{ мг/м}^3$. Проте річна продукція тут набагато перевищує таку на півночі.

В екваторіальних районах, особливо у східних частинах океанів, завдяки апвелінгу та фронтальним зонам, де вища первинна продукція, біомаса зоопланктону значно більша, ніж у тропічних колообігах. Вона може перевищувати $50\text{—}100 \text{ мг/м}^3$, зростаючи в районах фронтів до 200 мг/м^3 . У східних районах океанів, у зонах фронтів біомаса може досягати $10\text{—}20 \text{ г/м}^3$ (Виноградов, Шушкіна, 1985). У деяких районах (море Скотія, поблизу антарктичної дивергенції) біомаса планктону різко зростає в разі концентрування кріля *Euphausia superba* і може досягати гігантських для планктону величин — до 25 кг/м^3 . Райони концентрування кріля займають до 15 % антарктичних вод.

Отже, у Світовому океані найбільші біомаса та продукція спостерігаються в бореальних і високоширотних південних акваторіях. У тропічних водах це зони, що межують із прибережними апвелінгами, екваторіальні океанічні апвелінги, зони фронтів.

Рибне населення 200-метрового поверхневого шару вод океану небагате. Налічується близько 30 видів хрящових (*Elasmobranchii*) і приблизно 120 видів костистих риб (*Teleostei*). Іхтіофауна на глибині 200—1000 м набагато різноманітніша, ніж поблизу поверхні, тут мешкає понад 500 видів костистих риб, хоча багато дрібних риб слід вважати радше макропланктоном. Від 1000 м і до максимальних глибин видове багатство знижується, налічується понад 150 видів (Парин, 1979). Докладніший опис розподілу

Таблиця 12.2. Систематичне багатство іхтіоценів пелагіалі океану (за: Парин, 1988)

Біотоп	Кількість таксонів		
	Ряд	Родина	Вид
Епіпелагіаль (0—200 м)	21	57	278
Мезопелагіаль (200—1500 м)	17	81	942
Батіпелагіаль (1500—3000 м)	9	23	197
Абісопелагіаль (глибше за 3000 м)	4	8	10—20

по зонах наведено в табл. 12.2. Найбільше таксономічне багатство зафіксоване саме в мезопелагічній, середній за глибиною зоні.

Характеристика екосистем. Попри те що кількість сонячної енергії, яка потрапляє на поверхню океану, змінюється від полюсів до екватора поступово, картина розподілу життя в океані, як і на суходолі, змінюється не так монотонно, і це зумовлює певну біологічну зональність. Поєднання широтної зональності з макродинамікою водних мас створює умови для формування типової для океанів структури розподілу біоценотичних комплексів у пелагіалі.

У Тихому, Атлантичному та Індійському океанах добре виражені субтропічні коловороти з центральними структурами вод у їхніх межах. До цієї системи входить кілька великих пелагічних угруповань. Просторово вони утворені глобальною гідродинамічною структурою океанів.

У трьох океанах спостерігається виділення антициклональних циркуляцій з обох боків від екватора і проміжних комплексів між ними. Циркумантарктичний комплекс є в усіх трьох океанах.

Розподіл біотопів у пелагіалі не випадковий чи мозаїчний, а архітектонічний, з певною ієрархією і закономірними зв'язками (Беклемишев, 1969). В океані є безліч різномасштабних коловоротів, найстійкіші з яких — коловороти

розміром близько 1000 км. Відповідно найстійкішими екосистемами можна вважати екосистеми цих коловоротів.

Для виділення біоценозів пелагіалі характерного масштабу існують біотопічні підстави. Розподіл енергії за специфічними потоками руху води має три піки: перший відповідає масштабу порядку 10 м і пов'язаний із передачею енергії під час хвилювання; другий об'єднує масштаби руху водних мас від 5 до 50 км, збігається з припливами та іншими інерційними коливаннями; третій міститься в зоні 1000 км, він пов'язаний із глобальними відмінностями в теплопостачанні окремих ділянок океану і дією великих баричних (пов'язаних з атмосферним тиском) систем (Мощенко, 2006).

Пелагіаль сприймається органами чуття людини (спостерігача, дослідника) як доволі однорідне середовище і лише інструментальними методами можна зафіксувати її неоднорідність. Проте водні маси океанів не є хаотичним змішанням вод із випадковим населенням. Відносна стабільність, а радше повторюваність чинників середовища створює передумови для існування доволі стійких угруповань. Деякі з них можна характеризувати так: у південному холодноводному, наприклад, чи антарктичному угрупованні, спільному для всіх трьох океанів, до складу фітоценозу входять здебільшого холодноводні види діатомових водоростей і добре виражена зміна складу в різні пори року. Для зооценозу характерна відсутність личинок донних тварин. Трофічні цикли збалансовані слабо, спостерігаються великі сезонні коливання чисельності видів (Беклемишев, 1969).

Рухливість води забезпечує існування в пелагіалі особливої форми угруповань планктону разом зі звичайними фенологічними. Наприклад, циклональні коловороти води, які утворюються та переміщуються уздовж антарктичного узбережжя. У них підіймаються глибинні води, що є збідненими на фітопланктон зонами у центральній частині. А на периферію коловоротів витісняються з центра

багаті на біогени водні маси. Разом із глибинними водами в центр коловоротів підіймається еуфаузійний зоопланктон, скупчення якого приваблюють китів. Так формується динамічне і в просторі, і в часі пелагічне угруповання, основою структури якого є процеси, що відбуваються в планктонних угрупованнях.

Вертикальні міграції. Поверхневі та глибинні зони є ділянками єдиної системи пелагалі. Проте глибинні угруповання без автотрофів можуть існувати лише там, де угруповання фотичної зони мають «недосконалу структуру» (Беклемишев, 1969), яка унеможливує повне використання первинної продукції у поверхневих шарах і цим забезпечує органікою більш глибоководні зони. Гальмування розвитку консументів у фотичній зоні підтримує їх розвиток в афотичній. Цілісність планктонних угруповань визначається як єдністю своєрідного біотопу — водної маси, так і значною подібністю екоморфних адаптацій планктонів, подібністю організації трофічних зв'язків. Планктонні угруповання у фотичній зоні, яка не перетинає термокліну, метаболічно добре відособлені. Тут є основні продуценти гідросфери — планктонні водорості з величезною адсотрофною поверхнею, фаготрофи з різноманітними трофічними адаптаціями, а також редуценти — організми бактеріопланктону. Мабуть, жодне з екологічних угруповань гідробіонтів не має такої метаболічної «самодостатності», як планктонні угруповання.

Вертикальна структура планктону дуже мінлива. Протягом доби багато організмів морського планктону мігрують більш як на 100 м. Вертикальні міграції зоопланктону спричиняють міграції нектону. Слід враховувати, що водні маси переміщуються не тільки по горизонталі, а й по вертикалі. Встановлено (Богоров, 1974), що глибинна локалізація окремих копеподітних стадій *Calanus finmarchicus* у Баренцевому морі в період полярного дня не змінюється. Не змінюється також глибина максимальної чисельності

Microcalanus pygmaeus — 100—160 м. При цьому вертикальні переміщення водних мас становили десятки метрів на добу. Отже, збереження свого місцезоташування в просторі за глибиною потребувало від рачків чималих зусиль, що рівноцінно «міграції на місці». Проте така стабільно-динамічна картина, на думку В.Г. Богорова, характерна саме для умов полярного дня без добової зміни освітленості. В осінній період, за періодичної добової освітленості, організми планктону в тому ж морі активно мігрують.

Тварини планктону здатні до доволі значних вертикальних переміщень. При цьому складається своєрідна структура переміщення та взаємозв'язку живої речовини (Раймонт, 1983), що є серією циклічних переміщень, такий «ліфт» міграцій працює між певними поверхами.

Вертикальні міграції істотно впливають на структуру угруповань пелагіалі. Утворюється своєрідна просторово-часова структура, характерна саме для пелагічного біому. Щось подібне, тільки в набагато менших масштабах, відбувається і в лімnobіомі, це пов'язано з особливостями просторово-часової організації планктону та нектону загалом. Отже, вертикальна глибинна динамічна структура пелагічних угруповань є їхньою найхарактернішою властивістю, що не має аналогів ні в гідросфері, ні на суходолі.

Рибам, як і багатьом іншим мешканцям пелагіалі, властиві онтогенетичні міграції. Наприклад, розмноження всіх океанічних тунців, розвиток личинок і мальків відбуваються в теплій епіпелагіалі, а дорослі особини зазвичай живуть на глибині 100—200 м за температури до 12 °С. Деякі особливо активні риби здійснюють тривалі трофічні вертикальні міграції, наприклад, меч-рибу (*Xiphias gladius*) фіксували на глибині до 600 м.

У пелагіалі чітко простежується «шаруватий» розподіл її населення, зокрема риб. У верхніх горизонтах формуються скупчення біомасою до 80 мг/м³, у верхній частині мезопелагіалі — до 10—20, у нижній — 10 мг/м³ (Парин,

1979). У помірних і високих широтах найбільшу біомасу риб зафіксовано у приповерхневому шарі, в тропіках — у глибших зонах (100—200 м). Істотним елементом нектону та макропланктону пелагіалі є головоногі молюски. Їх чисельність визначається великою кількістю фітопланктону та зоопланктону як корму для риб, оскільки всі вони хижакі і є консументами високого порядку, найімовірніше, не нижче як четвертого. Безпосереднє визначення загальної кількості головоногих, особливо кальмарів, завдання складне унаслідок їхньої рухливості. За даними К.Н. Несіса (1985), загальна біомаса нектонних кальмарів у Світовому океані сягає кількох сотень мільйонів тонн або майже 20 % загальної біомаси океанічного нектону (близько 1 млрд т).

Угрупування океанічної поверхні. До пелагічного біому входить не тільки населення товщі води, а й гіпо-, епінейстон і плейстон. Приповерхневий шар води, межа поділу вода—атмосфера є специфічним біотопом личинок багатьох видів риб, донних безхребетних, тут розвивається ікра, вегетують деякі водорості. Організми гіпонейстону, що мешкають під поверхнею води — дрібні, субмікроскопічні та мікроскопічні форми. На деяких ділянках Середземного моря під час вивчення гіпонейстону в десятисантиметровій товщі води були виявлені специфічні види ракоподібних *Anomalocera patersoni*, *Labilocera wollastoni*, *Pontella mediterranea* (Champalbert, 1971, цит. за: Пелагиаль..., 1989).

Епінейстон і плейстон представлені великими формами тварин. Плейстонних і супутніх плейстону форм в океані налічується близько 100 видів, здебільшого це кишковопорожнинні з родів *Physalia*, *Veleva*. Певний парадокс у поширенні організмів плейстону в океані, основна частина яких є хижакі, полягає в тому, що через фізичні чинники найбільші їхні скупчення формуються в найменш продуктивних зонах океану. У Тихому океані, наприклад, найбільші скупчення велелл і фізалій виявля-

но між 50 і 20° пн. ш. та 10—40° пд. ш. Їхні угруповання можуть тягнутися на багато миль. У деяких районах чисельність *Physalia* і *Veleva* — 1—2 екз/м² поверхні океану. Біомаса плейстону в місцях скупчення організмів буває до 1 г/м² (Савилов, 1969), хоча загалом у пелагіалі океанів вона набагато менша.

Важливим чинником, що підтримує високу чисельність кишковопорожнинних плейстону, є симбіотрофія. У тілі хондрофор містяться зооксанти, первинна продукція яких до певної міри компенсує нестачу тваринної їжі.

У пелагіалі океану відомий ще один своєрідний біотоп — нейстальна перифіталь, плавник природного й антропогенного характеру (Синицин, Резниченко, 1981). Станом на 1975 р. площа субстрату плавника у Світовому океані становила 3500 км². До початку ХХІ ст. вона, ймовірно, зросла не менш як удвічі. Основною частиною плавника є нафтові агрегати, а також різні плаваючі предмети антропогенного характеру. На цих субстратах оселяються різні організми — гідроїдні поліпи, плоскі черви, мохуватки, седентарні багатощетинкові, вусоногі раки, бокоплави.

Основні висновки щодо розподілу показників первинної продукції у пелагіалі Світового океану було зроблено на підставі матеріалів океанологічних досліджень 1950—1960-х років (Кобленц-Мишке, 1965). Вони уточнюються в деталях на основі космічних та інформаційних технологій (Falkowski et al., 1998). Зони з продукцією близько 100 г С/(м²·рік) у пелагіалі є зовнішнім оточенням центральних (від 50 до 100 г С/(м²·рік)) районів, де продукція дещо вища від такої в наземних пустелях.

Трофічні мережі в пелагіалі охоплюють порівняно невелику кількість ланок (Парин, Тимонин, 1985; Levinsen, Nielsen, 2002). У високих широтах на початку харчових ланцюгів містяться діатомові водорості. Основними їх споживачами є копеподи, еуфаузіди, птероподи. У свою чергу, ними живляться хижі копеподи, хетогнати. Зоопланк-

тоном харчуються риби, вусаті кити. На риб полюють хижі риби та кальмари. У бореальних водах із коротким вегетаційним періодом велика роль протистів, що швидко розмножуються. В антарктичних водах значну роль у харчових ланцюгах відіграють ссавці — вусаті й зубаті кити. Число трофічних рівнів у високих широтах рідко перевищує 4—5. У тропічних зонах, зі збільшенням видового багатства й загальним ускладненням екосистем, зростає складність трофічних мереж. Окрім пасовищних харчових ланцюгів, велике значення мають детритні, їхня роль посилюється до центральних частин океанічних коловоротів. Різні частини популяцій, вікові групи можуть входити до різних трофічних груп і рівнів. Наприклад, хижі копеподи можуть поїдати ікру риб, відбувається інверсія трофічних ланцюгів.

Градiєнти і континуум пелагічного біогеому. Основою просторової структури пелагічного біогеому океану є циклічні структури та радіальна симетрія. Біологічна структура океану (Богоров, Зенкевич, 1966) також має елементи радіальної симетрії. Течії можна розглядати і як самостійні утворення з білатеральною симетрією, і як окремі елементи вихрових макроструктур. Приекваторіальні переміщення вод від районів апвелінгів західних берегів континентів також двобічно симетричні. Отже, біотопічні структури з радіальною і білатеральною симетріями в пелагалі взаємопов'язані.

У вертикальному вимірі основною ознакою структури біотопів та екосистем пелагалі є пульсвний характер її кількісних показників — як абіотичних, так і біотичних. Це створює вертикальну шарувату структуру угруповань пелагалі. Дві основні зони — фотична продукційно-деструкційна та афотична деструкційна — розділені внутрішніми глибинними «фронтами», наприклад стрибком густини (пікнокліном). Щодо часового виміру, то сезонні зміни великою мірою залежать від географічного по-

ложення та широти місцевості району. У високих широтах зміни структури біотопу й угруповань істотно більші, ніж у приєкваторіальних.

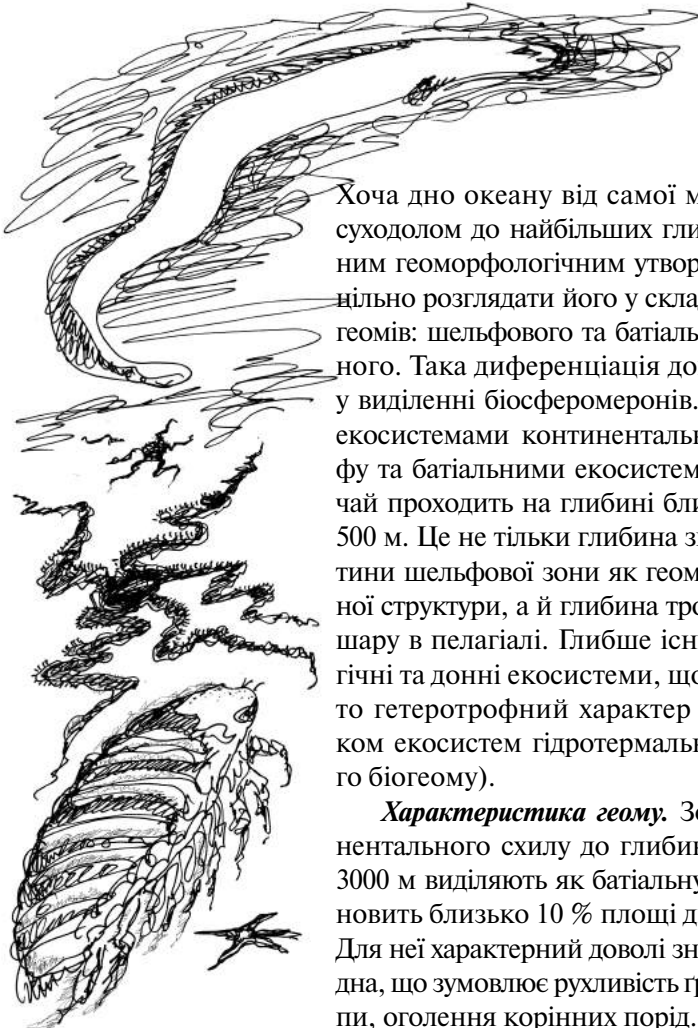
Отже, в пелагічних екосистемах існують три основні типи континууму: радіальний різномасштабних коловоротів, континуум течій і вертикально-глибинний.

Висновки. Екосистеми пелагіалі океану віднесено до суббіотичного типу, оскільки їхню структуру формують абіотичні елементи середовища та чинники. Визначальними є гідродинамічні й термічні чинники. Велике значення у формуванні структури екосистем мають течії та коловороти водних мас різного масштабу.

Основою трофічних ланцюгів і мереж є процеси фотосинтезу, що відбуваються в автотрофній ланці. Мікроскопічні водорості планктону — головні фотосинтезуючі організми. Продукційні показники екосистем невеликі, їх можна зіставити з показниками продукції в екосистемах пустель на суходолі.

Значну роль у формуванні структури угруповань відіграють вертикальні міграції пелагічних організмів. Вони охоплюють практично всі шари океанічної товщі вод.

Батіально-абісальний біогеом



Хоча дно океану від самої межі його з суходолом до найбільших глибин є єдиним геоморфологічним утворенням, доцільно розглядати його у складі двох біогеомів: шельфового та батіально-абісального. Така диференціація доцільна вже у виділенні біосферомеронів. Межа між екосистемами континентального шельфу та батіальними екосистемами зазвичай проходить на глибині близько 200—500 м. Це не тільки глибина значної частини шельфової зони як геоморфологічної структури, а й глибина трофогенного шару в пелагіалі. Глибше існують пелагічні та донні екосистеми, що мають суто гетеротрофний характер (за винятком екосистем гідротермально-сіпового біогеому).

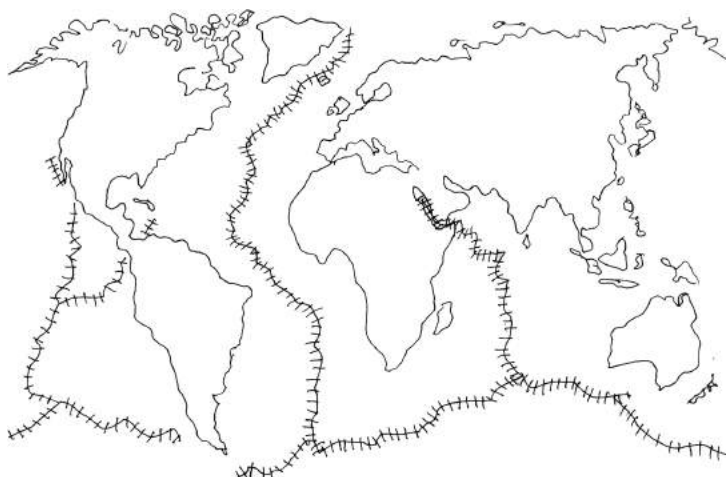
Характеристика геому. Зону континентального схилу до глибини близько 3000 м виділяють як батіальну. Вона становить близько 10 % площі дна океанів. Для неї характерний доволі значний ухил дна, що зумовлює рухливість ґрунтів, осипи, оголення корінних порід. Зона влас-

не океанічного ложа (в основному це глибоководні рівнини) досягає глибини майже 6000 м. Рівнини відокремлені одна від одної узвишшями, а також системою серединно-океанічних хребтів. Глибоководні зони (ультраабісаль, або хадаць) представлені досить нечисленними (не більш як 50) западинами та жолобами, велика частина яких міститься в східній частині Тихого океану. Їхня площа — це близько 1,5 % усієї площі дна океану. Отже, основна частина біотопів батіально-абісального біогеому, а це майже 290 млн км², розміщується на глибині 3000—6000 м. Близько 54 % поверхні нашої планети знаходиться на глибині від 3 до 6 км нижче за рівень моря, тоді як 30 % — у межах 1 км над рівнем моря (Леонт'єв, 1968).

Батиметричні карти океанів свідчать, що рельєф дна Світового океану не менш складний, ніж рельєф материків.

Через незначну гідродинамічну дію, навіть за великого ухилу, вся поверхня дна вкрита седиментованими зависями, що накопичилися тут, тому для біотопів біому характерніші пухкі ґрунти, а не тверді субстрати. Швидкість накопичення осадів у середньому дуже мала — 0,1—10 см/тис. років, їх велика товщина свідчить не про інтенсивність, а про тривалість цих процесів. Течії у придонній зоні не сприяють значному горизонтальному переміщенню осадів, проте й за малоінтенсивного перебігу нерівності дна можуть слугувати ділянками скупчення дрібних фракцій донних відкладів, що переміщуються. Отже, розподіл органічної речовини на дні буває доволі гетерогенним.

Серединно-океанічні хребти — найкрупніші після донних осадкових рівнин геоморфологічні утворення на дні океанів. Серединно-Атлантичний хребет є підняттям, що простягнулося вздовж усього океану смугою завширшки близько 1000 км. Система серединно-океанічних хребтів Світового океану має загальну протяжність близько 60 000 км (рисунок). По гребеню хребтів тягнеться рифтова долина з відносною глибиною до 200 м (від гребенів хребтів) за



Розміщення серединно-океанічних хребтів на дні океанів

абсолютної глибини дна долини від поверхні океану близько 4000 м. Серединно-океанічні хребти в багатьох місцях обриваються глибокими поперечними розломами, по яких можуть відбуватися поперечні (тангенціальні) зрушення, що призводять до замикання фрагментів рифтових долин.

Якими б великими не були серединно-океанічні хребти, майже 70 % площі дна океанів зайнято глибоководними рівнинами на глибині 3000—6000 м.

Донні ґрунти. Колосальну роль в утворенні осадів виконують морські пелагічні організми. За рештками скелетів характерних гідробіонтів названо океанічні донні відклади.

Глобігерінові, або форамініферові, мули складаються в основному з вапняних скелетів планктонних форамініфер *Globigerinae*. Карбонату кальцію в цих мулах 70—90 %. Інший вапняний мул утворений переважно зі скелетів планктонних крилоногих молюсків *Pteropoda*. Діатомові мули, що сформовані здебільшого зі ступок діатомових водоростей, містять від 40 до 90 % SiO_2 . Скелети різних

видів *Radiolaria* утворюють масу крем'янистих радіолярієвих мулів. Площі, зайняті тими чи іншими осадами, дуже різні (таблиця).

Як бачимо, основний простір дна океанів вкритий біогенними мулами.

Сейсмоакустичними методами встановлено, що потужність осадового шару в Атлантичному океані — 600—700 м, у Тихому — 300—350 м (Леонтьев, 1968). Червона глибоководна глина накопичується зі швидкістю від 0,5 до 4,0 мм за 1000 років, діатомові та форамініферові мули — 8—10 мм за 1000 років (Виноградов, 1967).

Глибоководне дно здебільшого складається з пухких донних відкладів, проте наявний також твердий субстрат. Це базальтові скелі заввишки від сотень до тисяч метрів. Кам'янисті субстрати з малим кутом нахилу поверхні зазвичай укриті осадами, але за ухилу понад 25° осадки зсуваються під дією сили тяжіння.

Гідрохімічні умови. Кальцій, що бере участь у підтриманні карбонатної рівноваги, здавалося, мав би дуже рівномірно розподілятися в океані, перебувати в деякому рівноважному стані насичення, проте це не так. Ділянки з недо-

Площі океанічного дна, зайняті різними типами осадів
(за: Виноградов, 1967)

Тип осаду	Площа дна океану, млн км ²		
	Атлантичного	Тихого	Індійського
Вапняний мул			
глобігериновий	40,1	51,9	34,4
птероподовий	1,5	0	0
діатомовий	4,1	14,4	12,6
радіолярієвий	0	6,6	0,3
Червона глина, теригенні та інші осадки	15,9	70,3	16,0

статнім вмістом кальцію у воді — це поверхневі шари у високих широтах і холодні глибинні шари океану. Зниження концентрації кальцію у воді має значні біологічні наслідки. Виявлено, що на великих глибинах з'являються «м'які» їжаки, голотурії, форамініфери. Цей «рахітизм» трапляється на глибинах понад 5000 м. Недонасичення вод низьких широт CaCO_3 на глибинах близько 1000 м досягає $\sim 30\text{--}40\%$ можливого вмісту. Критична глибина — 4000 м, глибше цієї по значки осідання CaCO_3 зникає (Богоров, 1974).

Біотопи цього біогеому не можна розглядати тільки як донні відклади чи інший субстрат, оскільки умови біотопу — це взаємодія власне дна та придонних мас води. Дно океану в різних регіонах стикається з різними за походженням і характеристиками водними масами. У південних частинах Тихого, Індійського та Атлантичного океанів глибше за 3000 м дно омивається холодними антарктичними водами з високою солоністю і порівняно високим вмістом кисню. У Тихому океані на глибині 500—1000 м на дно впливають води з відносно низькою солоністю і підвищеною ($>3^\circ\text{C}$) температурою (Smith, Demopoulos, 2003).

Придонні води на великих глибинах мають доволі постійну низьку температуру. Наприклад, термічні умови в глибоководних жолобах (глибина понад 6000 м) вирізняються дуже стабільним температурним режимом. На глибині 6—11 км зафіксовано температуру від $-0,3$ до $+4,5^\circ\text{C}$. Уже на глибині понад 400 м в океані переважає термічний режим, характерний для бореальної зони на поверхні, а глибше — полярної та субполярної. Для заселення великих глибин в організмів мали б виробитися адаптації до зниження температури, що уповільнюють біохімічні реакції, і високого тиску, який діє подібним чином.

Специфічним для гідробіонтів на глибоководному дні є **чинник тиску**. Якщо на суходолі життя адаптоване до тиску в досить вузьких межах — близько 1 атмосфери, в континентальних водах — до 160 атмосфер, то в батіаль-

но-абісальних і ультраабісальних екосистемах організми мешкають за тиску від 200 до 1100 атмосфер. Високий тиск впливає не тільки на донні, а й на глибоководні пелагічні організми, проте вони мають певну рухливість і можуть підійматися у вищі шари з нижчим тиском, для донних тварин і бактерій це постійно діючий чинник. Високий тиск істотно впливає на життєдіяльність організмів. Підвищення тиску в експерименті до 50—100 атмосфер (відповідає глибині 500—1000 м) спричинювало повний параліч ракоподібних, які мешкають на мілководдях, і не діяло на амфіпод із глибин близько 4000 м (Беляєв, 1989). Швидкість біохімічних реакцій значною мірою залежить від температури середовища і тиску.

Характеристика біому. Ще наприкінці 1960-х років у Тихому океані було відомо понад 1700 видів, 780 родів із 310 родин глибоководних донних безхребетних (Тихий..., 1969). Логічно припустити, що загальне число видів у біомі сягає тисяч. Велике таксономічне багатство в умовах обмежених одноманітних ресурсів видається диверсіологічним парадоксом. Можливо, наші уявлення щодо просторової одноманітності умов перебільшені, оскільки певна концентрація ресурсів створює передумови для локального підвищення багатства населення. Крім того, зростанню таксономічного багатства в біомі загалом могла сприяти значна стабільність умов протягом тривалого часу.

Склад тварин змінюється залежно від характеру біотопу. На твердих субстратах домінують сесильні седиментатори — губки, кишковопорожнинні, форамініфери. Бідні на органічні речовини м'які ґрунти населені угрупованнями з переважанням рухомих збирачів — поліхет і нематод, багаті на органічні речовини донні відклади — угрупованнями з невеликою кількістю видів поліхет, які будують трубки. Звичними мешканцями донних рівнин батіалі є голкошкірі — морські зірки, офіури *Ophiomusium lymani*, *Ophiophthalmus normani*, голотурії *Scotoplanes globosa*. Крім того,

трапляються гастроподи з нептунід, трохіід, риби (макроуриди, зоарциди), а також ракоподібні. Різноманітна мейофауна — нематоди, форамініфери, гарпактикоїди з ракоподібних. Підводні гори мають виходи твердих порід, для населення яких характерні седентарні форми. З трофічних груп превалують седиментатори — антипатарії, горгонарії з кишковопорожнинних, морські лілії, офіури, вусоногі раки (Rogers, 1994; Smith, Demopoulos, 2003).

Життєві форми глибоководного бентосу доволі різноманітні. Організми, що мешкають на поверхні дна, отримують їжу як з водного середовища (фільтратори), так і з поверхні осадів, де формується детритно-бактеріальна плівка. Це джерело їжі, яке постійно поновлюється, дуже важливе для бентичних організмів, такі форми виділяють в окрему трофічну групу збирачів (Перес, 1969). Бактерійною плівкою харчуються не тільки організми, що мешкають на поверхні донних відкладів, а й інтрабіонти, які, частково виходячи назовні зі сховищ, збирають бактеріально-детритні агрегати (наприклад, деякі поліхети). Більшість організмів макро- і мегафауни активно споживають її як харчовий субстрат, тому скаламучування та руйнування цієї плівки істотно впливає на трофічні умови на дні (Перес, 1969; Glover, Smith, 2003).

Бенталь є цілісним біотопом, найхарактерніші, властиві саме йому життєві форми — це інтрабентонти, тобто організми, які мешкають у ґрунті. В окрему життєву форму слід виділити рухомих інтрабіонтів, що харчуються ґрунтом, або детритофагів-поліфагів, оскільки, пропускаючи через кишковик ґрунт цілком, вони отримують їжу у вигляді бактерій, дрібних безхребетних, детриту. Проникнення в пухкі ґрунти сприяло широкій радіації життєвих форм, що мешкають у ґрунті, ведуть малорухливий спосіб життя і не переривають зв'язку з придонною водою. Ці форми отримують їжу в результаті фільтрації. Одні з них використовують морфологічні адаптації (молюски з довгими си-

фонами), інші — фабричні: трубки, через які прокачується вода, а з неї фільтрується суспензія зависей (поліхети).

Важливою екоморфною характеристикою бентичних організмів є їх розмірно-масовий спектр (Воробьева, 1999). Малі розміри організмів мейобентосу (0,3—1,0 мм) дають змогу істотно знизити їхні енергетичні витрати на переміщення між часточками ґрунту. До певних типів ґрунтів приурочені як окремі популяції, так і цілі біоценози. Гранулометричний склад часточок визначає ступінь піддатливості субстрату під час переміщення організмів бентосу.

В екосистемах біому відсутні первиннопродуценти. Всі трофічні ланцюги мають детритну природу.

Екосистеми батіально-абісального біогеому займають донні біотопи афотичної зони з порівняно низькою і постійною температурою, переважно окисними умовами, зовнішнє джерело органічної речовини та енергії яких міститься у фотичній зоні океану.

Енергетичні процеси всіх донних екосистем значною мірою залежать від «згасального дощу детриту» з поверхневої продуктивної зони. Для всього океанічного дна цей потік у середньому оцінюють в 1—10 г $C_{\text{орг}}/(m^2 \cdot \text{рік})$. Наприклад, на глибині абісали 4000—6000 м під продуктивними водами екваторіального апвелінгу потік органічної речовини (у $C_{\text{орг}}$) становить 1—3 г/($m^2 \cdot \text{рік}$) (Glover, Smith, 2003). Проте схема, за якою цей потік поступово слабшає з глибиною, але все-таки безперервний від поверхні до дна, видається дещо спрощеною. Пелагічний біом, що «накриває» дно згори, структурований і зовсім не інертний. На шляху до дна детрит, образно кажучи, неодноразово проходить через кишковики мешканців пелагалі, які, у свою чергу, і самі стають детритом.

Хоча відомий французький океанолог Ж.М. Перес (1969) вважав, що органічна речовина, продукована поверхневим планктоном, не потрапляє глибше за 2000 м і дощ органіки так само мало приносить користі глибоководному бентосу,

як і глибоководному планктону, незаперечним є зменшення кількості органічної речовини з глибиною і пряма залежність кінцевої величини потоку органічної речовини біля дна від продуктивності на поверхні. Так, потік речовини з верхніх шарів моря справді «згасає», проте певна симетричність показників великої її кількості на поверхні і дні океану існує. За величини потоку органічної речовини з верхніх шарів до дна до $0,5 \text{ г } C_{\text{орг}} / (\text{м}^2 \cdot \text{рік})$ біомаса бентосу становила близько $10 \text{ мг } C / \text{м}^2$, за $1,0 \text{ г } C_{\text{орг}} / (\text{м}^2 \cdot \text{рік})$ — 30, за $1,5 \text{ г } C_{\text{орг}} / (\text{м}^2 \cdot \text{рік})$ — дещо більше як $50 \text{ мг } C / \text{м}^2$ (Smith, Demopoulos, 2003).

Відповідно до основних положень концепції біологічної структури океану (Богоров, Зенкевич, 1966), велика кількість донних організмів в океані значною мірою відображає показники продукції в його поверхневому трофогенному шарі.

Узагальнення даних різних авторів щодо великої кількості донної фауни батіалі й абісали також підтвердило (Smith, Demopoulos, 2003) значні їхні відмінності в тих чи інших регіонах Тихого океану. Велика кількість донної фауни, безперечно, пов'язана з інтенсивністю потоку органічної речовини до дна океану з верхніх продуктивних шарів.

Трофічну структуру угруповань глибоководного бентосу визначають тварини трьох груп: детритоїдні, які харчуються детритом із донних осадів, сестонофаги, що живляться з придонної води завислим сестоном; м'ясоїдні, які харчуються живими організмами і трупами (Соколова, 1969). Окрім решток організмів тварин на дно потрапляють крупні рослинні залишки, зокрема і з суходолу. Наприклад, деякі ехіуриди знайдені у фрагментах деревини, піднятої з глибини близько 6000 м, або у фрагментах коренищ морських трав, що потрапили на океанічне глибоководне дно (Беляев, 1989). Розроблено узагальнені карти розподілу окремих трофічних груп на дні, проте очевидно, що трофічна структура визначається не географічними координатами, а екологічними умовами. Концепцію форму-

вання оліго- або евтрофних зон у бенталі океану, трофічній зональній як елемент загальної біологічної структури океану розробила М.Н. Соколова (1976). Евтрофні чи оліготрофні умови створюються в бенталі внаслідок більшого або меншого надходження органічної речовини із зон фотосинтезу. В евтрофних зонах концентрація органічного вуглецю в осадах становить 0,25—1,50 % маси сухої речовини осадів, середовище нейтральне або відновне, окисні умови створюються біля поверхні осадів. Тут можуть мешкати як споживачі суспензій і поверхневої плівки детриту, так і детритоїди глибших шарів відкладів.

Оліготрофні умови формуються за малого надходження органічної речовини. Осади в цих зонах характеризуються низькою концентрацією $C_{\text{орг}}$ ($< 0,25$ %) і високими додатними значеннями окисно-відновного потенціалу, тобто тут умови окисні. Формується глобальна система трофічних зон у бентосі океану, пов'язана зі структурою продукційних зон у пелагалі океану. В евтрофних зонах переважають такі детритоїди, як морські зірки, голотурії, неправильні морські їжаки, молюски. В евтрофних умовах важлива роль м'ясоїдних тварин, здебільшого некрофагів.

Значну частку глибоководної донної макрофауни становлять споживачі детриту. За допомогою природних маркерів нукліда ^{234}Th встановлено, що рухомі голотурії (*Pan-nichia mozeleyi*) виключно вибірково споживають детритні агрегати, що накопичилися на дні не більш як місяць тому (Miller et al., 2000).

Особлива роль відведена тваринам-некрофагам. Вони поїдають трупи великих тварин, що потрапили на дно, зокрема китів масою порядку 10^4 кг. Слід звернути увагу на важливу особливість зміни локальних умов у батіалі й абісалі, що спричинює зміни статусу екосистем і віднесення їх до різних біогеомів. В умовах дуже слабкого водообміну в місцезнаходженнях решток крупних тварин локально трапляються відновні умови, тому тут часто фік-

сують специфічні організми, споріднені з гідротермальними та сиповими. Такі локальні зони з відновними умовами й дефіцитом кисню доволі ефемерні. Наприклад, труп кита масою близько 5 т донні організми «об'їдають» до скелета менш як за чотири місяці, але скелет руйнується набагато повільніше.

Рештки дрібніших тварин розкладаються швидше. В експерименті 50 кг риби на дні Тихого океану було «скелетизовано» менш ніж за три тижні (Smith, Demopoulos, 2003). При цьому протягом лічених годин і діб формувалися величезні скупчення донних тварин. Наприклад, чисельність офіур *Ophiophthalmus normani* могла досягати 700 екз/м². Зафіксовано також скупчення кумових раків, поліхет, п'явкоротих міксин *Eptatretus deani*, анопліпом *Anoplopoma fimbria*, крабів із родини літодід.

У результаті застосування пасток з принадами для дослідження скупчень тварин в ультраабісалі на глибині понад 9000 м встановлено, що вони можуть налічувати 4000 екземплярів амфіпод (Wolff, 1976; Hessler et al., 1978, цит. за: Беляєв, 1989). Однак на цих глибинах такі скупчення були практично одновидовими — амфіподи *Hiron-della gigas* до 4 см завдовжки, тоді як на меншій глибині в них траплялися голкошкірі, багато інших безхребетних і риби. Донна ділянка, на якій концентруються рухомі некрофаги, справді величезна порівняно з розмірами самих організмів, за оцінкою Г.М. Беляєва (1989), її радіус становить не менш як 1—2 км. Загалом у трофічній структурі глибоководних угруповань переважають слабоспеціалізовані форми. (Це можна розглядати як одну з адаптацій для більшості організмів з абіотичних біогеомів — пустельних, пелагічних, батіально-абісальних.) В умовах обмежених ресурсів трофічна спеціалізація ускладнює добування їжі, тому такі трофічні групи, як облігатні хижакі, становлять усього десяти частки відсотка загальної кількості макрофауни (Smith, Hamilton, 1983).

Отримання даних про кількість організмів на великих глибинах пов'язане зі значними технічними складнощами та матеріальними витратами. Проте на підставі отриманих натурних даних і екстраполяцій, що ґрунтуються на загальних концепціях, структурі й продуктивності океану, ще на початку 1970-х років складено карту розподілу біомаси донних тварин Світового океану (Зенкевич и др., 1971). Встановлено, що біомаса закономірно зменшується від континентів до центра океану. Виявлено закономірності розподілу біомаси в угрупованнях глибоководного бентосу: значне переважання площі дна з біомасою менш як 1 г/м^2 ; біомаса бентосу на більшій частині океанічного дна — $0,05$ — 1 г/м^2 . Особливо бідні обширні простори оліготрофних тропічних зон. Біомаса дещо збільшується в приекваторіальних зонах у західних частинах океанів, де поверхневі води продуктивніші.

Важливим джерелом органічної речовини є теригенні знесення, частина яких накопичується в ультраабісальних прибережних жолобах. Наприклад, у Перуансько-Чилійському жолобі, глибина якого сягає 7000 — 9000 м , біомаса зообентосу порядку 10 г/м^2 , тобто така ж, як на батіальних глибинах (Беляев, 1985). Біля західних берегів Мексики і поблизу Каліфорнії глибини 1200 м трапляються за 50 миль від берега, тут загальна біомаса досягає 36 — 40 г/м^2 , що порушує загальну картину зменшення біомаси бентосу з глибиною. Згідно з розрахунками, загальний запас донних тварин у глибоководних екосистемах можна оцінити в 3 — 4 млрд т (Беляев, 1985).

Ультраабісальні ($>6000 \text{ м}$) глибини приурочені до двох форм донного рельєфу: океанічних улоговин більш-менш округлої форми і витягнутих жолобів. Деякі дані щодо життя на глибині до $6,5$ тис. м отримані ще наприкінці XIX ст., проте населеність дна на глибині понад 7000 м видавалася сумнівною ще наприкінці 1940-х років (Pettersson, 1948, цит. за: Беляев, 1969). Умови мешкання гід-

робіонтів в ультраабісалі стабільні стосовно температури. Її коливання в усій ультраабісалі невеликі — від 1,1 до 3,6 °С, не більш як 1 °С для кожного жолоба з мінімальними просторовим і часовим градієнтами. Показники солоності також доволі стабільні — зміна 20 % на глибині 6000—10 000 м. Зазвичай тут високий вміст кисню у воді — понад 3 см³/дм³ (Беляев, 1969). У глибоководних жолобах осади накопичуються інтенсивніше, ніж на решті поверхні дна океану.

На ультраабісальних глибинах знайдено мікроорганізми, протисти і понад 30 класів багатоклітинних тварин (Беляев, 1989). Наприкінці 1980-х років вивчена абісальна фауна налічувала близько 150 видів протистів, майже 700 видів багатоклітинних. Список крупних таксонів ультраабісальної фауни дивовижно довгий, фауна дуже різноманітна. Сюди входять близько 30 груп — від губок до риб. Проте на рівні родів і видів більшості ультраабісальних організмів (окрім поліхет і форамініфер) властива «ендемичність», приуроченість саме до цієї зони галосфери. Така приуроченість пов'язана з добре вираженою стенобатністю, пристосованістю до вузького діапазону тиску. Практично в усіх групах організмів видове багатство з глибиною знижується. Наприклад, якщо поліхет із глибини 6—7 км відомо понад 50 видів, то з глибини понад 10 км — усього три види (Беляев, 1989).

Чисельність живих бактерій у донних осадах з глибин понад 10 км становить сотні тисяч і мільйони в 1 см². В екосистемах глибоководного бентосу доволі важлива роль найпростіших. Тут постійно трапляються форамініфери, комокіацеї, ксенофіофори. Щільність їхніх популяцій сягає одиниць і десятків на 1 м², зафіксовано їх скупчення. З підводних знімків видно, що подекуди до 50 % дна вкрито псевдоподіями форамініфер. За даними дночерпальних проб, біомаса тварин у глибоководних жолобах може досягати величин порядку грамів на 1 м². При цьому в ульт-

раабісали помірної зони поблизу континентів біомаса вища, ніж у центральноокеанічній.

Спостерігається закономірність загальноєкологічного характеру: лімітувальна роль певного чинника (в даному випадку тиску) визначає зниження видового багатства, проте пристосовані види отримують перевагу в реалізації ресурсів, особливо якщо їх велика кількість зумовлюється зовнішніми чинниками.

Поверхня донних осадів на дні океану значно модифікується під впливом активної діяльності багатьох організмів, що підтверджують численні сліди тварин, трубки, фекальні викиди. Про активність донних тварин свідчить не тільки поява різних слідів, а й їх зникнення як наслідок біологічної трансформації спадів. У батіальній зоні ці сліди зникають за 0,5—2 місяці, тоді як у мезотрофній абісали — більш як за рік (Smith, Demopoulos, 2003). Мабуть, тільки ультраабісальні жолоби за їхнім локальним поширенням можна розглядати як окремі екосистеми зі своїми угрупованнями. Виділити окремі екосистеми й угруповання організмів у батіалі й абісали вельми складно. Тут на сотні й тисячі кілометрів немає жодних істотних екологічних меж і бар'єрів. Слід ще раз підкреслити, що в цей біогеом входять не тільки екосистеми власне бентичні, локалізовані на м'яких осадових ґрунтах, а й екосистеми океанічних хребтів, проте через крайню складність досліджень дані про ці екосистеми ще дуже мізерні.

Уявлення про доволі однорідні умови на глибоководному дні породили первинні концепції відсутності біогеографічної неоднорідності абісальної фауни (Bruun, 1957, цит. за: Океанологія..., 1977). Нині цими концепціями знехтувано, проте це не суперечить існуванню всесвітніх ареалів окремих таксонів. За рельєфом дна, характером придонних течій у Тихому океані визначають виділення не менше як шести великих топографічних зон, відносна ізоляція яких визначає особливості їхнього населення.

Градiєнти і континуум батіально-абісального біогеому. Батіально-абісальний біогеом охоплює значні за розмірами і континуальні за структурою екосистеми. Основними чинниками, що визначають біологічні градiєнти, є глибина, точніше, тиск і потік органічної речовини, що надходить ззовні. Хоча велика частина біотопів представлена типовою бенталлю (пухкі ґрунти), важливу роль відіграють і біотопи перифіталі (тверді субстрати). Екологічні градiєнти через гігантські розміри екосистем дуже малі, тобто на великих відстанях зміни умов і біоценозів незначні. Просторово виділяють два основні вимірювання: вертикальне за глибиною і горизонтальне, пов'язане з радіальною біотичною макроструктурою океану. Енергетична залежність від радіально структурованих пелагічних екосистем визначає концентричний розподіл ізобент у масштабах океанічних екосистем батіалі й абісалі.

У часовому вимірі слід підкреслити значну стабільність, малу мінливість як умов геому, так і біоценотичних процесів. Проте в разі локального концентрування органічної речовини у вигляді тваринних і рослинних решток швидко відбувається просторове переформування угруповань, скупчення гідробіонтів.

Еволюція біогеому. Як залежний від пелагічного біому, його продукційного потенціалу, донний абісальний гетеротрофний біом і його екосистеми могли сформуватися еволюційно пізніше за пелагічний. Водночас пелагічний біом, очевидно, завжди залежав від надходження біогенів із глибин океану, зокрема внаслідок процесів, що відбувалися на дні. Розкладання органічної речовини і вивільнення біогенів відбувається в результаті діяльності мікроорганізмів-редуцентів. У давні епохи тварини, проникаючи в батіальні й абісальні глибини, знаходили донні біоценози бактерій, які там сформувалися. Можливо, великі глибини почали заселятися тваринами ще в допалеозойські часи. Оскільки питання про характер, місце берегової лінії ма-

териків у зв'язку з їх дрейфом, зміною контурів і, відповідно, широтним розміщенням залишається нез'ясованим, складно говорити про високоширотне чи приекваторіальне походження глибоководної фауни. Найімовірніше, вона походить із різних місць, тим паче, що термічний режим океану за всю історію життя в ньому зазнав значних змін. Якщо в приповерхневій зоні коливання максимальних температур було відносно невеликим (24—30 °С), то в абісали вони значно змінювалися — від 2 до 20 °С. Термічні зміни неминуче тягнули за собою зміни інших характеристик геому. Складно уявити, що за майже повного вирівнювання температури на поверхні і в придонних шарах, як це було в юрському періоді, кисневий режим на значній глибині був би сприятливим. Отже, заселення дна на великих глибинах океану, мабуть, відбувалося неодноразово після майже повного вимирання оксидантної фауни.

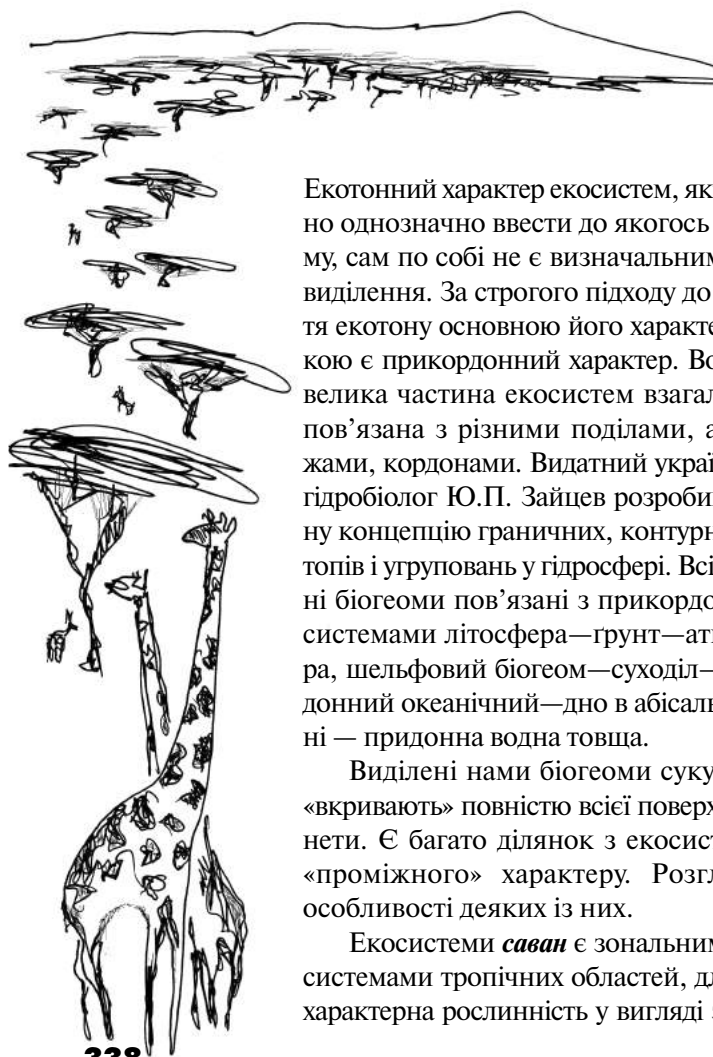
Висновки. Для біотопів донних океанічних екосистем характерні відсутність сонячного світла, відносно низька температура, високий тиск. Значна частина біотопів — це глибоководні рівнини з акумульованими на них седиментами різного походження. Істотна частина цих осадів має біогенну природу.

Умови, зокрема термічні, доволі стабільні, взагалі для геому характерні невеликі градієнти чинників середовища.

Стосовно населення глибоководного дна, то воно має досить багатий таксономічний склад. Хоча щільність організмів загалом невелика, в разі появи концентрованої їжі швидко скупчуються організми-некрофаги і сапрофаги.

Енергетично екосистеми батіального біогеому залежать від невикористаної в пелагічній частині первинної продукції фотоавтотрофів. Усі трофічні ланцюги мають детритну природу.

Позабіогеомні екосистеми



Екотонний характер екосистем, які складно однозначно ввести до якогось біогеому, сам по собі не є визначальним для їх виділення. За строгого підходу до поняття екотону основною його характеристикою є прикордонний характер. Водночас велика частина екосистем взагалі тісно пов'язана з різними поділами, або межами, кордонами. Видатний український гідробіолог Ю.П. Зайцев розробив цілісну концепцію граничних, контурних біотопів і угруповань у гідросфері. Всі наземні біогеоми пов'язані з прикордонними системами літосфера—грунт—атмосфера, шельфовий біогеом—суходіл—океан, донний океанічний—дно в абісальній зоні — придонна водна товща.

Виділені нами біогеоми сукупно не «вкривають» повністю всієї поверхні планети. Є багато ділянок з екосистемами «проміжного» характеру. Розглянемо особливості деяких із них.

Екосистеми *саван* є зональними екосистемами тропічних областей, для яких характерна рослинність у вигляді зімкне-

них злакових покривів, на фоні яких розподілені поодинокі або розріджені дерева чи чагарники, для умов характерні більш-менш тривалі сезони засухи (Вальтер, 1975).

Основні форми рослин у савані — це трави і деревні форми. Чи не є ці екосистеми чимось на зразок лісостепу помірних кліматичних зон, розміщених у тропіках? Наприклад, деякі біогеографи прямо вказують на зв'язок саван із сухими лісами, називаючи їх саванним рідколіссям (Второв, Дроздов, 2001).

Характеристика геому. Для кліматичних умов савани характерна відносно невелика кількість опадів: граничне значення — 600 мм/рік (Вальтер, 1968). Крім того, випадання опадів нерівномірне. Періоди засухи можуть тривати від двох до десяти місяців. Отже, має значення вкрай різка відмінність періодів зволоженості. У період засухи одним із найважливіших чинників є пожежі. Ймовірно, цей чинник існував завжди, проте з появою людини він втратив ознаки випадковості.

Нині існують два типи саван, екосистеми яких близькі за своїм виглядом, але мають різне походження. Перший із них — це так звані зональні, природного генезису екосистеми, які сформувалися під впливом специфічних абіотичних (насамперед кількість опадів та їхня періодичність) і біотичних (конкурентні взаємовідносини між рослинами, а також дія тварин — від комах до крупних ссавців) чинників.

Другий тип саван — вторинні утворення, причиною формування яких стала антропогенна діяльність, насамперед це практично щорічні пожежі, спричинені людиною, які підтримують певну «рівновагу» між деревними і трав'янистими формами рослин — утворюється рослинний покрив, сформований зімкненим травостоєм, на тлі якого осібно ростуть вогнестійкі дерева. В таких похідних саванах ґрунти аналогічні лісовим, але вони збіднені на гумус унаслідок знищення органічних речовин під час

пожеж. Перезволоження в сезон дощів і, навпаки, сильне висихання в період засухи спричинюють утворення на невеликій глибині в ґрунті залізистої кірки, яка порушує процеси транспортування вологи.

Саме явище періодичних пожеж має певну «структуру». Дія вогню не хаотична, тому можливі певні адаптації до цього чинника. Температура під час пожежі на різних рівнях від землі далеко не однакова. Найвища вона на висоті 0,5 м — 280—560 °С. Біля самої поверхні ґрунту відбувається короткочасне (на дві—чотири хвилини) підвищення температури до 70—100 °С, на глибині 2—3 см вплив вогню практично не позначається.

Характеристика біому. Умови періодичних засух і пожеж стали істотним чинником для адаптаційного процесу в біомі савани. У савані постійно взаємодіють два типи рослинності: трав'яна і деревна, представники яких характеризуються абсолютно різними шляхами еволюції в одних і тих самих умовах середовища. Таке саме «змішування» трав'янистих рослин і дерев спостерігається в помірній зоні в лісостепу, проте, як зазначають геоботаніки, «лісостеп є мозаїчним макрокомплексом, в якому елементи лісу та степу здебільшого залишаються різко розмежованими» (Вальтер, 1968). Типова ж савана є достатньо рівномірною «сумішшю» трав'янистих рослин і дерев (хоча, як зазначав І.А. Жирков (2010), для деяких типів савани характерний так званий латчастий ландшафт із певними скупченнями дерев і чагарників).

Г. Вальтер простежив зміну рослинності в Південно-Східній Африці залежно від умов зволоження і температури. За рівня опадів до 100 мм за сезон волога не проникає глибоко в ґрунт. Вичерпавши всю вологу протягом короткого вегетаційного періоду, трав'янисті рослини висихають, залишаються лише бруньки відновлення. За рівня опадів близько 200 мм можуть розвиватися вже високорослі трави, але й вони впродовж вегетаційного сезону практично

повністю споживають вологу. І лише за подальшого підвищення кількості опадів у ґрунті створюється певний запас вологи, коли можуть виростати вже деякі чагарники. Проте автор цього дослідження дійшов висновку, що на всіх стадіях трави залишаються конкурентною домінантою.

Трави і дерева використовують різну, якщо не протилежну стратегію фізіологічних адаптацій. Злаки, як правило, різняться дуже інтенсивним транспіруванням, яке не знижується навіть у період засухи. Тому за нестачі вологи відбувається доволі швидке відмирання, висихання рослин. Несприятливий період трав'янисті рослини переживають у криптичному (приховане життя) стані.

Зовсім інша стратегія у деревних рослин. З настанням дефіциту вологи вони здатні різко скорочувати транспірування, тобто витрату фізіологічно необхідної в організмі води. Це відбувається шляхом зімкнення продихів. Наприклад, вічнозелені жорстколисті види дерев можуть переносити тривалі періоди засухи без великих втрат води, тоді як інші скидають листя в суху пору року.

Узагальнити відмінності у потребах злаків і деревних рослин щодо рівня вологи загалом можна так:

- деревні рослини потребують великої кількості вологи, вже хоча б з огляду на їхню масу, значний сумарний фотосинтез;
- запаси води в ґрунті мають бути достатніми, щоби забезпечувати хоча б мінімальну витрату вологи рослинами;
- коренева система дерев достатньо могутня, тому велика вологоємність ґрунтів не є обов'язковою умовою їхнього зростання;
- злаки здатні вирости за набагато меншого зволоження й переходити у стан глибокого спокою, в криптичний стан, коли споживання вологи практично може припинятися.

Злаковий покрив у найбільш зволжених районах Африки формується травою імператою (*Imperata cylindrica*)

або слонячою травою (*Pennisetum purpureum*), яка може досягати кількох метрів заввишки, нагадуючи плантацію цукрової тростини. У типових саванах різних материків найчастіше домінують види бороданя (*Andropogon*), аристиди (*Aristida*), гіпаренії (*Hyparrhenia*).

Як уже зазначалося, дуже важливий у саванах чинник пожеж, тому трав'янисті рослини пристосовані до відновлення після пожеж, а деревні — мають адаптуватися до них. Тварини або покидають зону пожеж, або, наприклад ґрунтові, можуть переживати їх у глибині ґрунту. За частин пожеж зберігаються так звані дерева-пірофіти, стійкі до вогню. В Австралії існують деякі види дерев, здерев'янілі плоди яких можуть кілька років висіти на гілках і розкриваються тільки в разі пожежі.

Гетеротрофи. Як у гіллі і в дощозелених лісах, у саванах найважливішою групою сапрофагів є терміти. Комахи будують термітники, висота яких нерідко досягає 2—3 м, у виняткових випадках — 9 м, а діаметр — 30 м. Однак найчастіше вони порівняно невеликі, виступають над землею не більш як на метр. Такі, наприклад, конічні споруди термітів *Amitermes vitosus* у Північній Австралії.

На площі 1 га в сезонно-посушливих тропічних ландшафтах налічується від 1—2 до 2000 термітників. Зазвичай їх бувають десятки й сотні, причому щільність великих колоній із кількома мільйонами особин кожна (представники макротермітин або назутитермітин), як правило, менша — 10 на 1 га. Наземні споруди термітів займають близько 0,5—1 % поверхні савани. Маса матеріалу, з якого побудовані термітники, дуже велика. Наприклад, у савані Заїру маса субстрату в термітниках досягала 2400 т/га, що відповідає шару ґрунту завтовшки 20 см на цій площі.

Роль термітів у савані настільки велика, що виділяють так звану «термітну савану» (Вальтер, 1968). Своїм походженням вона зобов'язана не самим комахам, а залишеним ними будовам. Хоча матеріал термітників не-

родючий, структура ґрунту тут сприятлива для зростання деревних рослин.

Серед гетеротрофів першого порядку чимало груп стають набагато помітнішими та ряснішими порівняно з гілеєю. Це стосується, наприклад, наземних молюсків, саранових, гризунів, копитних. Ці групи тварин харчуються травою або зеленню чагарників, а гризуни — також цибулинами та кореневищами геофітів. Рясне плодоношення злаків та інших рослин із дрібним насінням обумовлює збільшення чисельності зерноїдних птахів. Серед мурашок у помітній кількості з'являються види, що харчуються насінням трав (мурашки-женці). Велика кількість зеленої маси та насіння трав у приземному ярусі створює передумови для концентрування споживачів цих кормів. Одними з перших споживачів фітомаси є саранові.

За наземної сухої фітомаси трав'яного ярусу $0,5\text{--}0,9\text{ кг/м}^2$ жива маса саранових тут досягає $1\text{--}2\text{ г/м}^2$, а сумарна маса інших прямокрилих — зазвичай $0,5\text{--}1\text{ г/м}^2$. Маса всіх безхребетних-хлорофітофагів, у тому числі гризунів, копитних, здебільшого близька до $0,1\text{--}0,5\text{ г/м}^2$. Разом із гризунами загальна біомаса всіх травоїдних тварин, мабуть, наближається до $0,1\text{--}0,5\text{ г/м}^2$ (Второв, Дроздов, 2001).

Велика первинна продукція, ефективне використання її в коротких трофічних ланцюгах копитними, відкритість простору та людина з вогнепальною зброєю призвели в савані до тих самих наслідків, що і в прерії. Винищення тварин мало катастрофічний для екосистеми характер. Перші білі поселенці в Африці були приголомшені, побачивши величезні стада різноманітних тварин на великих територіях. Їх винищення почалося ще у XVIII ст., після того, як голландці заселили південну частину Африки. Першою (ще до 1880 р.) була винищена блакитна кінська антилопа (*Hippotragus leucophaeus*). Її долю розділили деякі підвиди зебр, передусім квагга (південний підвид зебри

Equus quagga quagga, вона тільки «частково» смугаста). Бури, місцеве біле населення, знищували цих тварин не тільки для отримання шкур, м'яса, а й звільняли території для сільськогосподарської діяльності. Зі шкур квагги виготовляли мішки для зерна. Людина знищила антилопу бонтбок, білолобого бубала, білохвостого гну, гірську зебру та інші види. Решта території Африканського континенту переживала ті самі явища в міру заселення її європейськими колоністами. Наочним прикладом є слони, колись поширені на всьому континенті на південь від Сахари. Протягом кількох століть слоняча кістка та чорні раби були основними предметами африканського «експорту». У 1860 р. лише Англія ввезла до 550 т слонячої кістки! Якщо врахувати, що середня маса бивня становила близько 10 кг, то для забезпечення цього експорту було вбито до 30 000 тварин. Усього до 1880 р. в Африці за рік знищували до 70 000 слонів (Дорст, 1968). Така ж доля спіткала і носорогів. За деякими даними, щорічно вбивали до 2 млн антилоп.

Як і в дощових лісах, наймогутнішою групою хижаків серед безхребетних є мурашки. Дуже багато видів мурашок саван мають близьких родичів у гілеї.

Хижакими другого порядку, в даному випадку мермікофагами і термітофагами, є деякі спеціалізовані хребетні. Ссавці-термітофаги нерідко разом поїдають і мурашок, хоча терміти все ж таки становлять велику частку їхньої їжі. У Південній Америці це великий мурашкоїд, кілька видів броненосців, в Африці й Азії — панголіни (ящери), в Африці — трубкозуб, в Австралії — сумчастий мурашкоїд.

Багато копитних, гризунів та інших великих трав'яїдних збагачують фауну крупних хижих птахів і звірів. Особливо яскравим прикладом є Африка з її багатим набором хижих звірів різних розмірів і спеціалізацій — від левів до дрібних віверових. Не менш багатий набір стерв'ятників: гієни, грифи, марабу, шакали. Частина з них може і хижачити. Вельми різноманітний комплекс некрофагів і серед безхребет-

них — це різні гнойові мухи, жуки-мертвоїди, шкіроїди, багато видів мурашок. Деякі стерв'ятники водночас споживають і гній трав'яних тварин; до копрофагів належить і багато інших груп (жуки-гнойовики, низка двокрилих).

Екосистеми в цілому. Коротку характеристику екосистем савани дав Ю. Одум (1975), вказавши на основні чинники їх формування і функціонування: це екосистеми в тропічній зоні, де випадає велика кількість опадів (1000—1500 мм), але є більш-менш тривалий сухий сезон, під час якого часто виникають пожежі. Сукупність цих умов доволі несприятлива, тому багатство видів і форм організмів тут загалом невелике. Часто на значних територіях домінує по одному виду злаків і дерев. Проте серед консументів, особливо крупних копитних, картина інша. Різноманітність таксоценоу парно- й непарнокопитих дуже велика. Очевидно, що розмаїття видів консументів певним чином визначає різноманітність їхнього впливу на рослинність, що загалом знижує наслідки інтенсивного видання та витоуптування. Проте слід врахувати й інший приклад взаємовідносин у трав'яних екосистемах: в американській прерії домінував тільки один вид копитних — бізон, але це не порушувало рівноваги системи. Можливо, варто врахувати й те, що там ідеться про суто трав'яний біом — прерію, а тут — про савану.

Сумісне мешкання і фітофагія могли б спричинити значну конкуренцію між різними видами копитних, проте цього не відбувається. Одні види споживають високі трави, інші, навпаки — низькі, треті — гілки та листя. Антилопи орібі пасуться на низьких злаках, а ховаються у високій траві. Слони влаштовують у руслах річок глибокі ями або колодязі, які слугують місцем накопичення води в разі посухи та пересихання річок. Бегемоти протоптують глибокі стежки, на яких на вологішому ґрунті рослинність зберігається навіть у посуху.

Дикі тварини пристосовані до ефективнішого використання пасовищ, аніж свійські кози або вівці. Біомаса

перших на тому ж пасовищі може бути в 4—15 разів більшою, ніж других. Крупні травоядні тварини в африканській савані найрізноманітніші там, де мешкають чотири активних фітофагів: слони, носороги, бегемоти і буйволи. Відомий російський біогеограф І.А.Жирков, проаналізувавши взаємозв'язки між тваринами, виявив вузьке заповнення трофічних ніш популяціями, які, здавалося б, мали конкурувати між собою. Зебри поїдають тільки частину травостою, найжорсткішу, готуючи таким чином пасовище для антилоп гну. За ними йдуть газелі Томпсона та газелі Гранта, які поїдають найнижчі злаки, діставши доступ до найбільш низькорослих дводольних. Водяні козли залежать від випасу бегемотів або буйволів, а антилопи орібі — від водяних козлів. Збільшення поголів'я білих носорогів зумовило формування сприятливішого пасовища для зебр і гну. Сам носоріг не справляється з травами, вищими за метр, у заростях слонячої трави він випасається за слонами, бегемотами та буйволами. Отже, тварини утворюють доволі складний ансамбль взаємопов'язаних фітофагів, які тонко поділяють трофічні ніші.

Болотяні екосистеми значно поширені як у помірній, так і в тропічній кліматичних зонах (Environmental Conservation, 2002). Їх екотонний характер чітко виявляється вже у визначеннях боліт і водно-болотяних угідь, наприклад: «ділянка земної поверхні, яка характеризується надмірним зволоженням» (Біологічний словник, 1974). Зволожені ділянки (wetlands) — це «ділянки земної поверхні, де вода є основним чинником, який контролює стан навколишнього середовища та визначає умови життя рослин і тварин» (Руководство..., 2006).

Що ж таке болото або водно-болотяне угіддя? Радше треба говорити тут про взаємодію «двох стихій» — води та суходолу — як про перезволожені території і специфічні мілководі (рамсарське «Керівництво» визначає цю глибину в 6 м) акваторії, що тісно пов'язані із суходолом.

Згідно з Рамсарською конвенцією 1971 р., ці екосистеми набули особливого статусу як щодо їх дослідження, так і охорони та використання людиною. «Конвенція про водно-болотяні угіддя (Рамсар, Іран, 1971) є міжурядовим договором, мета якого — "збереження і розумне використання всіх водно-болотяних угідь шляхом здійснення місцевих, регіональних і національних дій і міжнародної співпраці як внесок у досягнення стійкого розвитку в усьому світі". Станом на червень 2006 р. 153 держави були членами Конвенції і понад 1600 водно-болотяних угідь в усьому світі, загальною площею більш як 145 мільйонів гектарів, внесені до Рамсарського списку водно-болотяних угідь міжнародного значення» (Руководство..., 2006).

Сподіваємося, що у майбутньому подібні Конвенції будуть укладені за всіма типами екосистем, тобто буде створена «Всесвітня конвенція з вивчення, охорони та використання біогеомів планети Земля», включаючи й антропогенні екосистеми.

Виділяють п'ять основних типів водно-болотяних угідь: морські (прибережні водно-болотяні угіддя, зокрема прибережні лагуни, скелясті береги, коралові рифи); гирлові (охоплюють дельти, літоральні марші та мангри); озерні (водно-болотяні угіддя, пов'язані з озерами); річкові (водно-болотяні угіддя вздовж річок та інших водотоків); власне болотяні (тобто болотисті — болота на бідних на органіку ґрунтах, заболочені землі і торф'яні болота).

Крім того, існують антропогенні водно-болотяні угіддя, такі як ставки для розведення риби і креветок, фермерські ставки, зрошувані сільськогосподарські землі, гравієві кар'єри, відстійники стічних вод, дренажні канали.

За такої різноманітності біотопів складно виділити характерні загальні ознаки цих екосистем. Проте ключовим чинником у них є вода, яка постійно чи тимчасово ясно зволожує ґрунти, утворює відносно невеликі мілководні постійні або тимчасові водойми.

Одним із типів значно поширених заболочених територій є солоні марші на морському узбережжі. Ці екосистеми характерні тільки для помірних кліматичних зон. У тропіках, на територіях, що періодично затоплюються морем, повсюдно поширені екосистеми мангрів. Отже, їх можна розглядати як два кліматичні варіанти екосистем на межі суходіл—море. Можливо, якби існували холодостійкі галофітні (солонюлюбні, які живуть у солоній воді) дерева, то тут сформувалися б своєрідні ліси, подібні до мангрів, у кожному разі в зонах, де море не замерзає і відсутній чинник механічної дії криги. Проте таке розділення біотопів порушується, наприклад, на сході Австралії, де понад 2000 км узбережжя зайнято змішаними екосистемами, які охоплюють і чагарники мангрів, і солоні марші (Paul, 2002).

Однією з найдивовижніших зволених територій світу є болото Окаванго на півночі Ботсвани в Західній Африці. Це найбільша внутрішня дельта річки Окаванго. Вона акумулює поверхневий стік на узвишсях Анголи. Стік її становить 11 км³/рік. Колись тут було велике озеро Макгадікаді, яке висохло і заповнилося седиментами 10 тис. років тому. Площа залишкових водойм — 15000 км², але після дощів вона збільшується до 22000 км². У дельті переважають зарості очерету, у великій кількості вегетує папірус (*Cyperus papyrus*). Із крупних тварин тут мешкають бегемоти, крокодили, водяні козли, різні антилопи. З птахів — рибалочки, африканська рибна сова, шуліка-риболов.

Найбільшою заболоченою територією у світі є Пантанал у Південній Америці на теренах Бразилії, Парагваю та Болівії. Її площа ~195 000 км². Близько 80 % території заповнюється водою за рахунок опадів. Тваринний і рослинний світ дуже розмаїтий: більш як 10 000 видів тварин, понад 3500 видів рослин. Окрім більш або менш постійно зволених територій у тропічній зоні виділяють як ветленди ліси, що періодично затоплюються паводком,

і савани. Наприклад, великі масиви лісів періодично затоплюються в межиріччі Ріу-Негру та Ріу-Бранку в Південній Америці (Junk, 2002).

В Україні до водно-болотяних угідь, які входять до списку Рамсарської конвенції, тобто мають світове значення, належать понад 30 об'єктів, зокрема дельта Дніпра, заплава Десни.

Болота в Україні є в усіх трьох природно-кліматичних зонах. В Українському Поліссі найпоширеніші оліготрофні сосново-сфагнові та евтрофні трав'янисті болота. У Лісостепу України частіше трапляються евтрофні осокові та очеретяні болота. У Степу їм на зміну приходять прісноводні чи засолені трав'янисті болота.

Бездумне проведення меліоративних робіт призвело до скорочення площ водно-болотяних угідь. Відрадно, що екологічно правильний підхід уже входить в і підручники: «Болотні екосистеми відіграють у біосфері виняткову роль. Вони є накопичувачами прісної води та, займаючи всього 2 % площі суходолу, утримують у зв'язаному стані (у формі торфу) 14 % вуглецю. З боліт починається більшість річок. Запаси біомаси в болотних екосистемах вимірюються в межах 90—1770 ц/га» (<http://pidruchniki.ws/bolota>).

Для прибережних зон тропіків дуже характерні *екосистеми мангрів*, які займають близько 181 000 км² берегової лінії тропічних і субтропічних зон морів і океанів, обмежені зимовою ізотермою 20 °С (Alongi, 2002).

Угруповання мангрів іноді виділяють в особливу формуацію мангрові, наближаючи цим їхній статус до таких рослинних формацій, як тайга або гілея (Ричардс, 1961).

Габітус екосистем мангрів змінюється від лісу з деревами заввишки до 30 м до чагарників, що не підіймаються вище за 2 м. Термін «припливний ліс», який іноді вживають для цих екосистем, не дуже точний, оскільки рослинність може траплятися і вище від зони припливу, і взагалі на берегах, де припливи не виражені. По естуаріях і берегах

річок чагарники мангрів проникають далеко вглиб суходолу. Як уже зазначалося, вони належать до одного з типів водно-болотяних угідь. Екотонний характер не тільки просторово — на межі суходолу й моря — а й екологічно змушує розглядати їх як особливий позабіогеомний тип екосистем. За багатьма ознаками їх можна віднести і до водно-болотяних угідь, вони можуть бути характерною частиною тропічних естуаріїв, входити до складу супраліторалі шельфових екосистем чи наземних лісових або чагарникових біоценозів.

Мангри (понад 70 видів рослин) є єдиними деревними галофітами. Біомаса лісів і чагарників мангрів, велика частина якої рано чи пізно потрапляє у воду (тропічні циклони, шторми час від часу знищують мільйони дерев), у приекваторіальних лісах досягає 500 т сухої речовини на 1 га. Загалом таксономічне багатство, показники великої кількості донних угруповань у водній частині екосистем нижчі, ніж в інших угрупованнях, що пояснюється негативним впливом поліфенолових кислот, які виділяються деревами, і низькою первинною продукцією мікробіодоростей. Своєрідний розподіл відносно великої кількості (у грамах сухої речовини на 1 м²) у лісах мангрів (ліси *Rhizophora* в Північній Австралії) такий: дерева — 30 000, бактерії — 980, протисти — 220, рухома макрофауна — 8, епіфауна й епіфлора — 2, мейофауна — 1,7 (Alongi, 2002).

У солонуватоводних тропічних естуаріях є значні простори так званої рослинної формації напівмангрів, у них переважають пальми, стійкі до перезволоження і засолення ґрунтів (*Nipa fruticans*). На західному узбережжі Африки є подібні угруповання з домінуванням *Pandanus* (Ричардс, 1961).

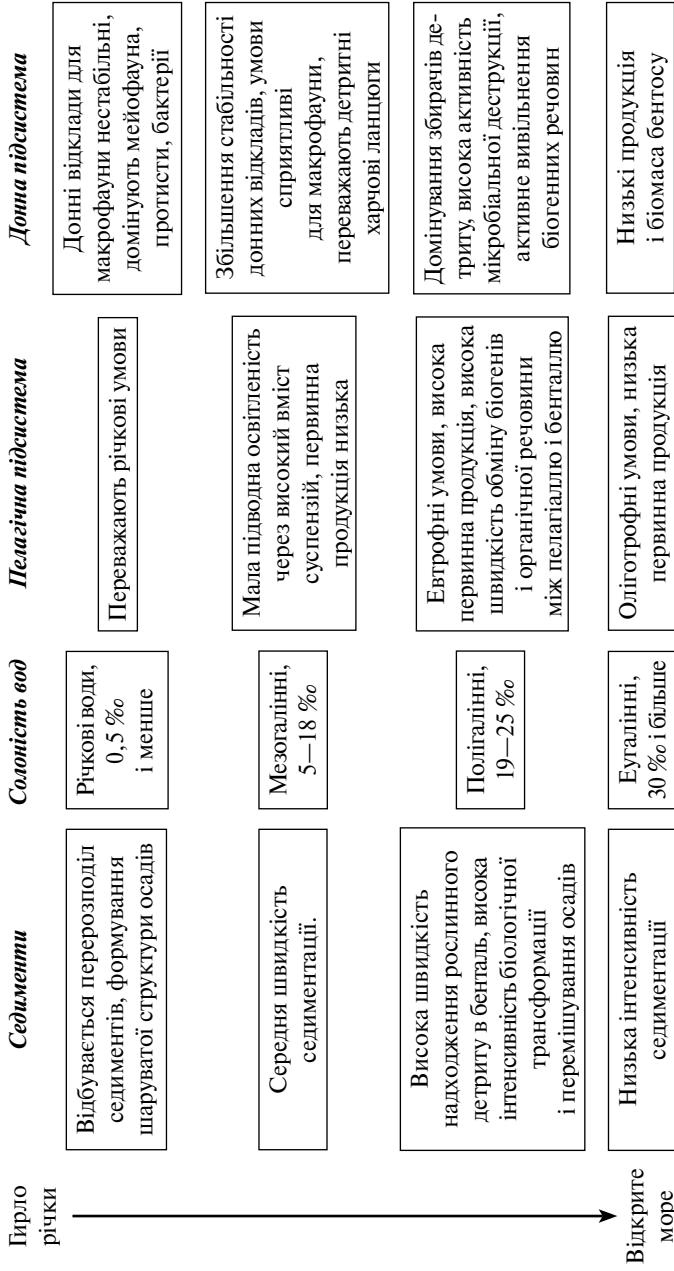
Найбільша мангрова екосистема (понад 1 млн га) міститься в дельтах річок Ганг і Брахмапутра на території Східної Індії та Народної Республіки Бангладеш на північному узбережжі Бенгальської затоки. Ця територія має

назву Сундарбан (Sundarban) і є величезною мережею естуаріїв з висотою припливу від 2 до 6 м, тому морська вода підіймається на 50 км і більше углиб суходолу. Власне дерев мангрів тут близько 40 видів. Водоростей — більш як 150 видів, *Lyngbya*, *Oscillatoria*, *Microcoleus* звичні на пневматофорах (повітряному корінні) мангрів і на мулах. Риб понад 150 видів, моллюсків — 143, поліхет — 69, олігохет — 6, ракоподібних — 240 видів. Відповідно до градієнта солоності утворюються угруповання з більшою чи меншою кількістю морських або прісноводних видів (Gopal, Chauhan, 2006). Співвідношення продукції і деструкції в екосистемах мангрів загалом позитивне. Органічна речовина накопичується й у результаті перебігу гідродинамічних процесів може періодично надходити в глибші ділянки прибережної зони.

У викопних крейдяних відкладах (близько 90 млн років тому, туронський вік верхньої крейди) в пустелі Негев (Ізраїль) були відкриті викопні мангри сучасного типу з характерними адаптивними ознаками кореневої системи, розвитком репродуктивних структур і типом проростання. Кореневій системі мангрів властиве повітряне коріння, яке виступає з мулистого ґрунту в атмосферу, а також криптовівіпарія — явище проростання нової рослини вже в плодах. Проростки падають як дротики у ґрунт. Отже, ці високоспеціалізовані угруповання виникли вже на ранній стадії еволюційної історії квіткових рослин (Красилов і др., 2004). Також були знайдені гали — специфічні розростання тканин рослин під дією артропод, що свідчить про глибокі процеси коеволуції в екосистемах.

Естуарії та їхні екосистеми є ділянками гідросфери, що об'єднують морські й прісноводні біотопи, їх можна розглядати як екотони, перехідні зони, населені як морськими, так і прісноводними організмами (Жукинський і др., 1989).

Естуарії світу займають площу близько 1,4 млн км², що становить усього 0,4 % площі океану, проте вони дають



Загальна модель змін в екосистемі естуарію (за: Hall, 2002, Kennish, 2002, з доповненнями)

понад 4 % чистої первинної продукції Світового океану (Сафьянов, 1987). Оскільки в естуаріях виявляється вплив як поверхневого стоку суходолу, так і моря, умови в них надзвичайно різноманітні. Так, у семиаридних кліматичних умовах Західного Приазов'я і низької солоності води Азовського моря Сиваська лагуна є гіпергалінною водоймою, Куршська затока Балтійського моря за значного стоку річок, що впадають у неї — замкнений прісноводний естуарій (Закономерности..., 2004). У США є близько 900 естуаріїв площею $1,09 \cdot 10^5$ км², які разом із лагунними екосистемами займають 80—90 % атлантичного узбережжя та Мексиканської затоки і 10—20 % — тихоокеанського (Kennish, 2002).

Процеси, що відбуваються в естуаріях, мають континуальну природу, оскільки річкові умови більш-менш поступово переходять до умов морського узбережжя. Тому ці екосистеми можуть належати водночас до реобіогеому (естуарії річок) і шельфового біогеому. Великі річки істотно впливають на умови в естуаріях і прилеглих районах.

Солоність води визначає розподіл і кількість гідробіонтів. Біомаса зоопланктону, наприклад в естуарії річки Нева, зменшується від прісноводної зони до солонуватоводної (4 ‰).

І умови, і біотичні угруповання змінюються в естуаріях градієнтно (рисунок). Річкові зависі інтенсивно осаджуються вже поблизу гирла річки, проте гідрохімічний вплив річкового стоку на шельфову зону поширюється далеко в море. Близько 70 % до акваторії північно-західної частини Чорного моря в багатоводні роки відчувають вплив річкового стоку (насамперед р. Дунай) і навіть у маловодні — не менш як 20 % (Северо-западная..., 2006).

Існування естуарію не завжди і не обов'язково пов'язане з наявністю великих річок (Сафьянов, 1989). Естуарії — це різноманітні прибережні водойми, більшою чи

меншою мірою пов'язані з морем, з певним градієнтом мінералізації вод.

В Україні є найбільший естуарій з усіх причорноморських — Дніпровсько-Бузький лиман. Його площа — понад 1000 км², об'єм води в ньому — 4,24 км³. Протяжність від дельти Дніпра до Кінбурнської протоки — 63 км, найбільша ширина — 15 км. Це досить мілководна водойма, середня її глибина всього 4,4 м.

Особливістю гідрохімічного режиму є те, що в разі зниження стоку Дніпра за малих попусків із греблі Каховської ГЕС солоня вода може проникати вгору по Дніпру до Херсона і гирла річки Інгулець. У штильову погоду встановлюється двошарова течія. У поверхневому шарі змішана вода рухається в бік моря, нижні, солоніші шари переміщуються у напрямку дельти Дніпра. За північного вітру ця стратифікація зумовлює високоградієнтний розподіл опрісненого та солоного шарів.

Життєві цикли багатьох гідробіонтів проходять у різних районах лиману. Наприклад, популяції напівпрохідних риб (тарань, лящ, рибець, чехоня, сазан, судак) нагулюються в лимані, а на нерест ідуть до гирла Дніпра та Південного Бугу. Цей естуарій, як уже зазначалося, внесений до Світового списку найважливіших водно-болотних угідь.

Висновки. Позабіогеомні екосистеми мають екотонний характер.

Змішані умови є одним із чинників доволі високої продуктивності таких екосистем, як естуарні, мангрові, саванні.

Підсумки



Перечитавши вкотре всі розділи, я замислився: а що нового для себе знайде читач у цій книзі?

Нове слово «біогеоміка»? Але ж термін — це тільки інструмент спілкування, і далеко не кожен із них приживається і стає звичним. Те, що на різних континентах, у різних умовах живуть різні організми — це вже загальновідома істина, проілюстрована в підручниках і безлічі біогеографічних карт у шкільних кабінетах біології. Те, що тварини і рослини живуть не поодинці, як це зображено на карті, а завжди тільки в певних популяціях, угрупованнях, тобто асоційовано — це вже теж загальне положення екології. Терміни «екосистема», «біосфера» ввійшли в ужиток, ними користуються не тільки вчені, охоронці довкілля, а й журналісти, політики. Багато науковців уже стомилося боротися за чистоту поняття «екологія». Та й Бог із ним, із цим академічним підходом! Важливо, що мільйони людей усвідомлюють себе частиною великої і складної

біосфери. Та хіба можна нормальну людину змусити по-слуговуватися терміном «енвайронменталістика»? Екологічні проблеми у всіх на слуху. Не хлібом єдиним, а ще й чистою водою, чистим повітрям, сприятливим ландшафтом живе людина. І це породжує зацікавленість у відповіді на питання: яке ж місце людини в цьому світі природи? Змушує нас замислитись, як влаштована ця жива система земного світу. Очевидно, що відповідей на ці питання багато, тож я спробував сформулювати свою версію.

Стисло її можна схарактеризувати так.

Між складною системою — організмом, елементарною одиницею життя — і єдністю життя на планеті існує ланцюжок складих і дедалі складніших систем. Ані «найпростіша», ані «найскладніша» з них не може існувати поза цим ланцюжком, поза цими зв'язками. Кожна жива система має своє середовище існування, з яким вона утворює, за висловом А. Тенслі, «єдину фізичну систему». Викладаючи власну схему цього «ланцюжка систем», я був цілком свідомий того, що вона не єдино можлива. Інша важлива ідея, яку я намагався донести до читача — це ідея поширеної екологічної конвергенції, збігу біо- та екологічних явищ і процесів. Екосистем багато, а, так би мовити, «планів будови» набагато менше. Це не тільки підвищує «зручність» пізнання, а й відображає реальну ієрархічну будову, організацію живих і біокосних систем. Саме такий підхід дав змогу В.І. Вернадському все розмаїття життя «згорнути» до кількох згущень життя, плівок. Наприклад, об'єднати все нескінченне різноманіття життя на материках в одну наземну плівку життя. Саме ідея екологічної конвергенції, яка йде від поглядів видатного дослідника природи О. фон Гумбольдта, мені видається найважливішою і конструктивною.

Екосистеми, біогеоценози є найменшими одиницями біосфери. Власне в них (біосфері та екосистемах) відбуваються одні й ті ж процеси — створення органічної речовини, її трансформування на основі використання циклічно

споживаних ресурсів та енергії, що надходить ззовні. Тільки масштаби процесів різні і ступінь замкненості систем також — екосистеми відкриті, а в біосфері цикли замкнені, хоча і в неї є своє середовище проживання — космос. Закцентувавши увагу на явищах біологічної та екологічної конвергенції (нині переважають підходи, які підкреслюють величезну різноманітність біологічних систем), можна виявити, що безліч екосистем мають подібні риси, їх цілком можна типізувати і звести до набагато меншої кількості класів, типів, груп. У вищезгаданому ланцюжку з'являється важлива ланка, ми назвали її біогеомом.

Із термінами завжди проблема! Цей, наприклад, уже застосовували в палеонтології та географії. Заради справедливості й пріоритету вважаємо, що крім біогеому Ю. Тесакова (в палеонтології), геому В. Сочави (географія) існує ще й біогеом О. Протасова. Важливим є те, що ці терміни конвергентно мають у своїй суті дуже багато спільного.

У цій книзі я виокремив 12 типів екосистем, або біогеомів. Не наполягатиму, що це єдино можлива їх кількість, проте як укрупнення, так і дроблення, на мій погляд, породжує багато питань (як на мене — більше, ніж є сьогодні). Довелося довго розмірковувати над питанням: як їх згрупувати? Більш-менш традиційно, тобто у групу наземних (атмобіонтних) і групу водяних (гідробіонтних)? Або за ознаками, характерними саме для цих систем? Мені видається, що обраний шлях — об'єднання за співвідношенням біотичних та абіотичних елементів екосистем — є найадекватнішим підходом.

А от чого я ще не зміг зробити, то це дати якомога повнішу картину зв'язків між біогеомами... Адже системний підхід саме цього і вимагає — розглянути, як біосферомерони, що взаємодіють між собою, формують біосферу й, у свою чергу, є системами зв'язків між біогеомами. Поки для узагальнень у цій сфері занадто мало відомостей і наукових даних. Тут маємо величезне поле для діяльності та роздумів.

Однак постала ще одна проблема.

Усе, з чим ознайомився читач у розділах книги, в яких розглянуті характеристики біогеомів, їхнє місце у структурі біосфери, було б абсолютно справедливим і правильним багато-багато років тому. До того, як діяльність людини призвела до істотної трансформації багатьох екосистем, не тільки регіональних, а й глобальних перебудов цілих біогеомів. Окремі екосистеми, регіональні комплекси екосистем, біогеоми змінюються буквально на очах. Зміни в біосфері відбуваються і з цілком природних причин, наприклад, у зв'язку зі змінами кліматичних умов. Однак істотні процеси ініційовані саме діяльністю людини. Де безкраї ковилові степи, якими воли тягли чумацькі вози з сіллю? Де шовковисті зелені простори прерій із тисячами велетнів-бізонів?

Отже, сучасна наука про будову біосфери не може ігнорувати роль одного біологічного виду — людини. Так що — біогеоміка — це наука вчорашнього дня, наука про «колишні біосфери»? Ні, ми просто маємо враховувати реалії сучасності.

Ще в 1940-х роках В.І. Вернадський сформулював суть проблеми взаємодії людини з елементами біосфери так: «Людство, взяте в цілому, стає потужною геологічною силою. І перед ним, перед його думкою і працею, постає питання про перебудову біосфери в інтересах вільнодумного людства як єдиного цілого». Сприймавши біогеохімічні концепції В.І. Вернадського, французький математик і філософ Д. Ле-Руа у своїх лекціях в Колеж де Франс у Парижі 1927 р. запровадив поняття ноосфери як сучасної геологічної стадії існування біосфери.

Уявлення про ноосферу — новий стан біосфери — В.І. Вернадський виклав, зокрема, в одній зі своїх останніх праць (Vernadsky, 1945; Вернадський, 2012). В основу логічних побудов він заклав еволюційну ідею, що належить американському вченому Д. Дана, про цефалізацію

як генеральний напрям еволюції тварин, у тому числі й еволюцію людини. Також В.І. Вернадський стверджував, що людство в ХХ ст. стає не тільки біологічно, а й соціально єдиним, хоча «людство, разом узяте, представляє незначну масу речовини планети, міць його пов'язана не з його матерією, а з його мозком». На думку вченого, перед людиною постало питання про перебудову біосфери в ноосферу — її перехід у новий стан.

Наприкінці 1940-х років найяскравішими прикладами переходу до ноосфери В.І. Вернадський називав: виробництво речовин, зокрема металів, які не існують у природі або є дуже рідкісними; створення безлічі штучних хімічних сполук; різку хімічну зміну біосфери; зміну людиною, хімічно і фізично, атмосфери, природних вод; серйозні зміни в прибережних зонах моря; створення нових видів і рас організмів; прагнення людини вийти за межі планети у космічний простір.

В.І. Вернадський також неодноразово згадував катастрофічні впливи воєн.

Відтоді минуло понад 70 років, дуже непростих для всього світу та окремих країн, етносів і популяцій людей. Серйозний аналіз цих змін виходить далеко за межі порушеної в книзі теми, проте варто спинитися на найважливіших. Це реальне отримання енергії за рахунок керованої ланцюгової ядерної реакції, вихід людини за межі атмосфери в космос, створення глобальних інформаційних систем. Перша зменшила залежність від органічного палива як продукту функціонування біосфери, друга дала змогу перетворити біосферу з результату інтелектуального узагальнення на реально спостережуваний об'єкт, третя кардинально збільшила обсяг доступної інформації для немислимої раніше кількості людей. Окрім того, істотно посилилися всі, в тому числі й виділені В.І. Вернадським, чинники впливу людини на біосферу, аж до дії людини на глобальні кліматичні процеси.

Сам термін «ноосфера», що походить від грец. νόος — розум, найчастіше трактують, виходячи з однокореневих слів «розум» і «розумний», що в українській мові є синонімом «правильний», «позитивно оцінюваний». Цілком поширений погляд на ноосферу як на «розумне світле майбутнє» як у соціальному плані, так і в плані збереження й поліпшення довкілля. Однак реальне наближення «світлого майбутнього» постійно ставиться під сумнів масою повідомлень про забруднення навколишнього середовища, негативний вплив людської діяльності на природні екосистеми, збройні конфлікти тощо. Нині маємо значно більше прикладів нерозумної поведінки людини у ставленні до природи та біосфери, ніж «розумної». То чи справді вказаний В.І. Вернадським шлях є шляхом до «сфери розуму»?

Щоб наблизитися до відповіді, треба погодитись з трьома тезами: 1) еволюція біосфери — повільний, але постійний процес, притаманний їй як системі, він відбувався до появи людини і відбувається нині; 2) людина виявилася справді унікальним видом живих організмів, який у результаті трудової та інтелектуальної діяльності істотно впливає на глобальні процеси в біосфері; 3) вплив діяльності людства, єдність, спільність якого зростає дедалі більше (процеси глобалізації), відчутний уже на величезних територіях і акваторіях, його можна розглядати як глобальне явище. Біосфера реально змінюється під впливом людської діяльності. Отже, одна з моделей формування ноосфери, або ноосферогенезу, запропонована В.І. Вернадським, яку можна назвати «моделлю накопичення антропогенних впливів», підтверджується реальними спостереженнями.

Однак глобальна перебудова біосфери як системи мусять мати системний характер. А це означає, що в процесі такої перебудови має змінюватися склад елементів системи і характер зв'язків між ними. Реальний шлях трансформації біосфери — це прогресивна заміна одних її еле-

ментів (екосистем, біогеомів) на інші, зміна зв'язків між цими елементами. Оскільки елементарною одиницею біосфери є екосистема, біогеоценоз, трансформація біосфери — це насамперед трансформація складу біогеоценозів, їх будови і зв'язків між ними. Тому як іншу гіпотезу щодо механізмів трансформації біосфери можна запропонувати принцип формування та (або) заміни біогеоценозів, істотної трансформації їхніх комплексів, тобто біогеомів.

Такі явища в історії біосфери відбувалися багаторазово: це перехід від аноксидіючої біосфери до оксидіючої, виникнення й еволюція наземних атмобіотних екосистем. Цей самий принцип має бути застосований і до змін у біосфері, пов'язаних із діяльністю людини. Результатом людської творчості є не тільки власне машини, механізми, споруди, заводи, електростанції, міста тощо, а й біокосні антропогенні системи — агро-, техно-, урбоекосистеми. Отже, під ноосферогенезом, чи процесом формування ноосфери, слід розуміти процес формування і впровадження в суто природну систему біогеоценозів нового типу біокосних систем — антропогенних, тобто відбуваються доповнення й заміна природних біокосних елементів біосфери на антропогенні.

З розвитком активної людської діяльності біосфера охоплює вже не тільки природні, а й природно-антропогенні системи. Вони певною мірою позбавлені властивості самопідтримання, внутрішньої стійкості, тому для збереження своєї структури потребують підтримки людини (Реймерс, 1992). Очевидно, що енергію для цього можна отримати тільки з інших, зовнішніх, насамперед природних систем. Життя значної частини людства надзвичайно міцно пов'язане з цими «компаративними» системами, кількість і масштаби яких збільшуються і набувають рис уже не окремих локальних плям на тлі сукупності природних екосистем, а глобальної системи, яка охоплює різні технічні об'єкти, що взаємодіють з природою

і соціумом. Цей процес взаємодії дуже важливий і для людини, і для навколишньої природи.

На особливості біокосних систем, які поряд із природними містять технічні елементи, екологи звернули увагу давно. Е. Одум (Odum, 2001) користувався терміном «techno-ecosystem», при цьому він звертав увагу на докорінну відмінність природних і техноекосистем: якщо перші залежать від енергії сонця, то другі — від енергії різного палива (fuel). Взаємовідносини між цими екосистемами він порівнював із системою паразит — хазяїн і передбачав їх прями та зворотні взаємозв'язки.

Елементами техноекосфери є техноекосистеми. Практично жодна технічна система не працює в абсолютно відокремленому від природного середовища режимі. В самій цій системі можуть бути різними тільки співвідношення технічних і природних елементів. Оскільки в техноекосистемі можуть входити живі організми, а середовища їхнього проживання — повітряне і водне — істотно різні, доцільно виділяти наземні й водні техноекосистеми, хоча цей поділ доволі умовний. Вони містять три основні елементи: технічні агрегати, споруди, системи тощо; природні косні елементи — водойми, водотоки, ділянки ландшафтів, атмосферу; живі елементи — населення ландшафтів, водних об'єктів. Людина також входить до складу цієї системи, однак водночас є «надсистемним» користувачем не тільки як її проектувальник і творець, а й як споживач результатів її функціонування. Це саме стосується й агроекосистем. Однак в урбоекосистемах людина є елементом системи.

Логічно припустити, що різноманітність техноекосистем велика вже хоча б тому, що потреби людини різні, цьому відповідає безліч тих чи інших пристроїв, споруд, систем, а також різноманітні природні умови, в яких перебувають ці технічні елементи. Поєднання техногенних і природних елементів створює додаткове розмаїття.

Видається важливою відповідь на питання: що принципово нового додає слово «техно-» до екосистем, які входять у більші одиниці біосфери, яку роль відіграють антропогенні елементи екосистем, яке місце техноекосистем у загальній «тканині» міжекосистемних взаємодій? Природа техноекосистем подвійна: вони дещо подібні до природних, але водночас значно своєрідні.

Розглядаючи екосистему як елемент біосфери, важливо виділити й внутрішні та зовнішні складові її функціонування. Екосистеми мають свою структуру, є системами різноманітних елементів — як живих, так і косної природи. Однак вони як цілісні системи взаємодіють з іншими екосистемами, саме ця взаємодія лежить в основі підтримання цілісності біосфери. Будь-яка система обмежена, за її межами — середовище існування, проте значну частину цього середовища для сучасних екосистем представляють інші, сусідні з нею екосистеми.

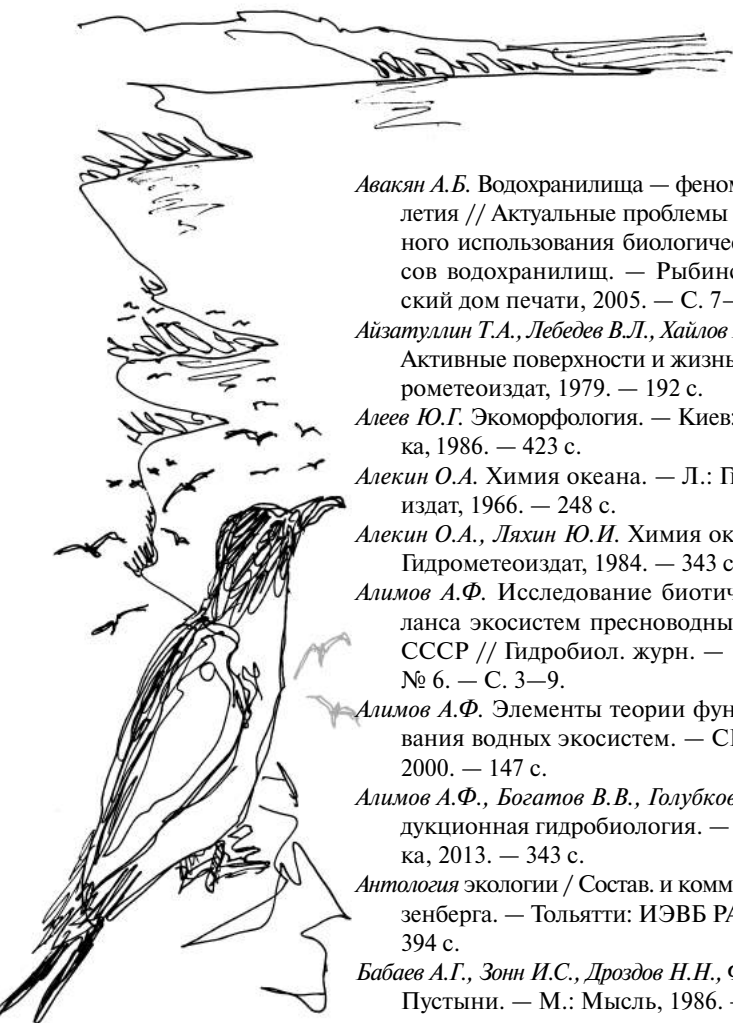
Зміни в біосфері, що залежать від діяльності людини, відбуваються постійно і майже повсюдно. Одна з наріжних властивостей біосфери — її організованість. Як система вона існуватиме доти, доки ця організованість перебуватиме на певному рівні, тобто кількість елементів і зв'язків між ними має забезпечувати тривале і надійне функціонування всієї системи. Складно уявити, що «вплив» людини (гіпотеза перша — ноосферогенезу), який здебільшого є вкрай неорганізованими, спонтанними, випадковими явищами, може призвести до переходу з одного високоорганізованого стану системи в інший, не менш організований, а саме від біосфери до ноосфери. Інший шлях (гіпотеза друга) — це шлях поступового, в певному сенсі керованого впровадження в складну систему основних елементів біосфери — екосистем, біогеоценозів, нового їх типу — антропогенних техно-, агро-, урбоекосистем. Тим більше, що всі вони тією чи іншою мірою пов'язані з природними живими елементами і чинниками. Виходячи з цього, ноосферу треба роз-

ПІДСУМКИ

глядати не стільки як новий стан біосфери, скільки як нову систему, до структури якої входять як суто природні елементи, так і біокосні системи антропогенно-природного характеру. Було б наївним вважати, що при цьому природні системи перестануть зазнавати впливу людини, тобто не можна відкидати роль першої гіпотези, проте цей вплив має бути не вищим від певної межі.

Такий підхід докорінно змінює пріоритети науки в цій галузі. Ціла епоха пов'язана з «охороною навколишнього середовища», головна її заслуга полягає в тому, що людині було відкрито її реальну «могутність». Вона має змінитися періодом цілеспрямованого «конструювання» і створення нових структурно-функціональних блоків ноосфери. Якщо не прямого конструювання, до якого ще дуже далеко, то у всякому разі безумовного врахування природних процесів, що відбуваються в біосфері. Ще немає сформульованих підходів і методів, однак безсумнівно, що ґрунтуватися вони повинні на глибоко наукових екологічних ідеях і знаннях. У цьому зв'язку варто звернути увагу на ідеї, висловлені свого часу відомим американським екологом Ю. Одумом (Odum, 1969). На підставі аналізу сукцесійних та еволюційних процесів в екосистемах і біосфері він запропонував модель, по суті, організації фрагментів ноосфери. Це система блоків, які взаємодіють: «молодих», високопродуктивних екосистем, «зрілих», стійких, що досягли клімаксу, «компромісних», які людина може використовувати в різних напрямках, а також власне урбо-й техноекосистем. Отже, підхід базується на формуванні нових системних відносин у біосфері. Це підкреслює необхідність знання не тільки конкретних характеристик екосистем, а й загальних властивостей і якостей, виділення їхніх типів, що є основною метою біогеоміки.

Список літератури



Авакян А.Б. Водохранилища — феномен XX столетия // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. — Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. — С. 7—17.

Айзатуллин Т.А., Лебедев В.Л., Хайлов К.М. Океан. Активные поверхности и жизнь. — Л.: Гидрометеоиздат, 1979. — 192 с.

Алеев Ю.Г. Экоморфология. — Киев: Наук. думка, 1986. — 423 с.

Алекин О.А. Химия океана. — Л.: Гидрометеоиздат, 1966. — 248 с.

Алекин О.А., Ляхин Ю.И. Химия океана. — Л.: Гидрометеоиздат, 1984. — 343 с.

Алимов А.Ф. Исследование биотического баланса экосистем пресноводных водоемов СССР // Гидробиол. журн. — 1987. — 23, № 6. — С. 3—9.

Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. — СПб.: Наука, 2000. — 147 с.

Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. — СПб.: Наука, 2013. — 343 с.

Антология экологии / Состав. и коммент. Г.С. Розенберга. — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. — 394 с.

Бабаев А.Г., Зонн И.С., Дроздов Н.Н., Фрейкин З.Г. Пустыни. — М.: Мысль, 1986. — 318 с.

- Беклемішев В.Н.* Биоценозы реки и речной долины в составе живого покрова Земли // Тр. ВГБО. — 1956. — VII. — С. 77—97.
- Беклемішев В.Н.* Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1964. — 69, вып. 2. — С. 14—26.
- Беклемішев В.Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1951. — 56, № 5. — С. 3—30.
- Беляев Г.М.* Фауна ультраабиссали // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон. — М.: Наука, 1969. — С. 217—234.
- Беляев Г.М.* Распределение биомассы бентоса // Биологические ресурсы океана. — М.: Агропромиздат, 1985. — С. 112—121.
- Беляев Г.М.* Глубоководные океанические желоба и их фауна. — М.: Наука, 1989. — 255 с.
- Берг Л.С.* Географические зоны Советского Союза. — М.: Гос. изд-во географ. лит-ры ОГИЗ, 1947. — 397 с.
- Березкин Ю.Е.* Инки. Исторический опыт империи. — Л.: Наука, 1991. — 230 с.
- Біологічний словник* // Ред. І.Г. Підплічко, К.М. Ситник, Р.В. Чаговець. — К.: Головна ред. Укр. Рад. енциклоп. АН УРСР, 1974. — 552 с.
- Биологический энциклопедический словарь* / Ред. С.М. Гиляров. — М.: Сов. энцикл., 1986. — 831 с.
- Бобринский Н.А.* Животный мир и природа СССР. — М.: Изд-во АН СССР, 1967. — 470 с.
- Богаатов В.В.* Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. — Владивосток: Дальнаука, 1994. — 218 с.
- Богоров В.Г.* Планктон Мирового океана. — М.: Наука, 1974. — 320 с.
- Богоров В.Г., Зенкевич Л.А.* Биологическая структура океана // Экология водных организмов. — М.: Наука, 1966. — С. 3—14.
- Бруевич С.В.* Распределение и динамика живого вещества в Каспийском море // Докл. АН СССР. — 1939. — 25, №2. — С. 139—143.
- Будыко М.И.* Глобальная экология. — М.: Мысль, 1977. — 327 с.
- Букштынов А.Д., Грошев Б.И., Крылов Г.В.* Леса. — М.: Мысль, 1981. — 315 с.
- Бульон В.В., Винберг Г.Г.* Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов // Основы изучения водных экосистем. — Л., 1981. — С. 5—10.
- Быков Б.А.* Экологический словарь. — Алма-Ата: Наука, 1983. — 256 с.
- Вальтер Г.* Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. 1. Тропические и субтропические зоны. — М.: Прогресс, 1968. — 556 с.

- Вальтер Г.* Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. 2. Леса умеренной зоны. — М.: Прогресс, 1974. — 456 с.
- Вальтер Г.* Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. 3. Тундры, луга, степи, внетропические пустыни. — М.: Прогресс, 1975. — 428 с.
- Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др.* Водоросли: Справочник. — Киев: Наук. думка, 1989. — 608 с.
- Вернадский В.И.* Живое вещество в химии моря. — Петроград: Науч. хим.-техн. изд-во, 1923. — 37 с.
- Вернадский В.И.* Биосфера. — Л.: Науч. хим.-техн. изд-во, 1926. — 146 с.
- Вернадский В.И.* Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. — М., 1987. — 339 с.
- Вернадский В.И.* Живое вещество и биосфера. — М.: Мысль, 1994. — 672 с.
- Вернадский В.И.* Биосфера и ноосфера // Вибрані наукові праці академіка В.І.Вернадського. Т. 4, кн. 1. — К.: Б.в., 2012. — 503 с.
- Вернадский В.И.* Биосфера и ноосфера// Вибрані наукові праці академіка В.І.Вернадського. Т. 4, кн. 2. — К.: Б.в., 2012. — 576 с.
- Винберг Г.Г.* Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общей биологии. — 1983. — **44**, № 1. — С. 31—42.
- Винберг Г.Г.* Первичная продукция водоемов. — Минск: Изд-во АН БССР, 1960. — 329 с.
- Винберг Г.Г.* Общие особенности экологической системы оз. Дривяты // Биол. продуктивность эвтрофного озера. — М.: Наука, 1970. — С. 185—196.
- Виноградов А. П.* Введение в геохимию океана. — М.: Наука, 1967. — 214 с.
- Виноградов М.Е.* Вертикальное распределение океанического зоопланктона. — М.: Наука, 1968. — 320 с.
- Виноградов М.Е.* Экосистемы океанской эпипелагиали и некоторые особенности их функционирования // Биологические ресурсы Мирового океана. — М.: Наука, 1979. — С. 83—102.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.Л.* Продукция зоопланктона и распределение его биомассы по акватории океана // Биологические ресурсы океана. — М.: Агропромиздат, 1985. — С. 86—107.
- Вишневский В.І., Косовець О.О.* Гідрологічні характеристики річок України. — К.: Наука-Центр, 2003. — 324 с.
- Возжинская В.Б.* Донная растительность // Океанология. Биология океана. — 1. Биологическая продуктивность океана. — М.: Наука, 1977. — С. 78—88.

- Воробьева Л.В.* Мейобентос украинского шельфа Черного и Азовского морей. — Киев: Наук. думка, 1999. — 300 с.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н.* Биогеография. — М.: Просвещение, 1978. — 271 с.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н.* Биогеография: Учеб. для студ. вузов. — М.: Изд-во Владос-Пресс, 2001. — 304 с.
- Галкин С.В.* Гидротермальные сообщества Мирового океана. Структура, типология, география. — М.: Геос, 2002. — 200 с.
- Гальченко В.Ф.* Микроорганизмы в гидротермальных сообществах // Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук — М.: КНК Press, 2002. — С. 113—130.
- Гиляров М.С.* Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. — М.: Наука, 1970. — 235 с.
- Гиляров А.М.* Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Журн. общей биологии. — 1996. — **116**, № 4. — С. 493—505.
- Гиляров А.М.* Популяционная экология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. — 191 с.
- Гладышев М.И., Суцук Н.Н., Артс М.Т.* Глобальный экспорт незаменимых биохимических компонентов питания из водных экосистем в наземные экосистемы // X съезд Гидробиол. об-ва при РАН. Тез. докл. (Владивосток, 28.09—2.10 2009) / Отв. ред. А.Ф. Алимов, А.В. Андрианов. — Владивосток, 2009. — С. 93.
- Гнатів П.С., Хірівський П.Р.* Теорія систем і системний аналіз в екології: Навч. посібник. — Львів: Камула, 2010. — 204 с.
- Голиков А.Н., Бабков А.И.* Особенности вертикального распределения литоральных экосистем на примере Белого моря // Океанология. — 1985. — **25**, № 3. — С. 519—523.
- Голубець М.А.* Плівка життя. — Львів: Поллі, 1997. — 186 с.
- Голубець М.А.* Экосистемология. — Львів: Поллі, 2000. — 316 с.
- Гродзинский Д.М.* Адаптивная стратегия физиологических процессов растений. — Киев: Наук. думка, 2013. — 277 с.
- Гумбольдт А.* География растений / Под общ. ред. Н.И. Вавилова. — М.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1936. — 230 с.
- Гутельмахер Б.Л.* Метаболизм планктона как единого целого. Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. — Л.: Наука, 1986. — 155 с.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов // Иллюстрированное собрание сочинений. — М.: Изд. Ю. Лепковского, 1907. — Т. 1. — С. 65—435.
- Дарвин Ч.* Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль». — М.: Мысль, 1983. — 431 с.

- Дедю И.И. Энциклопедический экологический словарь. — Кишинев: Глав. ред. Молд. Сов. энцикл., 1989. — 406 с.
- Денисова А.И., Тимченко В.М., Нахшина Е.П. и др. Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — 216 с.
- Дидух Я.П. Что такое лесостепь? // Ботаника и микология: современные горизонты. Памяти академика А.М. Гродзинского. — Киев: Академперіодика, 2007. — С. 40—53.
- Дідух Я.П., Кузьманенко О.Л. До питання про співвідношення поняття «екосистема», «габітит», «біотоп» та «екотоп» // Укр. ботан. журн. — 2010. — 67, № 5. — С. 668—679.
- Дорст Ж. До того как умрет природа. — М.: Прогресс, 1968. — 455 с.
- Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г. Экосистемы мира. — М.: АБФ, 1997. — 340 с.
- Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека (экологические системы и биосфера). — М.: Прогресс, 1968. — 252 с.
- Егоров В.Н., Артемов Ю.Г., Гулин С.Б. Метановые сипы в Черном море: средообразующая и экологическая роль. — Севастополь: НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика», 2011. — 405 с.
- Жадин В.И. Донная фауна Волги от Свяги до Жигулей и ее возможные изменения // Сб. работ по проблеме реконструкции фауны Волги / Тр. ЗИН АН СССР. — 1948. — 8, № 3. — С. 413—466.
- Жадин В.И. Жизнь в реках // Жизнь пресных вод СССР / Ред. Е.Н. Павловский, В.И. Жадин. — М.;Л.: Изд-во АН СССР. — 1950. — 3. — С. 113—256.
- Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. — М.: Т-во науч. изданий КМК, 2003. — 542 с.
- Жирков И.А. (при участии А.И. Азовского и О.В. Максимовой). Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса. — М.: Т-во науч. изданий КМК, 2010. — 454 с.
- Жукинский В.Н., Журавлева Л.А., Иванов А.И. и др. Днепровско-Бугская эстуарная экосистема. — Киев: Наук. думка, 1989. — 240 с.
- Заварзин Г.А. Микробная биогеография // Журн. общей биологии. — 1994. — 55, № 1. — С. 5—12.
- Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. — М.: Наука, 2003. — 348 с.
- Зайцев Ю.П. Морская нейстонология. — Киев: Наук. думка, 1970. — 264 с.
- Зайцев Ю.П. Введение в экологию Черного моря. — Одесса: Эвен, 2006. — 224 с.

- Зайцев Ю.П.* Чорноморські береги України. — К.: Академперіодика, 2008. — 242 с.
- Зенкевич Л.А.* Биологическая структура океана // Зоол. журн. — 1948. — 27, вып. 2. — С. 113—124.
- Зенкевич Л.А.* Материалы к сравнительной биогеоценологии суши и океана // Журн. общей биологии. — 1967. — 27, № 5. — С. 523—537.
- Зенкевич Л.А., Филатова З.А., Беляев Г.М. и др.* Количественное распределение зообентоса в Мировом океане // Бюл. МОИП. — 1971. — 47, № 3. — С. 27—32.
- Зернов С.А.* Общая гидробиология. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — 587 с.
- Зимбалева Л.Н.* Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ (экологический очерк). — Киев: Наук. думка, 1981. — 216 с.
- Ігнатюк О.А.* Основні екологічні принципи і концепції. — К.: Вид-во НТТУ «КПІ», 2006. — 267 с.
- Карандина С.Н.* Распределение подземных частей растений в некоторых ассоциациях хибинской тундры // Ботан. журн. — 1954. — 39, № 6. — С. 809—818.
- Каратаев А.Ю., Самойленко В.М., Вежновец Г.Г., Бойкова С.А.* К вопросу о создании информационной системы «Лимнофауна—лимнофлора Беларуси» // Проблемы изучения, сохранения и использования биологического разнообразия животного мира. Тез. докл. VII зоол. конф. (Минск, 27—29 сент. 1994), — Минск: Навука і техника, 1994. — С. 76—77.
- Караушев А.В.* Речная гидравлика. — Л.: Гидрометеоздат, 1969. — 416 с.
- Карзинкин Г. С.* Основы биологической продуктивности водоемов. — М.: Пищепромиздат, 1952. — 342 с.
- Касьянов В.Л.* Морское биологическое разнообразие: изучение, охрана, ценность для человечества // Вестн. РАН. — 2002. — 72, № 6. — С. 492—504.
- Кафанов А.И.* Континуальность и дискретность геомериды: биономический и биотический аспекты // Журн. общей биологии. — 2004. — 56, № 6. — С. 486—512.
- Кафанов А.И.* Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии. — Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2005. — 208 с.
- Кашкаров Д.Н.* Среда и сообщество (основы синэкологии). — М.: Госмедиздат, 1933. — 244 с.

- Китаев С.П.* Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. — Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. — 395 с.
- Кобленц-Мишке О.И.* Величина продукции Тихого океана // *Океанология*. — 1965. — 5, № 2. — С. 325—337.
- Красилов В.А., Леви З., Нево Э.* Сингенез и макроэволюция в мангровых сообществах из меловых отложений пустыни Негев (Израиль) // *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы*. — М.: ПИН РАН, 2004. — С. 23—39.
- Кузнецов А.П.* Экология донных сообществ Мирового океана (Трофическая структура морской донной фауны). — М.: Наука, 1980. — 244 с.
- Кузнецов А.П.* Глубоководная фауна. Основы адаптаций к глубоководному образу жизни. История формирования // *Адаптации организмов к глубоководному образу жизни / Тр. Ин-та океанологии*. — 1989. — 123. — С. 7—22.
- Курашов Е.А.* Мейобентос как компонент озерной экосистемы. — СПб.: Алга-Фонд, 1994. — 224 с.
- Кусакин О.Г.* Население литорали // *Океанология. Биология океана*. Т. 1. Биологическая продуктивность океана. — М.: Наука, 1977. — С. 174—178.
- Ладожское озеро. Атлас*. — СПб.: Ин-т озерадения РАН, 2002. — 128 с.
- Леонтьев О.К.* Дно океана. — М.: Мысль, 1968. — 316 с.
- Лобье Л.* Оазисы на дне океана. — Л.: Гидрометеоиздат, 1990. — 156 с.
- Львович М.И.* Мировые водные ресурсы и их будущее. — М.: Мысль, 1974. — 448 с.
- Макинтайр Ф.* Почему море соленое // *Наука об океане*. — М.: Прогресс, 1981. — С. 137—145.
- Малі річки України. Довідник / Ред. А.В. Яцик*. — К.: Урожай, 1991. — 295 с.
- Медников Б.М.* Аксиомы биологии (*Biologia axiomatica*). — М.: Знание, 1982. — 220 с.
- Мелководья Кременчугского водохранилища / Ред. Л.Н. Зимбалевская*. — Киев: Наук. думка, 1979. — 284 с.
- Методи гідробіологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В.Д. Романенка ; Ін-т гідробіології НАН України*. — К.: Логос, 2006. — 408 с.
- Миронов А.Н., Гебрук А.В., Москалев Л.И.* География гидротермальных сообществ и облигатных гидротермальных таксонов //

- Биология гидротермальных систем / Ред. А.В. Гебрук.— М.: КНК Press, 2002. — С. 410—434.
- Мовчан Ю.В.* Риби України (визначник-довідник). — К.: Б.В., 2011. — 444 с.
- Москалев Л.Г.* Мэтры глубин. Человек познает глубины океана. — М.: КМК, 2005. — 256 с.
- Мощенко А.В.* Роль микромасштабной турбулентности в распределении и изменчивости бентосных животных. — Владивосток: Дальнаука, 2006. — 321 с.
- Наумов Д.В., Пропт Н.В., Рыбаков С.А.* Мир кораллов. — Л.: Гидрометеоиздат, 1985. — 359 с.
- Нейман А.А., Карпинский Н.Г.* Влияние на бентос трофических отношений в шельфовом сообществе: трофическая структура и воздействие выедения // J. of Siberian Fed. University. Biology. — 2013. — № 6. — Р. 368—387.
- Несис К.Н.* Биомасса пелагических головоногих моллюсков и ее распределение в Мировом океане // Биол. ресурсы океана. — М.: Агропромиздат, 1985. — С. 145—153.
- Никольский Г.В.* Экология рыб. — М.: Высш. шк., 1974. — 367 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
- Океанология.* Биология океана. Т. 1. Биологическая продуктивность океана / Ред. М.Е. Виноградов. — М.: Наука, 1977. — 398 с.
- Оксиюк О.П., Стольберг Ф.В.* Управление качеством воды в каналах. — Киев: Наук. думка, 1986. — 176 с.
- Остапеня А.П.* Деэвтрофикация или бентификация? // Озерные экосистемы / Материалы III Междунар. науч. конф. — Минск: Изд-во Беларус. гос. ун-та, 2007. — С. 31—32.
- Паламарчук М.М., Загорчевна Н.Б.* Водний фонд України. Довідковий посібник. — К.: Ніка-Центр, 2001. — 392 с.
- Парин Н.В.* Рыбы открытого океана. — М.: Наука, 1988. — 272 с.
- Парин Н.В., Тимонин А.Г.* Трофические отношения в пелагиали // Биол. ресурсы океана. — М.: Агропромиздат, 1985. — С. 132—144.
- Пелагиаль* Средиземного моря как экологическая система / Ред. В.Н. Грезе. — Киев: Наук. думка, 1989. — 200 с.
- Перес Ж.М.* Жизнь в океане. — Л.: Гидрометеоиздат, 1969. — 288 с.
- Пименов Н.В., Савинов А.С., Гебрук А.В. и др.* Трофическая специализация креветок бразилиид в гидротермальном сообществе ТАГ // Докл. АН. — 1992. — 323, № 3. — С. 567—571.
- Павильщикова Н.* Жизнь пруда. — М.: Детгиз, 1951. — 125 с.
- Пономаренко А.Г.* Ранние этапы эволюции почвенных экосистем // Журн. общей биологии. — 2013. — 74, № 6. — С. 420—433.

- Поярков Б.В., Бабаназарова О.В.* Учение о биосфере: Курс лекций. — Ярославль: Изд-во Ярослав. ун-та, 2003. — 408 с.
- Природная среда Ямала. Биоценозы Ямала в условиях промышленного освоения / Под ред. С.П.Арефьева.* — Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2000. — 135 с.
- Протасов А.А.* Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсиконология. — Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины, 2002. — 105 с.
- Протасов А.А.* Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. — Киев: Академперіодика, 2011. — 704 с.
- Протасов А.А.* Биогеом как структурная единица биосферы // Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера». — 2012. — 4, № 3. — С. 280—285.
- Протасов А.А.* Макроструктура биосферы и место в ней биогеома // Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера». — 2013. — 5, № 4. — С. 384—392.
- Протасов А.А., Сергеева О.А., Кошелева С.И. и др.* Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины. — Киев: Наук. думка, 1991. — 191 с.
- Разумовский С.М.* Избранные труды. — М.: КМК, 1999. — 559 с.
- Раймонт Дж.* Планктон и продуктивность океана. Т. 1. Фитопланктон. — М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1983. — 576 с.
- Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ / Ред. Н.В. Кондратьева.* — Киев: Наук. думка, 1989. — 232 с.
- Резниченко О.Г.* Классификация и пространственно-масштабная характеристика биотопов обрастания // Биология моря. — 1978. — № 4. — С. 3—15.
- Реймерс Н.Ф.* Надежды на выживание человечества. Концептуальная экология. — М.: Россия молодая, 1992. — 365 с.
- Риклефс Р.* Основы общей экологии. — М.: Мир, 1979. — 424 с.
- Рифы и рифообразующие кораллы / Ред. Б.С. Соколов, А.Б. Ивановский.* — М.: Наука, 1987. — 293 с.
- Ричардс П.* Тропический дождевой лес. — М.: Изд-во иностр. лит., 1961. — 463 с.
- Родин Л.Е., Базилевич Н.И.* Динамика органического вещества и биологический круговорот земельных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. — А.: Наука, 1965. — 376 с.
- Руководство по Рамсарской конвенции. Справочник по осуществлению Конвенции о водно-болотных угодьях (Рамсар, Иран,*

- 1971). 4-е издание. — Гланд: Секретариат Рамсарской конвенции, 2006. — 146 с.
- Соботович Э.В., Долин В.В.* Эволюция биосферы в условиях техногенеза // Вибрані наукові праці академіка В.І.Вернадського. Т. 4. Геохімія живої речовини. Кн. 2. — 2012. — С. 503—533.
- Савилов А.И.* Плейстон Тихого океана // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон. — М.: Наука, 1969. — С. 264—349.
- Сафьянов Г.А.* Эстуарии. — М.: Мысль, 1987. — 189 с.
- Северо-западная часть Черного моря: биология и экология* / Ред. Ю.П. Зайцев, Б.Г. Александров, Г.Г. Миничева. — Киев: Наук. думка, 2006. — 701 с.
- Серебрякова Т.И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. — М.: ВИНТИ, 1972. — Т. 1. — С. 85—169.
- Сергеева Н.Г.* Структура и распределение мейобентоса в районе струйных метановых газовывделений со дна Черного моря // Гидробиол. журн. — 2004.— **40**, № 4.— С. 45—53.
- Синицын В.О., Резниченко О.Г.* Обрастание малоразмерного плавника северо-западной части Тихого океана // Экология массовых видов океанического обрастания. — М.: Ин-т океанологии АН СССР, 1981. — С. 18—69.
- Соколова М.Н.* Закономерности распределения глубоководных донных беспозвоночных в зависимости от способа и условий их питания // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон. — М.: Наука, 1969. — С. 182—201.
- Сон М.О.* Экзотические моллюски (Mollusca: Bivalvia, Gastropoda) в пресных и солоноватых водах Украины // Еколого-функціональні аспекти дослідження молюсків, їх роль в біоіндикації навколишнього середовища. — Житомир: Вид-во Житомир. держ. ун-ту, 2006. — С. 308—311.
- Сорокин Ю.И.* Экосистемы коралловых рифов. — М.: Наука, 1990. — 503 с.
- Сочава В.Б.* Введение в учение о геосистемах. — Новосибирск: Наука, 1978.— 375 с.
- Станчинский В.В.* О значении массы видового вещества в динамическом равновесии биоценозов // Экология и биоценология. — 1931. — **1**, № 1. — С. 88—98.
- Станюкович К.В.* Опыт классификации растительных сообществ земного шара на основе их экологической ритмики // Экология. — 1970. — № 1. — С. 18—26.

- Старобогатов Я.И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. — Л.: Наука, 1970. — 372 с.
- Старобогатов Я.И.* Эволюция пресноводных экосистем // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1984. — Вып. 223. — С. 24—32.
- Тахтаджян А.Л.* Древесные и травянистые цветковые растения и их эволюционные взаимоотношения // Жизнь растений. Т. 5. Цветковые растения / Ред. А.Л. Тахтаджян. — М.: Просвещение, 1980. — С. 8—11.
- Тесаков Ю.И.* Табуляты. Популяционный, биогеоценотический и биостратиграфический анализ. — М.: Наука, 1978. — 262 с.
- Тихий океан.* Биология Тихого океана. Кн. 1. Планктон / Ред. В.Г. Богоров. — М.: Наука, 1967. — 268 с.
- Тихий океан.* Биология Тихого океана. Кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстон / Ред. Л.А. Зенкевич. — М.: Наука, 1969. — 354 с.
- Узунов Й., Ковачев С.* Хидробиология. — София; Москва: ПЕНСОФТ, 2002. — 342 с.
- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. — М.: Прогресс, 1980. — 327 с.
- Уоллес А.Р.* Тропическая природа. — М.: Мысль, 1975. — 223 с.
- Хайлов К.М.* Что такое жизнь на земле? — Одесса: Друк, 2001. — 238 с.
- Хендерсон-Селлерс Б.* Инженерная лимнология. — Л.: Гидрометеоздат, 1987. — 335 с.
- Хмельва Н.Н., Голубев А.П., Лаенко Т.М.* Экология брюхоногих моллюсков из горячих источников Камчатки // Журн. общей биологии. — 1985. — 46, № 2. — С. 230—240.
- Шенпард Ч.* Жизнь кораллового рифа. — Л.: Гидрометеоздат, 1987. — 183 с.
- Шмидт-Ниельсен К.* Размеры животных: почему они так важны? — М.: Мир, 1987. — 259 с.
- Эдмондсон Т.* Практика экологии. Об озере Вашингтон и не только о нем. — М.: Мир, 1998. — 299 с.
- Abe T., Matsumoto T.* Studies on the distribution and ecological role of termites in a low land rainforest of West Malaysia. 3. Distribution and abundance of termites in Pasoh forest reserve // Jap. J. Ecol. Vol. — 1979. — 29, N 4. — P. 33—48.
- Allan J.D.* Ekologia wod plynacych. — Warszawa: Wyd. Naukowe PWN, 1998. — 450 s.
- Alongi D.M.* Present state and future of the world's mangrove forests // Environ. Conserv. — 2002. — 29, No. 3. — P. 331—349.
- Beeton A.* Large freshwater lakes: present state, trends, and future // Environ. Conserv. — 29, No. 1. — P. 21—38.

- Bellowood D. R., Hughes T. P.* Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs // *Science*. — 2001. — **292**, No. 5521. — P. 1532—1534.
- Bronmark Ch., Hansson L.-A.* Environmental issues in lakes and ponds: current state and perspectives // *Environ. Conserv.* — 2002. — **29**, No. 3. — P. 290—306.
- Choinski A.* Jeziora kuli ziemskiej. — Warszawa: Wyd. Naukowe PWN, — 1998. — 202 s.
- Clements F.T., Shelford V.E.* Bio-Ecology. — N.Y.: Wiley&Sons, Inc., 1939.VI+425.
- Drown A. C., McLachlan A.* Sandy shore ecosystems and the threats facing them: some predictions for the year 2025 // *Environ. Conserv.* 2002. — **29**, No. 1. — P. 62—77.
- Duarte C.M.* The future of sea grass meadows // *Environ. Conserv.* — 2002. — **29**, No. 2. — P. 192—206.
- Duarte C.M., Chiscano C.L.* Sea grass biomass and production: a reassessment // *Aquatic Botany*. — 1999. — **65**. — P. 159—174.
- Duggins D.O., Simenstad C.A., Estes J.A.* Magnification of secondary production by kelp detritus in coastal marine ecosystems // *Science*. — 1989. — **245**. — P. 101—103.
- Earth systems. Processes and issues / Ed. W. Ernst.* — Cambridge: Cambridge University press, 2000. — 566 p.
- Falkowski G., Barber T., Smetacek V.* Biogeochemical Controls and Feedbacks on Ocean Primary Production // *Science*. — 1998. — **281**, No. 5374. — P. 200—206.
- Evans F.* Ecosystem as the basic unit of ecology // *Science*. — 1956. — **123**. — P. 1227—1228.
- Fossa J.H., Mortensen P.B., Furevik D.M.* *Lophelia*-korralew langs norskekysten forekomst og tilstand // *Fisken og havet*. — 2000. — No. 2. — P. 94.
- Glover A., Smith C.* The deep seafloor ecosystem: current status and prospects of anthropogenic change by the year 2025 // *Environ. Conserv.* — 2003. — **30**, No. 3. — P. 219—241.
- Gopal B., Chauhan M.* Biodiversity and its conservation in the Sundarban mangrove ecosystem // *Aquat. Sci.* — 2006. — **68**, No. 3. — P. 338—354.
- Grime J.P.* Evidence for the existence of three primary strategies in plant and its relevance to ecological and evolutionary theory // *Amer. Natur.* — 1974. — **111**. — P. 1169—1194.
- Hall J.* The continental shelf benthic ecosystem: current status, agents for change and future prospects // *Environ. Conserv.* — 2002. — **29**, No. 3. — P. 350—374.
- Hovland M.* Deep water coral reefs. Unique biodiversity hot-spot. — Chichester: Springer Praxis Publ., 2008. — 165 p.

- Hughes T.P., Baird A.H., Bellwood D.R. et al.* Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs // *Science*. — 2003. — **301**, No. 5635. — P. 929—933.
- Illies J.* Die Besiedlung der Fulda (insdes. Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen Stand der Untersuchung // *Berl. Limnol. Flubstat. Freudenthal*. — 1953. — Bd. 5. — S. 1—28.
- Jonasson P.* Limits for life the lake ecosystem // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 1996. — **26**, part 1. — P. 1—33.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M.* Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. — 1994. — **69**. — P. 373—386.
- Junk W.J., Weber E.* Amazonian floodplains: a limnological perspective // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 1996. — **26**, part 1. — P. 149—157.
- Junk W.* Long term environment trends and the future of tropical wetlands // *Environ. Conserv.* — 2002. — **29**, No. 4. — P. 414—435.
- Kajak Z.* Bentos // *Ekologia wod srodladowych / Red. K. Tarwid*. — Warszawa: Panstwowe Wyd. Naukowe, 1988. — S. 235—313.
- Karlson R.H.* Dynamics of coral communities. — Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1999. — 250 p.
- Kennish M.J.* Environmental threats and environmental future of estuaries // *Environ. Conserv.* — 2002. — **29**, No. 1. — P. 78—107.
- Kublik D., Risk M.* Infestation of carbonate substratum by boring algae // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* — 1977. — **27**. — P. 107—115.
- Levinsen H., Nielsen T.G.* The role of marine pelagic ciliates and heterotrophic dinoflagellates in arctic and temperate costal ecosystems: a cross-latitude comparison // *Limnol. Oceanogr.* — 2002. — **47**, No. 2. — P. 427—439.
- Luiçao F.J., Schubart H.O.R.* Litter production and decomposition in a terra-firme forest of Central Amazonia // *Experienta*. — 1987. — **43**, No. 3. — P. 259—265. 7—351.
- MacArthur R., Wilson E.* An equilibrium model of insular biogeography // *Evolution*. — **63**, No. 17. — P. 373—387.
- Maier R. M., Drees K. P., Neilson J. W. et al.* Microbial Life in the Atacama Desert // *Science*. — 2004. — **306**. — P. 1280.
- McClanahan T. R.* The near future of coral reefs // *Environ. Conserv.* — 2002. — **29**, No. 4. — P. 460—483.
- Moss D.* EUNIS habitat classification — a guide for users // European topic centre on biological diversity/ <http://diversity.eionet.europa.eu>
- Neiff J.J.* Large rivers of South America // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* — 1996. — **26**, part 1. — P. 167—180.
- Protasov A.A., Sylaieva A.A.* Contourization and Its Features in Technoecosystems // *Inland Water Biology*. — 2014. — **7**, No. 2. — P. 101—107.

- Odum E.* The strategy of ecosystem development // *Science*. — 1969. — **164**. — P. 262—270.
- Odum E. P.* The «tehno-ecosystem» // *Bull. Ecol. Soc. Amer.* — 2001. — **82**. — P. 137—138.
- Riedl R. J.* How much seawater passes through sandy beaches // *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* — 1971. — **56**, No. 6. — P. 923—946.
- Rogers A.D.* The biology of seamounts // *Advances in Marine Biology*. — 1994. — **30**. — P. 306—350.
- Rosenberg R., McCully P., Pringle M.* Global scale environmental effects of hydrological alteration // *Bioscience*. — 2000. — **50**, No. 9. — P. 746—751.
- Sanchez P.A.* Soils // *Tropical rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studies*. — Amsterdam: Elsevier, 1989. — P. 73—88.
- Smith C.R., Hamilton S.C.* Epibenthic megafauna of a bathyal basin off southern California: patterns of abundance biomass and dispersion // *Deep-Sea Research*. — 1983. — **30**. — P. 907—928.
- Smith C.R., Demopoulos F.W.J.* The Deep Pacific ocean floor // *Ecosystems of the World. V. 28. Ecosystems of the Deep Ocean* / Ed. P. Tyler. — Amsterdam: Elsevier, 2003. — P. 179—218.
- Steneck R., Gracham M., Borque B. et al.* Kelp forest ecosystems: biodiversity, resilience and future // *Environ. Conserv.* — 2002. — **29**, No. 4. — P. 436—459.
- Stoddart D.R.* Catastrophic storm effect on the British Honduras reefs and cays // *Nature*. — 1962. — **196**. — P. 512—515.
- Štraškraba M.* Lake and reservoir management // *Věrh. Internat. Věrein. Limnol.* — 1996. — **26**, part 1. — P. 193—209.
- Tansley A. D.* The use and abuse of vegetational concepts and terms // *Ecology*. — 1935. — **16**. — No. 4. — P. 284—307.
- Thorson G.* Parallel level-bottom communities, their temperature adaptation, and their «balance» between predators and food animals // *Perspectives in marina biology: Univ. Californ. Press.*, 1960. — 125 p.
- Tokner K., Stanford J. A.* Riverine flood plains: present state and future trends // *Environ. Conserv.* — 2002. — **29**, No. 3. — P. 308—330.
- Van Dover S.L.* The ecology of deep-sea hydrothermal vents.— Princeton: Princeton Univer. Press, 2000. — 424 p.
- Vannote R.L., Minhall G. W., Cummins K. W. et al.* The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1980.— **37**, No. 1. — P. 130—137.
- Verity P., Smentacek V., Smayda T.* Status, trends and the future of the marine pelagic ecosystem // *Environ. Conserv.* — 2002. — **29**, No. 2. — P. 207—237.

- Vernadsky V. I.* The Biosphere and the Noösphere // Amer. Scientist. — 1945. — **33**, No. 1. — P.1—2 // Executive Intelligence Review. February 18, 2005.// www.larouchepub.com.
- Walker D.* Tropical rein forests // Scie. Progr. — 1986. — **70**, No. 280. — P. 461—472.
- Ward J.V., Stanford J. A.* Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects // Ann. Rev. Entomol. — 1982. — **27**. — P. 97—117.
- Webster J.R., Patten B.C.* Effects of watershed perturbation on stream potassium and calcium dynamics // Ecol. Monogr. — 1979. — **49**. — P. 57—72
- Zaitsev Yu.* Major accumulations of life and main «Pain points» in the seas and oceans // J. of Environmen. Science and Engineering. — 2012. — **A 1**. — P. 886—897.

Зміст

- 3** ПЕРЕДМОВА
- 7** ВСТУП
- 15** Роздл 1
Екосистема, біогеом, біосфера
- 136** Роздл 2
Біогеом дощових тропічних лісів (гілея)
- 156** Роздл 3
Біогеом періодичних лісових екосистем
- 175** Роздл 4
Біогермовий біогеом
- 191** Роздл 5
Тундровий біогеом
- 201** Роздл 6
Трав'яний безлісий біогеом помірної
зони (степ, прерія, пампа)
- 218** Роздл 7
Шельфовий біогеом
- 233** Роздл 8
Гідротермально-сиповий біогеом
- 252** Роздл 9
Реобіогеом



-
- 272** Розділ 10
Лімнобіогеом
- 289** Розділ 11
Біогеом пустель
- 306** Розділ 12
Пелагічний біогеом океану
- 322** Розділ 13
Батіально-абісальний біогеом
- 338** Розділ 14
Позабіогеомні екосистеми
- 355** ПІДСУМКИ
- 365** СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

Науково-популярне видання

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ



ПРОТАСОВ Олександр Олексійович

БІОГЕОМІКА

ЕКОСИСТЕМИ СВІТУ В СТРУКТУРІ БІОСФЕРИ

В оформленні використані малюнки автора

Редактор *Н.А. Серебрякова*

Художнє оформлення *Є.О. Льницького*

Технічні редактори

Т.М. Шендерович, О.В. Вакаренко

Комп'ютерна верстка *О.В. Вакаренко*

Підписано до друку 00.00.2017. Формат 84 × 108/32.

Гарн. Ньютон. Ум. друк. арк. 20,05.

Обл.-вид. арк. 18,57. Тираж 300 прим. Зам. № 0000.

Видавець і виготовлювач

Видавничий дім «Академперіодика» НАН України

01004, Київ, вул. Терещенківська, 4

Свідоцтво про внесення до Державного реєстру суб'єктів
видавничої справи серії ДК № 544 від 27.07.2001