

**Мал. 127.** Порівняння структури наземної (а) та водної (б) екосистем: I — абіотичні речовини (неорганічні та органічні); II — продуценти (вищі рослини на суходолі, одноклітинні водорості у воді); III — консументи; IV — редуценти.

Таким чином, будь-який досить великий за розмірами природний об'єкт: ліс, озеро, ставок, лука, сад, поле й навіть міський двір — це екосистеми, які складаються з абіотичної і біотичної частин. Біотична частина містить у собі автотрофний і гетеротрофний компоненти. Важливою властивістю екосистем є їх здатність до самоорганізації, саморегуляції та саморозвитку.

**Біогеоценоз як елементарна екосистема.** Історично складені угруповання популяцій різних видів тварин і рослин, прив'язані до однієї досить однорідної з огляду на абіотичні фактори ділянки суходолу або водойми — **біотопу** (від грец. *біос* — життя й *топос* — місце), формують **біоценоз** (від грец. *біос* і *коїнос* — спільний), у якому встановлюються певні відносини. Разом біоценоз і біотоп утворюють **біогеоценоз** (від грец. *біос*, *геос* — земля і *коїнос*), яким може бути весь ліс або, наприклад, дубовий гай у сосновому борі; озеро в цілому або окремі його частини: прибережні зарості очерету, мілководдя з водною рослинністю чи глибини.

Як складові частини біоценозу зазвичай розглядають: **фітоценоз** — рослинний компонент, **зооценоз** — популяції тварин, **мікоценоз** — сукупність грибів і **мікробіоценоз** — різні бактерії, що живуть у межах даного біотопу.

Важливою особливістю біоценозу є його здатність до саморегуляції. Ця властивість автоматично встановлювати й підтримувати на постійному рівні біологічні показники характерна не лише для екологічних, а й будь-яких інших біологічних систем (*наведіть приклади саморегуляції на рівні кліти-*



ни). На рівні біоценозу саморегуляція проявляється у тому, що, незважаючи на постійні зміни середовища і підпорядкування популяції видів, які його складають, хвилям життя, основні показники екосистеми (її фізичні розміри, кількість видів, що до неї входять, продукція органічної речовини, яку вона дає) рік у рік залишатимуться досить стабільними.

Біогеоценоз слід розглядати як елементарну екосистему. Його не можна поділити на екосистеми нижчого рангу, оскільки всі його складові, навіть якщо це — угруповання організмів, уже не можна назвати біоценозами.

Візьмемо, наприклад, величезний трьохсотрічний дуб. На ньому можна знайти десятки видів організмів, чимало з яких утворюють поселення із сотень особин, але таке угруповання видів не є біоценозом. Згідно з визначенням, біоценоз — це сукупність популяцій різних видів, що склалися історично, а окреме дерево — не популяція. Для позначення такого угруповання дрібних організмів, прив'язаних до будь-якого великого організму, використовується спеціальний термін — **консорція** (від лат. *консорціум* — співучасть, співтовариство). Прикладами консорцій можуть бути невеличкий акваріум, горщик з кімнатною рослиною (мал. 128) й навіть будь-який окремий організм, у тілі якого постійно живе значна кількість різноманітних коменсалів (бактерій, найпростіших) і паразитів (плоских і круглих червів). Консорції, на відміну від біоценозу, не здатні до саморегуляції й самовідновлення.

**Просторова структура біоценозу.** Популяції організмів, що складають біогеоценоз, перебувають у межах певного біотопу. Зазвичай цей життєвий простір не є просто площею на поверхні Землі. Він ще має і певний об'єм, оскільки особини одного виду розміщуються як за площею, так і за висотою. За типом середовища і просторовою структурою розрізняють два типи екосистеми.

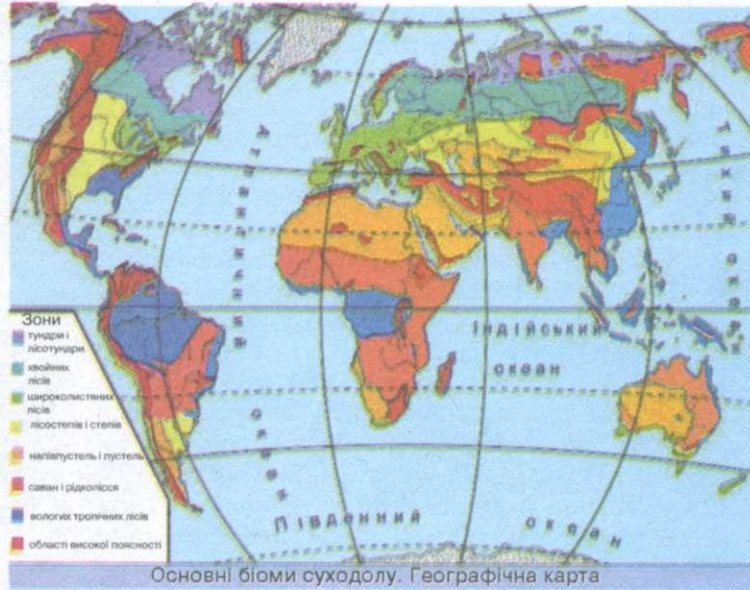
У водних екосистемах використовується весь фізичний об'єм біотопу, і живі організми утворюють тут кілька типів угруповань: з тих, що живуть на дні; з тих, що плавають у товщі води; з тих, що живуть на поверхні води чи у тілах водних рослин, які перебувають на поверхні води. Екологічні відносини у водних екосистемах вивчає наука **гідробіологія** (від грец. *гідрос* — вода і біологія).

У наземних екосистемах використовується насамперед поверхня ґрунту, а якщо фітоценози формуються за участю дерев, то утворюється кілька ярусів — горизонтів концентрації живих істот та слідів їх діяльності. Якщо взяти типовий широколистяний ліс, можна виділити кілька ярусів: перший — угруповання, що живуть безпосередньо у ґрунті та на його поверхні; другий — угруповання, які заселили високу траву



Мал. 128. Акваріум (а) та горщик (б) з кімнатною рослиною, хоч тут разом і співіснують різні види організмів, є не екосистемами, а консорціями.





Мал. 129. Карта біомів світу.

та куці; третій — угруповання, котрі уподобали крони дерев. У тропічних лісах ярусів значно більше. Чим більше ярусів у наземній екосистемі, тим більше видів у ній живе і тим більше в ній організмів.

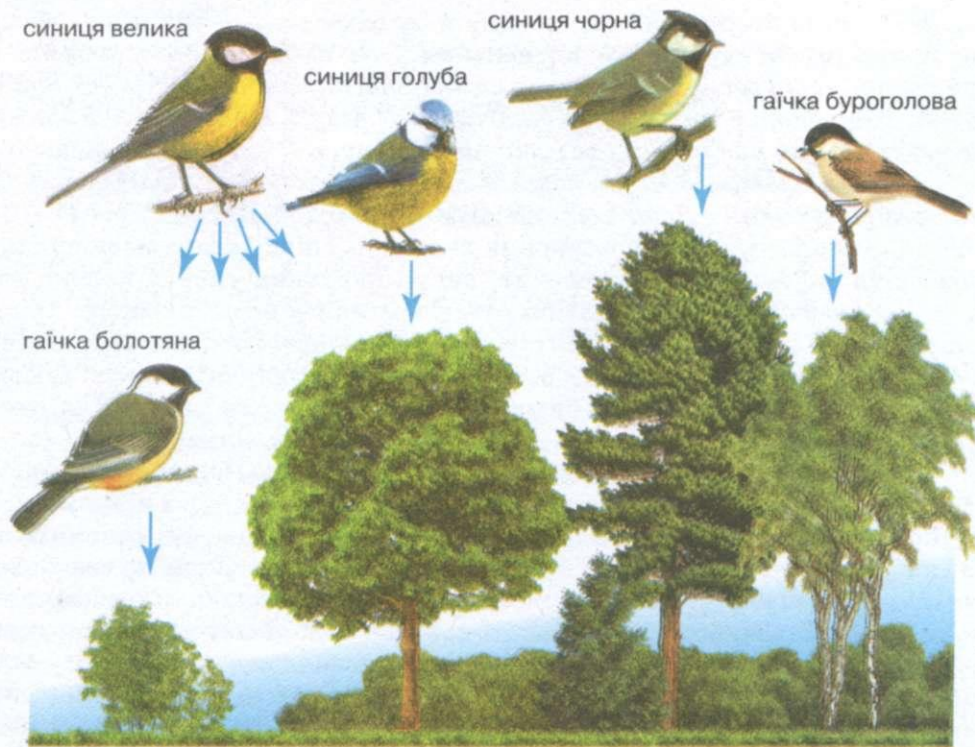
**Екосистеми високого рівня.** Біогеоценози є більшими за розмірами екосистемами — **біомами** (від грец. *біос* і лат. *омат* — сукупність). Останні включають усі пов'язані одна з одною екосистеми однієї природно-кліматичної зони. Наземні біоми класифікують за головним типом рослинності, наприклад, виділяють біоми широколистяного лісу, тундри, вологого тропічного лісу (мал. 129). У межах території України виділяють чотири типи біомів: широколистяних лісів, степу, гірських лісів (Карпати) і середземноморської рослинності (Південний Берг Криму).

Часто в екології для позначення всієї сукупності об'єднаних спільним простором живих організмів, які представляють певний зріз історичного розвитку життя, користуються терміном **біота** (від грец. *біос*). На відміну від біома, в якому головна роль належить екологічним зв'язкам організмів, біота — це історично складена сукупність видів, об'єднана великою територією або акваторією. Саме тому терміном *біота* часто визначають викопну фауну і флору певного геологічного періоду будь-якого значного регіону.

Біоми формують **біосферу** (від грец. *біос* і *сфеїре* — сфера, куля), яка є екосистемою найвищого рівня, тому її ще називають глобальною екосистемою Землі.

**Екологічна ніша.** Популяція кожного виду, що входить до складу біоценозу, займає певне місце — **екологічну нішу**. Насам-





**Мал. 130.** Екологічні ніші різних видів синиць, що визначаються переважним місцем живлення: синиця велика — повсюдно; гаїчка болотяна — кущі; синиця чорна — хвойні дерева; синиця голуба (лазорівка) — крони широколистяних дерев; гаїчка буроголова — береза.

перед, екологічна ніша є місцем, яке займає вид у трофічних відносинах (мал. 130), що склалися між видами в екосистемі. Якщо це автотрофний вид, то його місце визначається способом одержання енергії (*пригадайте: автотрофи поділяють на фототрофів і хемотрофів*) і тим, для яких організмів він є їжею. Якщо це гетеротроф, то його положення в екосистемі зумовлює те, чим він живиться і для кого сам є джерелом речовини та енергії.

Чимало вчених трактують екологічну нішу як певний фізичний простір, який займає популяція, з його абіотичними і біотичними умовами, тоді як інші дослідники вважають, що це поняття більш функціональне і позначає комплекс зв'язків виду в біоценозі та його відношення до умов середовища. Наприклад, екологічна ніша квіткової рослини включає кількість опадів, сонячного світла і мінеральних речовин у ґрунті, необхідних для нормального життя. Нішу тварини-хижака формують різні абіотичні, насамперед кліматичні фактори, наявність жертв, а також паразити та інфекційні захворювання, характерні для місцевості, у якій він живе.

Очевидно, було б зовсім не правильним сприймати екологічну нішу як щось застигле й непорушне. Навіть її розміри у межах одного біоценозу залежно від стану популяції, сезону й року постійно змінюються. Якщо вид не має конкурентів, він займає повністю всю нішу, якщо ж конкуренти є, то він змушений ділити її з ними.

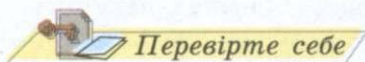


Стосунки видів, які займають одну й ту саму екологічну нішу, визначає **принцип конкурентного витиснення**: *два види, що конкурують за той самий набір ресурсів, в умовах стабільності факторів середовища не можуть існувати разом нескінченно довго. У результаті один вид завжди здобуде перевагу над іншим і рано чи пізно витисне його з даного біоценозу, якщо тільки слабший вид не перейде в іншу екологічну нішу.* Сформулював його російський еколог і мікробіолог *Георгій Францевич Гаузе* (1910—1986). Спостерігаючи у лабораторних умовах за співіснуванням популяцій двох видів інфузорій, він встановив, що у стабільних умовах колонії цих видів прекрасно ростуть і розвиваються кожний у своїй пробірці. Однак при утворенні спільних поселень *інфузорія золотиста* настільки пригнічує *інфузорію тувельку*, що згодом остання у таких пробірках зникає. Дослідникові все ж таки вдалося добитися співіснування цих видів. Для цього знадобилося постійно змінювати умови існування у пробірках.

Оскільки у природі не існує стабільного середовища, більше того, навіть у межах одного біогеоценозу завжди можна знайти ділянки з різними комбінаціями екологічних факторів, то у будь-якій екосистемі потенційних ніш набагато більше, ніж в ній живе видів. Багато вчених навіть вважають, що кількість ніш у будь-якому біоценозі настільки значна, що наближається до нескінченності. У результаті кожний вид, якому підходять умови існування даної екосистеми, знайде в ній свою екологічну нішу. Тим більше, що кожний вид є екологічно унікальним. У нього не лише свої особливі вимоги до абіотичних факторів середовища, а й свої ритми життя, особливості живлення і розмноження. Тому, якщо близькі види циклопів чи дафній, які зовні майже не відрізняються, живуть в одному шарі води, кожний з них займає своє положення в екосистемі. Вони можуть по-різному реагувати на світло і температуру, відповідно мати неоднакову добову активність і сезонну динаміку розмноження та чисельності.

**Популяції різних видів організмів формують угруповання, які разом з абіотичними факторами середовища прийнято називати екологічними системами. За своїми розмірами екосистеми бувають кількох рівнів: елементарні екосистеми — біогеоценози, біоми — сукупності екосистем однієї кліматичної зони та біосфера — глобальна екосистема Землі.**

**Місце виду в екологічній системі прийнято називати екологічною нішею. У випадку стабільних умов існування види з близькими екологічними потребами конкурують, пригнічуючи один одного, тоді як у постійно мінливому й різноманітному за умовами середовища навіть екологічно дуже близькі види можуть знайти свої окремі екологічні ніші.**



#### Перевірте себе

1. З яких компонентів складається будь-яка екосистема?
2. Чому біогеоценоз цілком можливо назвати елементарною екосистемою?
3. Які типи біомів є на території України?
4. Сформулюйте принцип Гаузе.
5. Чому в мінливому середовищі набагато менша конкуренція видів, ніж у постійному?





Як ви вважаєте?

1. Чи можна акваріум назвати штучною екосистемою і чи взагалі до екосистеми придатне слово *штучна*?
2. Спробуйте визначити нішу людини у сучасних екосистемах.

## § 32. ПОТОКИ РЕЧОВИНИ ТА ЕНЕРГІЇ, ЛАНЦЮГИ ЖИВЛЕННЯ І ТРОФІЧНІ РІВНІ

**Терміни і поняття:** трофічний ланцюг; трофічна мережа; консументи першого, другого, третього і четвертого порядків; первинна і вторинна продукція; біомаса; екологічна піраміда; правило екологічної піраміди.

**Ланцюги живлення і трофічні рівні.** Ключовий процес, що відбувається в екосистемах, — перенесення речовини та енергії. Цей потік спрямований від продуцентів до консументів, а потім — до редуцентів. Реально у природі перенесення речовини та енергії є просто поїданням одними організмами інших. При цьому вибудовується певна послідовність об'єктів живлення і тих, хто їх поїдає, оскільки останні, у свою чергу, стають жертвами хижаків або хазяями паразитів. Усю цю послідовність живих організмів, що складається з ланок — видів рослин, тварин, грибів і бактерій, зв'язаних один з одним відносинами «їжа — споживач», називають **трофічним ланцюгом**.

Звичайно між ланками трофічного ланцюга не має одиничних зв'язків, адже той самий вид рослин може бути об'єктом живлення різних видів тварин, а будь-який вид гризунів, наприклад хом'як, живиться рослинною і тваринною їжею. У результаті трофічний ланцюг перетворюється у складнішу структуру — **трофічну мережу** (форзац І).

Таким чином, навіть найпростіше побудований харчовий ланцюг включає кілька трофічних рівнів:

- перший — зелені рослини (**продуценти**);
- другий — тварини, які живляться рослинами (**консументи першого порядку**);
- третій — хижаки, котрі поїдають рослиноїдних тварин (**консументи другого порядку**);
- четвертий і п'ятий, що трапляються не часто — хижаки, жертвами яких стають дрібніші хижаки (**консументи відповідно третього та четвертого порядків**).

**Трофічні ланцюги живлення.** Трофічні ланцюги поділяють на два типи: **ланцюги виїдання** (мал. 131) та **ланцюги розкладання** (мал. 132). Типовий трофічний ланцюг виїдання можна легко проілюструвати на прикладі пасовища лучного типу (форзац І). Його основу становлять автотрофічні організми — трав'янисті рослини та їх насіння, якими живляться комахи, птахи, гризуни, копитні. Вони, у свою чергу, є об'єктами живлення сов, яструбів, тхорів, лисиць, вовків. Але чимало хижаків і самі





Мал. 131. Принципова схема ланцюга виїдання.

стають об'єктами полювання: вовки часто поїдають лисиць, а пугачі добувають ласок, горностаїв і дрібних сов.

Дуже довгі ланцюги виїдання в океанічних екосистемах, де завжди є консументи четвертого порядку й можуть траплятися консументи п'ятого порядку. Основу цих ланцюгів також становлять автотрофні організми, але на цей раз — одноклітинні водорості, які плавають у товщі води (їх називають *фітопланктоном*). Вони є об'єктом живлення *зоопланктону*. Ці невеликі рачки, у свою чергу, є чудовою їжею для дрібної риби (скажімо, хамси, шпротів). Ця рибка — їжа більших за розмірами хижих риб, наприклад оселедців, а ті, в свою чергу, — їжа ще більших хижих риб (акул, тунців), а також дельфінів і тюленів. Але й самі тюлені є головним об'єктом полювання косаток.

Оскільки рослини, не з'їдені рослиноїдними тваринами, відмирають, у ґрунті, товщі води і на дні водойм утворюється *детрит* (від лат. *детритус* — стертий) — дрібні частки мінералізованої органічної речовини, що залишилася від померлих організмів. Ці крупинки стають їжею первинних *детритофагів* (від лат. *детритус* та грец. *фагос* — пожиратель) — бактерій, дощових червів, грибів, які самі є їжею для вторинних детритофагів — інфузорій, амеб, різних членистоногих, личинок комах. Вони, у свою чергу, стають трофічною базою для вторинних консументів.

Ланцюги розкладання поширені головним чином у лісах, проте відіграють певну роль і у водних екосистемах, особливо у водоймах з високим вмістом органічних речовин. Підраховано, що у масштабах Землі завдяки ланцюгам розкладан-





Мал. 132. Принципова схема ланцюга розкладання.

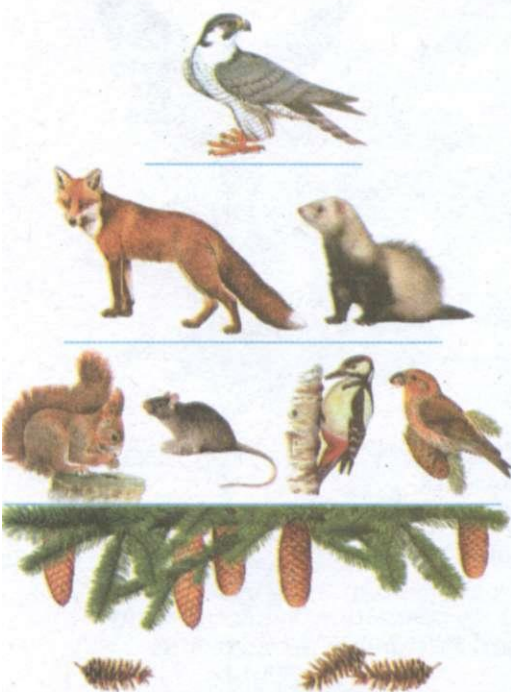
ня в кругообіг включається до 90 % енергії та речовини, запасених автотрофами, тоді як у кругообіг за участю ланцюгів виїдання вводиться тільки 10 % енергії та речовини.

**Біологічна продукція.** Первинним джерелом речовини та енергії для будь-якої екосистеми є продуценти. На суходолі це — вищі рослини, у водному середовищі — нижчі (водорості). Саме на першому трофічному рівні створюється **первинна продукція** — органічна речовина, утворена в результаті фотосинтезу. Таким чином, первинна продукція являє собою масу синтезованої рослинами органічної речовини. Оцінюють первинну продуктивність швидкістю накопичення органічної речовини рослинами. При цьому одна частина первинної продукції йде на обслуговування самих рослин (в основному на дихання), а друга частина, так звана **чиста продукція**, стає доступною консументам. Органічні речовини, вироблені на другому і вищих трофічних рівнях, є **вторинною продукцією**. По суті, це консументи і редуценти — тварини і сапротрофні мікроорганізми.

Як найкраще оцінити продукцію конкретної екосистеми? Простіше за все — виміряти **біомасу**, тобто визначити сукупну масу всіх організмів, що живуть у даній екосистемі. Звичайно, зважити всі живі організми біогеоценозу не реально. Зробити вказану оцінку можна лише непрямым шляхом — за якоюсь частиною (наприклад, визначити масу всього живого з 1 м<sup>2</sup> луки, поверхні або дна водойми), а потім добуте значення помножити на всю площу. Оскільки клітини на 80 % складаються з води, то для одержання точніших цифр продуктивності використовують масу сухої речовини, яка точніше відбиває продукцію екосистеми.

**Піраміди в екології.** Цілком очевидно, що як рослини не здатні вловити всю сонячну енергію, яка на них падає, так і тварини не можуть засвоїти всю потенційну енергію, яку вони одержують, поїдаючи рослини і одне одного. Значний відсоток цієї енергії розсіюється у вигляді тепла. Крім того, частина органічних речовин, синтезованих клітинами рослин,





Мал. 133. Екологічна піраміда відображає співвідношення чисельності організмів, маси і енергії в екосистемах на різних трофічних рівнях.

Він сформулював таке положення: *кількість особин, що утворюють послідовний ланцюг живлення, неухильно зменшується*. Оскільки цю закономірність зазвичай зображують графічно у вигляді піраміди, то її називають *пірамідою Елтона*. Проілюструвати схему *екологічної піраміди* (мал. 133) не складно. Нехай один дельфін протягом року з'їдає 1 000 оселедців, які, у свою чергу, поїдають 15 тис. шпротів, котрі спожили 2,5 т зоопланктону, для якого було необхідно не менше 30 тис. т фітопланктону. Це співвідношення у продуктивності різних трофічних рівнів екосистеми дістало назву *правила екологічної піраміди*. Сформулювати його можна в такий спосіб: *маса кожної подальшої ланки ланцюга живлення прогресивно зменшується, причому продукція організмів кожного наступного трофічного рівня завжди менша у середньому до 10 раз за продукцію попереднього*.

Розрізняють три типи екологічних пірамід: піраміда чисел, що відображує співвідношення між кількістю особин на кожному трофічному рівні; піраміда біомаси — кількість органічної речовини, синтезованої на кожному з рівнів; піраміда енергії — величина потоку енергії. Завдяки правилу екологічної піраміди можна оцінити кількість речовини і енергії на кожному з трофічних рівнів, порівняти різні екосистеми. За допомогою цього підходу можна оцінити і максимальні розміри популяцій видів, що входять до конкретної екосистеми. При цьому кожний тип екологічної піраміди має свої переваги та недоліки.

залишається неперетравленими. Наприклад, травна система більшості тварин не в змозі розщепити клітковину (*пригадайте: це найбільш масова органічна речовина рослинних клітин*) на молекули глюкози. Для цього у цих тварин немає спеціальних ферментів. Крім того, велика частка енергії поживних речовин, які організм тварини засвоює, витрачається на дихання та інші процеси життєдіяльності. Підраховано, що лише 10—15 % її використовується на побудову нових клітин і тканин. Тому при переході від одного трофічного рівня до іншого відбуваються постійні втрати речовини та енергії, й їх потоки стають дедалі біднішими. У результаті навіть для четвертого трофічного рівня вже майже не залишається ані речовини, ані енергії, які були накопичені рослинами на першому рівні. Відповідно до зменшення речовини та енергії на кожному трофічному рівні знижується кількість особин, що його складають.

Певні кількісні закономірності, яким підпорядковуються трофічні рівні, вперше встановив британський еколог і зоолог *Чарлз Елтон* (1900—1991).



Будь-який біоценоз є багаторівневою системою — трофічною мережею, якою пересуваються потоки речовини та енергії. Перший трофічний рівень утворюють продуценти — зелені рослини, другий — четвертий формують консументи — тварини.

Під час переміщення ланцюгами живлення речовини та енергії відбуваються їх втрати. У результаті кожний наступний трофічний рівень характеризується приблизно десятиразовим скороченням речовини та енергії. У такій же закономірності зменшується кількість організмів на кожному з рівнів. Це описує правило екологічної піраміди.

#### **Перевірте себе**

1. До якого трофічного рівня відносять рослини, а до яких — хижих тварин?
2. Які ланцюги живлення: виїдання або розкладання — більш енергоємні?
3. Як можна виміряти біомасу в екосистемі заплавної луки площею 20 км<sup>2</sup>?
4. Які причини зменшення потоку речовини та енергії у процесі переходу з одного трофічного рівня на інший?
5. Сформулюйте правило екологічної піраміди.

#### **Як ви вважаєте?**

1. Чому в наземних екосистемах рідко трапляються чотири трофічних рівні, тоді як у Світовому океані — це звичайне явище?
2. Яких видів тварин у біоценозі більше: тих, що живляться рослинною їжею, всеїдних або хижих, чи взагалі ніякої закономірності щодо цього не існує?

### **§ 33. ДИНАМІКА І ПРОДУКТИВНІСТЬ ЕКОСИСТЕМ**

**Терміни і поняття:** сукцесії (первинні, вторинні); клімакс; екотони; агроценози.

**Чому змінюються екосистеми.** Важливою властивістю екосистеми, що відрізняє її від простої сукупності організмів, є стійкість — властивість зберігати свою структуру і функціональні параметри стабільними протягом багатьох років. Це досягається за рахунок здатності біоценозів до саморегуляції і самовідтворення. Проте виявляється, що за певних умов співтовариства організмів починають швидко перетворюватися.

Нині в Україні склалася саме така екологічна ситуація. Справді, добре знайомий ліс за 20 років так змінюється, що його важко впізнати. І справа не тільки в тому, що дерева стали вищими, а полог щільнішим, а й у тому, що з'явився густий підлісок з ліщини й малини, змінився травостій (замість злакових — папороті), на зміну одним комахам і птахам прийшли інші. У такому лісі вже немає тих грибів, які збирав у дитинстві. Схожу картину можна спостерігати і з колись швидкоплинною річкою з прозорою водою — вона замулилася, заросла, течія уповільнилася, вода, насичена органічними речовинами, потем-





**Мал. 134.** Невеличка рибка ротан-головешка стала справжнім лихом для рибного населення багатьох українських водойм.

нішала, риби залишилося мало. У багатьох місцях заплавні луки просто на очах перетворилися на рідколісся берези й осики. Очевидно, що ці екосистеми були виведені із стану рівноваги, а перетворення, які в них спостерігаються, зумовлені прагненням біоценозів знову перейти у стійкий стан. Що ж змушує екосистеми змінюватися?

Очевидно, що угруповання організмів може залишатися стабільним лише у разі сталості кліматичних і фізичних факторів середовища. Через потепління клімату, природні катастрофи (повені, посухи, пожежі) і негативний вплив діяльності людини (вирубання лісів, розорювання луків і степів, зарегулювання річок) природні умови постійно змінюються, що неминуче спричиняє зміни видового складу біоценозу і порушення його екологічних параметрів. Крім того, змінюється структура

популяцій видів, що формують тип екосистеми.

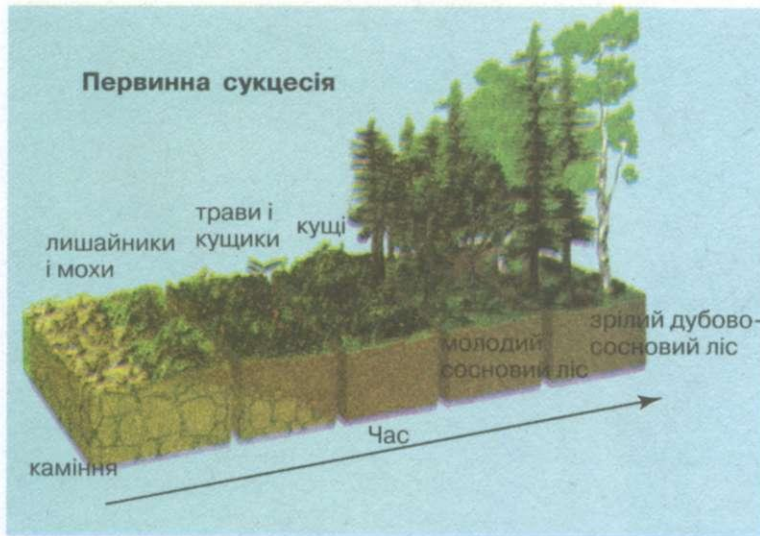
Екосистеми не ізольовані глухими стінами. У них активно вселяються нові види. Тільки на території Європи налічується не менше 10 тис. чужорідних видів рослин, грибів і тварин, більша частина яких завезена людиною. Як правило, це екологічно агресивні види, здатні швидко створювати численні популяції. Вони активно впливають на видові угруповання, що склалися історично. Наприклад, вселення невеличкої рибки *ротан* з Далекого Сходу (мал. 134) призвело до того, що тепер у багатьох водоймах вона виявилася єдиним видом риб. Ця ненажерлива всеїдна рибка просто виїла ікру інших риб і навіть амфібій. До того ж вона легко переносить дефіцит кисню у літню спеку і промерзання водойми взимку.

Такі цілком закономірні заміни видових співтовариств іншими, пов'язані з перетворення екосистем, прийнято називати **сукцесіями** (від лат. *сукцессіо* — наступність, спадкування).

**Якими бувають сукцесії.** *Первинні сукцесії* (мал. 135) виникають у місцях, де життя на певний час повністю зникло, наприклад на схилах вулканів, якими текла лава. Першопоселенцями таких ділянок стають лишайники. Для їх існування не потрібні ніякі інші організми, а лише твердий субстрат, до якого вони прикріплюються. Потім у міру нанесення вітрами ґрунту з'являються мохи й трав'янисті рослини. Наступний етап — утворення чагарникових угруповань за участю різних видів верб. У цей період розвитку екосистеми вже з'являються популяції різних безхребетних, а згодом, коли тут починають формуватися хвойні ліси, сюди проникають і хребетні.

*Вторинні сукцесії* (мал. 136) можуть бути наслідком стихійних лих, змін клімату або руйнівного впливу людини. Типовий приклад вторинної сукцесії — це відновлення екосистеми соснового лісу після пожежі. При цьому докорінно змінюються абіотичні умови, насамперед режим освітленості,





Мал. 135. Схема первинної сукцесії.

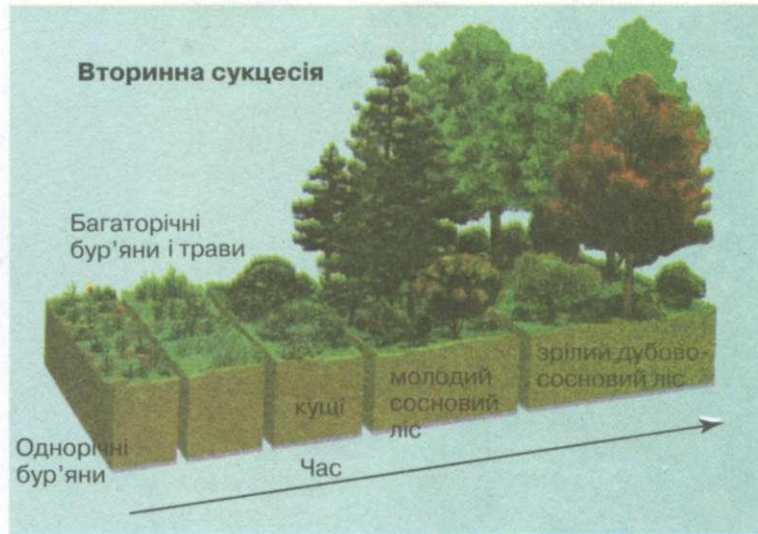
температури і вологості. Тому спочатку з насіння, що збереглося у ґрунті, виростають світлолюбні й посухостійкі трав'янисті рослини, й пожарище заростає однолітніми і багаторічними травами. Потім поступово формуються непролазні малинники, у яких місцями пробиваються молоді берізки. Згодом утворюється березовий ліс, під пологом якого відбувається відновлення соснового лісу — починають рости сосни. Через 100—150 років на цьому місці може з'явитися справжній сосновий бір. Звичайно, за умови, що не станеться нових пожеж або років через п'ятдесят цей ліс не вирубають.

Через те, що сукцесії — це насамперед зміни фітоценозів, а тривалість життя більшості багаторічних рослин становить не менше кількох десятиліть, відновлення знищених стихією або людиною екосистем займає сотні років. Причому в природних умовах України рекордсменом щодо цього є діброви, період відродження яких охоплює не одну сотню років. Тому можна не сумніватися, що за нинішнього ставлення до охорони лісів відновити вирубані діброви вже практично неможливо.

У жодному разі не слід сприймати сукцесії лише як екологічний прогрес — перетворення простої екосистеми у складну, одноярусної — у багаторярусну, менш продуктивної — у більш продуктивну. Існують і так звані *регресивні сукцесії*, пов'язані із спрощенням екосистем, зменшенням ярусності, зниженням чисельності і продуктивності організмів. Їх причиною є руйнівні впливи людини на середовище.

Типовим прикладом регресивної сукцесії є сучасна екосистема Азовського моря — колись найпродуктивнішої морської водойми у світі. Вода в ній була опрісненою й добре прогрівалася; тут водилися морські і прісноводні організми, зокрема морська, прісноводна і прохідна риба. Зарегулювання рік Дону й Кубані призвело до того, що стік прісної води в Азовське море поменшав, воно стало більш солоним. Отже, умови у цій водоймі стали менш придатними для багатьох цінних видів організмів. Крім того, численні сейнери вичерпали запаси риби. Нині в Азовському морі майже не зали-





Мал. 136. Схема вторинної сукцесії.

шилося осетрових, чорноморських оселедців, стало дуже мало тюльки, хамси, судака й тарані. Навіть запаси бичків зменшилися у десятки разів. Зник і ряд видів молюсків та ракоподібних. Їх місце зайняли медузи і гребневики — примітивні безхребетні, яких відносять до окремого типу тварин, що зовні нагадують медуз. У результаті Азовське море з найпродуктивнішого стало місцем екологічної катастрофи.

Про те, скільки риби було в Азовському морі, свідчить хоча б такий факт. Північне узбережжя Азовського моря — степи. Дрова тут завжди були великим дефіцитом. Тому ще на початку XX ст. у холодні зими місцеві жителі топили печі... в'яленими судаками!

**Які екосистеми є стабільними.** Кожна сукцесія завершується періодом стабільності, який прийнято називати **клімаксом** (від грец. *клімакс* — вища крапка, кульмінація). Цей стан динамічної рівноваги екосистеми настільки сталий, що у ньому, як вважають, будь-яке угруповання організмів може перебувати нескінченно довго. Популяції, що становлять клімаксне угруповання, не схильні ані до різких спалахів чисельності, ані, навпаки, до депресій. Для них характерна постійна висока продуктивність. Дуже важливою складовою стабільності біоценозів є рівновага між організмами і фізичними факторами середовища існування.

Вважають, що більша частина історично сформованих екосистем, не порушених діяльністю людини або стихійними лихами, відноситься до розряду сталих. Прикладом сталої екосистеми може служити заплава рівнинної річки — лука з численними озерцями. Щоліта тут із занесеного вітром насіння починають проростати численні деревця, чагарники й трав'янисті рослини, загалом не властиві заплавному фітоценозу. Однак весняні паводки щоразу нищать не пристосовані до тривалого перебування у воді рослини, заповнюють озерця свіжою водою, очищаючи їх дно від мулу. Таким чином відбувається щорічне відновлення заплавної екосистеми, після чого вона повертається у вихідний стан. Зарегулювання річки дамбою запобігає щорічним паводкам. У результаті корінна екосистема руйнується: лука заростає чагарниками та



деревами, зникають вологолюбні рослини, на їх місці поширюються чужорідні види рослин, схильні до експансій і спалахів чисельності, озера спочатку заболочуються, а потім висихають. Іншими словами, відбуваються сукцесії. Через кілька десятиліть на місці колишньої заплави можна буде спостерігати зарості чагарників або рідколісся.

Типовими клімаксними екосистемами помірних широт є діброви (мал. 137), утворені віковими деревами. Вирубання таких дерев призводить до заповнення місць, на яких вони росли, підростом ліщини, берези, осики і сосни. У результаті світлий ліс з трав'янистою підстилкою перетворюється у густі зарості із зовсім іншим складом рослин і тварин.

У сучасній Україні корінні усталені екосистеми — велика рідкість. Дуже мало залишилося незарегульованих річок, незайманих заплав і заливних лук, майже всі вікові діброви і бори вирубані. Тільки у Карпатах або глухих районах Полісся ще збереглися ділянки стародавніх лісів — *пралісів*, які можна назвати клімаксними угрупованнями.

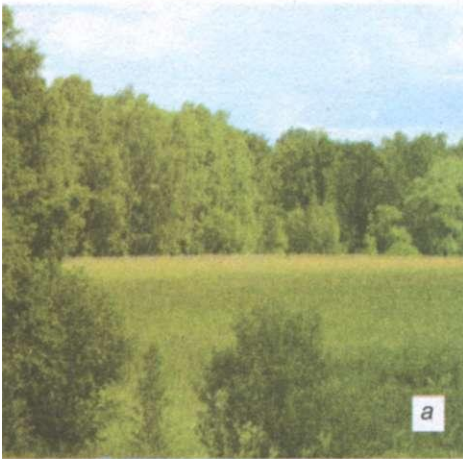
**Найбільш продуктивні біоценози.** Екосистеми відрізняються своєю продуктивністю, яка насамперед залежить від їх географічного положення на поверхні земної кулі. Найбільш продуктивним біомом суходолу є вологі тропічні ліси, а у Світовому океані — коралові рифи. Саме в цих екосистемах за одиницю часу найбільше виробляється й транспортується органічної речовини. Такий високий потенціал цих екосистем пояснюється їхнім близьким розташуванням до екватора — тут найбільша сонячна радіація й постійно висока температура, отже, біохімічні реакції проходять швидко, а фотосинтез відбувається протягом усього року. Найнижча продуктивність арктичних і тундрових екосистем.

Біоценози можуть відрізнитися своєю продуктивністю й у межах одного біома. Очевидно, що багатоярусні зрілі екосистеми, до складу яких входить велика кількість видів організмів, що займають різноманітні екологічні ніші, продуктивніші за одноярусні з бідним видовим складом. Однак найбільш продуктивними й багатими у видовому відношенні є угруповання організмів на межах двох біомів (зон широколистяного лісу й степів), ландшафтів (лісу і поля), середовищ життя (морського і прісноводного). Це пов'язано з набагато густішою населеністю таких місць порівняно з угрупованнями, які контактують одне з одним. Тут трапляються як види, притаманні кожному з типів екосистем, так і організми, що живуть тільки у прикордонних місцях. Властивість підвищувати видову різноманітність і продуктивність на прикордонних просторах часто називають «ефектом узлісся», а такі місця — *екотонами* (від грец. *οίκος* і *τονος* — напруга). Вони мають специфічну структуру й надзвичайно важливі для



Мал. 137. Дубовий праліс — типовий приклад клімаксної екосистеми.





**Мал. 138.** Найбільш продуктивні ділянки — екотони: *а* — узлісся; *б* — лиман; *в* — заплава річки.

збереження видового та біологічного різноманіття (мал. 138).

Екотони — не тільки узлісся, а й заплави річок, морські узбережжя і лимани — місця, де зустрічаються прісна річкова та солоня морська вода. На таких опріснених ділянках живуть морські, прохідні й навіть прісноводні види риби. Одним з найбільших сучасних екоTONІВ України є Азовське море. Ця водойма насправді є величезним лиманом річки Дон. Не випадково стародавні греки називали Азовське море Мейотийським болотом.

**Найбідніші екосистеми.** Очевидно, що на поверхні Землі найбіднішими є полярні екосистеми, де температура найнижча, сонячна радіація найменша, а фотосинтез відбувається лише протягом двох — трьох місяців на рік. Тут бідне видове різноманіття й найнижча продуктивність органічної речовини.

У межах однієї природно-кліматичної зони можна виділити різні за продуктивністю екосистеми. Найменш продуктивними є **агроценози** (від грец. *агрос* — поле і *коінос*) — штучні екосистеми, створені людиною в результаті застосування комплексу агротехнічних засобів обробітку ґрунту. Це всі території сільськогосподарського призначення, на які нині припадає 10 % поверхні Землі.

Агроценози відрізняються від природних екосистем кількома ключовими обставинами. Так, сільгоспудія біологічно продуктивні тільки у певні періоди року. Наприклад, поле ярої пшениці продуктивне три — чотири місяці на рік. У цей період тут не тільки росте пшениця, а й поселяються комахи, птахи, гризуни. Решта часу — це голий ґрунт під паром, у якому все ж таки зберігається життя. (Для порівняння: такі самі ділянки степу є продуктивними протягом більшої частини року.)

Агроценози — це монокультури з низьким рівнем біологічного різноманіття (мал. 139). Крім ключової культури, на полях можуть траплятися як випадкові види, так і види, здатні жити видами, які тут вирощують. Причому людина розглядає ці види як шкідників і веде з ними постійну боротьбу.

Агроценози, на відміну від природних екосистем, не здатні до самовідновлення і саморегулювання. Їм постійно загрожує загибель внаслідок масового розмноження шкідників або різкого поширення хвороб, тому вони потребують постійної підтримки людини.



## Тема 1. Популяція. Екосистема. Біосфера

Важливою особливістю будь-якого угруповання організмів є його тяжіння до стабільності й рівноваги з навколишнім середовищем. Проте постійні зміни середовища життя, викликані змінами клімату, стихійними лихами та діяльністю людини, ведуть до сукцесій — закономірних змін біоценозів. Кінцевою метою таких змін є досягнення стабільного стану, який в екології прийнято називати клімаксом.

Екосистеми відрізняються своєю продуктивністю. Найпродуктивнішими є тропічні екосистеми, а також прикордонні угруповання організмів в екотонах — перехідних зонах між різними екосистемами, ландшафтами або середовищами життя. Найменш продуктивними є агроценози — землі сільськогосподарського призначення.



**Мал. 139.** Пшеничне поле — екосистема, що характеризується не лише збідненим біологічним різноманіттям, а й низькою продуктивністю порівняно з природними екосистемами.

### Перевірте себе

1. Чому один біоценоз може змінюватися на інший?
2. Чим вторинна сукцесія відрізняється від первинної?
3. Що є завершальною стадією будь-якої сукцесії?
4. У яких місцях земної кулі знаходяться найбільш продуктивні екосистеми?
5. Чому в екотонах утворюються найбільш продуктивні угруповання організмів?
6. Які властивості відрізняють агроценоз від природних екосистем?

### Як ви вважаєте ?

1. Чи можна назвати сучасний Дніпро усталеною екосистемою?
2. Чому ліси є більш продуктивними екосистемами, ніж степи?
3. Чому агроценози називають штучними екосистемами?

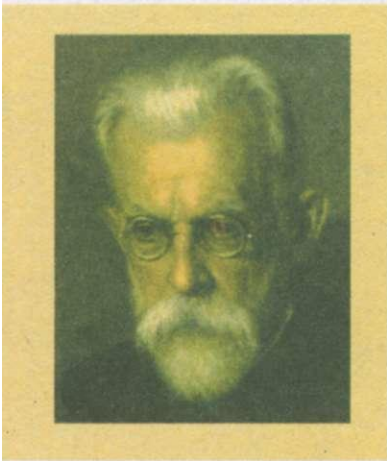
## § 34. БІОСФЕРА ТА ЇЇ МЕЖІ

**Терміни і поняття:** жива речовина; ґрунт; ноосфера.

**Що таке біосфера.** Вивчення різноманітності форм організації живого, з'ясування закономірностей його розвитку не повне без розуміння місця і ролі організмів на нашій планеті.

Біосфера є екосистемою найвищого порядку. Її ще називають глобальною екосистемою, живою оболонкою Землі. Виникла вона мільярди років тому в процесі еволюції живого. Останнім часом дедалі частіше використовують й інше визначення біосфери: область поширення життя на будь-якій планеті. При цьому зовсім не обов'язково, щоб життя на інших космічних тілах мало таку саму розвинену форму, як нині на Землі. Воно може нагадувати життя на нашій планеті у час його зародження, тобто 3—4 млрд років тому, й бути представлене *протоорганізмами* (від грец. *протос* — перший





Мал. 140. В. І. Вернадський.

і організми), що заселяють невеликі порожнини у твердому субстраті або ховаються від сонячної радіації під щільним покривом льодових океанів (*пригадайте: життя на Землі від згубного випромінювання захищає озоновий шар атмосфери*).

Термін *біосфера* увів у науковий обіг французький зоолог і еволюціоніст Ж. Б. Ламарк на початку XIX століття. Уперше застосував його у 1875 р. австрійський геолог Е. Зюсс. Цілісне вчення про біосферу створив наш співвітчизник, перший президент Національної академії наук України *Володимир Іванович Вернадський* (1863—1945). Він є основоположником нової науки — біогеохімії, що пов'язує хімічні процеси, які відбуваються на Землі, з хімічними процесами у живих організмах. Саме В. І. Вернадський довів роль живих організмів у перетворенні земної поверхні.

**Межі біосфери.** Біосфера — особлива геологічна оболонка, населена живими організмами. Саме тут відбувається діяльність живих організмів (рослин, тварин, мікроорганізмів) і людства. Біосфера займає всю поверхню Землі. До неї входить верхня частина *літосфери* (від грец. *літос* — камінь і *сфеіре*), уся *гідросфера* й нижня частина *атмосфери* (від грец. *атмос* — пар і *сфеіре*) — *тропосфера* (від грец. *тропе* — зміна і *сфеіре*). Межі біосфери визначають умови, що підходять для життя. Верхня межа життя окреслена інтенсивною концентрацією ультрафіолетових променів у атмосфері; нижня — високою температурою (понад 100 °С) у літосфері. На краях меж біосфери трапляються тільки бактерії. Спори аеробних бактерій і деяких грибів знаходять на 20-кілометровій висоті; анаеробних бактерій — на понад 3-кілометровій глибині (мал. 141).

Найбільша концентрація живої маси у біосфері перебуває в зонах зіткнення різних геологічних шарів: літосфери і атмосфери, гідросфери і атмосфери, гідросфери і літосфери. Саме на поверхні суходолу й океану створюються найбільш сприятливі для життя умови: оптимальна температура, висока вологість, насиченість киснем та іншими хімічними елементами, потрібними для живлення і життєдіяльності організмів.

**Що таке жива речовина.** До складу біосфери входять такі основні типи речовин.

**1. Жива речовина** — сукупність тіл живих організмів у біосфері. Маса живої речовини порівняно з масою земної кори оцінюється десятками трильйонів тонн, що, незважаючи на значність цифр, становить не більше однієї мільйонної частки маси інших оболонок Землі. Проте, незважаючи на свій скромний внесок у загальну масу Землі, жива речовина, за словами В. І. Вернадського, є однією «з найбільш могутніх геохімічних сил нашої планети», оскільки багато змін земної кори зумовлено саме цією речовиною. Розподілена вона у межах біосфери дуже нерівномірно.

Живу речовину характеризують певні фізичні та хімічні особливості. Вона володіє величезною вільною енергією, яка у кількісному відношенні порівнянна з потоками гарячої лави, що стікає схилами вулканів. Саме тому у живій речовині хімічні реакції проходять у тисячі й мільйони разів швидше, ніж у неживій. Основу живої речовини складають особливі орга-



нічні сполуки, серед них білки, ферменти і нуклеїнові кислоти (*пригадайте, які ще групи органічних речовин є обов'язковими компонентами клітин*).

**2. Біогенні речовини** — продукти діяльності живих організмів. До них відносять природний газ, нафту, кам'яне й буре вугілля, торф.

**3. Біокісна речовина** — ґрунт на суходолі та мул на дні водойм, які утворюються у ході геологічних процесів за участі живих організмів. (*Кісна речовина* — хімічні продукти, що утворюються без участі живих організмів: пісок, граніт, вода тощо).

**Розподіл живої речовини на поверхні Землі.** На суходолі жива речовина розподілена дуже нерівномірно. Її маса збільшується від полюсів до екватора. Оскільки основну біомасу в екосистемах формують рослини, не випадково, що в напрямі до екватора кількість видів організмів збільшується у десятки разів. У тундрі, де в основному ростуть мохи і лишайники, рослин не більше 500 видів; у хвойних, широколистяних лісах і степу їх кількість доходить до 2 тис.; у субтропіках їх уже понад 3 тис. Найвища біомаса і різноманітність рослин у вологих тропічних лісах. Тут кількість видів сягає 8 тисяч. Завдяки тому, що у тропіках тепло й волого, висота дерев у лісах зазвичай становить 110—120 м (*для порівняння: сосни, як правило, досягають 50 м заввишки*), що допомагає сформувати багатоярусні високопродуктивні екосистеми.

Очевидно, що кількість видів і біомаса тварин, які є консументами, також збільшуватиметься від полюсів до екватора пропорційно масі й кількості видів рослин. Причому, чим більше видів входить до складу біоценозу, тим складнішими стають трофічні ланцюги, тим більш спеціалізованими — види й тим вужчі екологічні ніші вони займають.

Подібним чином розподілена жива речовина й у Світовому океані. Ближче до екватора, особливо на коралових рифах, спостерігається найвища продуктивність екосистем. Тут же зосереджена найвища різноманітність живих організмів.

**Жива речовина суходолу.** Поверхневий пухкий і родючий шар землі, у якому ростуть рослини й живе безліч тварин, грибів і бактерій, називають **ґрунтом**.

Вода від дощів і танення снігів збагачує ґрунт киснем і розчиняє мінеральні солі, що перебувають у ньому. Частина розчинених речовин утримується в ґрунті, частина виноситься у Світовий океан. Ґрунт випаровує воду, що піднімається його капілярами. Завдяки цьому відбувається рух води у ґрунті й випадання солей у різних його шарах.



Мал. 141. Межі біосфери проходять від літосфери до стратосфери.





Мал. 142. Майже увесь суходіл Землі вкритий живою речовиною.



Мал. 143. Риби, корали, губки, водорості та багато інших організмів утворюють живу речовину Світового океану.

У ґрунті відбувається газообмін. Уночі під час охолодження в нього проникає повітря. Кисень повітря поглинають ґрунтові тварини і коріння рослин. Азот, що проник у ґрунт із повітрям, уловлюють азотфіксуючі бактерії. Удень під час нагрівання ґрунту відбувається процес виділення з ґрунту вуглекислого газу, сірководню й аміаку.

Саме в ґрунті та на його поверхні відбувається утворення живої речовини суходолу (мал. 142). Особливе значення у підвищенні родючості ґрунту має присутність у ньому перегною. У бідних підзолистих ґрунтах його товщина становить приблизно 5—10 см, а в чорноземі досягає 1—1,5 метра.

Ґрунт густо заселений живими організмами. Біомаса самих лише дощових черв'яків, наприклад, у глинистих ґрунтах досягає 1,2 т на 1 га, або 2,5 млн особин. Кількість бактерій в 1 г ґрунту вимірюється сотнями мільйонів.

**Жива речовина Світового океану.** Основною речовиною будь-якого організму є вода. Не випадково водне середовище дуже сприятливе для життя (мал. 143) і, як не без підстав

вважають, стало колыскою життя. До складу води Світового океану входять мінеральні солі, що містять близько 60 хімічних елементів, у ній розчиняються кисень і вуглекислий газ, що надходять з повітря. Крім того, водорості у процесі фотосинтезу також збагачують воду киснем, а водні тварини під час дихання виділяють вуглекислий газ.

Світовий океан займає понад 2/3 поверхні планети. Тим не менше, водні продуценти синтезують тільки 1/3 усієї органічної речовини планети. Біомаса Світового океану в 1 000 раз менша, ніж біомаса суходолу. Використання енергії сонячного випромінювання на поверхню океану становить 0,04 % (використання енергії сонячного випромінювання на поверхню суходолу — 0,1 %). Фотосинтез відбувається головним чином у верхньому шарі води — до 100 м і його здійснюють мікроскопічні водорості, що утворюють фітопланктон — основу водних ланцюгів живлення. Водоростями й найпростішими живляться різні рачки, яких поїдають риби. Вони, у свою чергу, їдуть у їжу хижим риbam і рибоїдним птахам. Планктоном живляться найбільші тварини, що будь-коли жили на планеті, — *вусаті кити*. Крім планктону і вільно плаваючих тварин, в океані чимало організмів, які прикріплюються до дна і плазують по ньому.

Оскільки померлі організми осідають на дно, то там, так само, як і на поверхні суходолу, утворюється детрит, у якому живуть бактерії, що перетворюють органічні залишки в неорганічні речовини. У свою чергу, вони є основою ланцюгів розкладання.