

Ministry of Education and Science of Ukraine
Ivan Franko National University of Lviv

S. I. KUKURUDZA

BIOGEOGRAPHY

Textbook
for students of the Faculties of Geography

*Approved by the Ministry of Education
and Science of Ukraine
(Letter № 14/18.2-868 big 03.04.06)*

Lviv
Lviv Ivan Franko National University
Publishing Center
2006

Міністерство освіти і науки України
Львівський національний університет імені Івана Франка

С. І. Кукурудза

БІОГЕОГРАФІЯ

Підручник
для студентів географічних факультетів

Рекомендовано
Міністерством освіти і науки України як підручник
(Лист № 14/18.2-868 від 03.04.06)

З обмінного фонду

Львів
Видавничий центр ЛНУ
імені Івана Франка
2006

УДК 574.9 (075.8)

ББК Е085я73-1

К 89

Рецензенти:

д-р геогр. наук, проф. *М. Д. Гродзинський*
(Київський національний університет імені Тараса Шевченка);

д-р с.-г. наук, проф. *В. П. Кучерявий*
(Національний лісотехнічний університет України);

д-р біол. наук, проф. *С. М. Стойко*
(Інститут екології Карпат НАН України)

*Рекомендовано Міністерством освіти і науки України як підручник
(лист № 14/18.2-868 від 03.04.06)*

Кукурудза С. І.

К 89 Біогеографія: Підручник. – Львів: Видавничий центр ЛНУ імені Івана Франка, 2006. – 504 с.

Kukurudza S. I.

Biogeography: Textbook. – Lviv: Lviv Ivan Franko National University Publishing Center, 2006. – 504 p.

ISBN 966-613-502-7

Підручник присвячено актуальним аспектам біогеографії. Розглянуто атрибути й парадигми науки, поняття, методи й напрями дослідження біоти та біоценозів. Значну увагу приділено структурно-функціональній сутності популяцій, біомів та біосфери, колообігу речовини й енергії, взаємовпливу між організмами, аналізу поглядів щодо походження життя на Землі. Проаналізовано екологічні чинники, ареали живих організмів, особливості поширення біоти й біомів рівнинних, гірських та острівних територій. Окремі розділи присвячено біоті й біоценозам прісноводних та океанічних акваторій. У кожному з розділів йдеться про трансформацію ландшафтного й біотичного різноманіття, захист рідкісних видів і тих, що зникають.

Для студентів університетів, що навчаються на біологічному, географічному та екологічному факультетах, а також для вчителів загальноосвітніх шкіл, ліцеїв та коледжів, які викладають біологію, географію й екологію.

The textbook is devoted to urgent and historical aspects of biogeography. It describes the attributes and paradigms of the science, the concepts, methods and trends of investigation of biota and biocenoses. Much attention is paid to structural-functional essence of populations, biomas and biosphere, circulation of the substance and energy, mutual influence of organisms. The genesis of life on Earth and its evolution are also the object of attention in the textbook. Ecological factors, arealogy of living organisms, the spread of biota and bioms of plains, mountains and islands are described in details. Separate chapters are devoted to biota and biocenoses of freshwater and oceans. In each chapter the attention is paid to the transformation of landscape and biota diversity and to the protection of rare and extinct species.

The textbook is for the university students, who are majoring in biological, geographical and ecological subjects as well as for the teachers of biology, geography and ecology in secondary schools, lyceums and colleges.

УДК 574.9 (075.8)

ББК Е085я73-1

© Кукурудза С. І., 2006

© Львівський національний університет імені Івана Франка, 2006

ISBN 966-613-502-7

Зміст

Передмова	11
ЧАСТИНА ПЕРША. ЗАГАЛЬНІ ПРОБЛЕМИ БІОГЕОГРАФІЇ . . .	13
1. АТРИБУТИ Й ПАРАДИГМИ БІОГЕОГРАФІЇ	14
1.1. Об'єкт, предмет і методи біогеографії	17
1.2. Сукупність основних понять	20
1.3. Парадигми сучасної біогеографії	23
1.4. Головні напрями біогеографічних досліджень	29
2. СТАНОВЛЕННЯ БІОГЕОГРАФІЇ ЯК НАУКИ	32
2.1. Періодизація історії біогеографії	32
2.2. Коротка характеристика періодів розвитку біогеографії . . .	34
2.3. Біогеографічні дослідження теренів України	45
3. ПОХОДЖЕННЯ ТА РОЗВИТОК ЖИТТЯ НА ЗЕМЛІ	51
3.1. Зміна поглядів на проблему походження життя на Землі . . .	52
3.2. Розвиток життя у криптозої	61
3.3. Розвиток життя у фанерозої.	65
4. МЕГАСИСТЕМА ОРГАНІЧНОГО СВІТУ ЗЕМЛІ	74
4.1. З історії систематики живих організмів	75
4.2. Царство вірусів і дроб'янок	85
4.3. Царство рослин	89
4.4. Царство тварин	104
4.5. Царство грибів	115
5. ВЧЕННЯ ПРО БІОЦЕНОЗИ, БІОГЕОЦЕНОЗИ, ЕКΟΣИСТЕМИ	120
5.1. З історії виникнення біоценології	120
5.2. Головні ознаки біоценозу	123
5.3. Сукцесії та флуктуації біоценозів	132
5.4. Класифікація біоценозів	137

6.	ВЧЕННЯ ПРО БІОСФЕРУ, АБО БІОСФЕРОЛОГІЯ	148
6.1.	Виникнення біосферології як науки	148
6.2.	Структура біосфери	153
6.3.	Роль живих організмів у формуванні біосфери	157
6.4.	Колообіг речовин у біосфері	161
6.5.	Біогеохімічні цикли та провінції	174
7.	ГОЛОВНІ ПОЛОЖЕННЯ ФАКТОРІАЛЬНОЇ ЕКОЛОГІЇ	179
7.1.	Поняття про екологію як науку.	179
7.2.	Класифікація екологічних чинників.	181
7.3.	Коротка характеристика екологічних чинників	185
	<i>Абіотичні чинники</i>	185
	<i>Біотичні чинники</i>	211
	<i>Антропічні чинники</i>	216
7.4.	Біогеографічні наслідки сукупної дії екологічних чинників	221
	<i>Екологічна ніша</i>	221
	<i>Життєві форми рослин і тварин</i>	223
7.5.	Екологічні закони, правила, принципи	226
	ЧАСТИНА ДРУГА. РЕГІОНАЛЬНА БІОГЕОГРАФІЯ	233
8.	АРЕАЛИ ОРГАНІЗМІВ ТА БІОЦЕНОЗІВ	234
8.1.	Поняття про ареал та ареалогію	234
8.2.	Закономірності розселення організмів	241
8.3.	Ендеміки та релікти	243
8.4.	Типові біоми суходолу, їхні ареали та характерні види	245
	<i>Біоми вологих екваторіальних і тропічних лісів</i>	250
	<i>Біоми мангрових заростей</i>	260
	<i>Біоми тропічних листопадних лісів, рідколісь та чагарників</i>	261
	<i>Біоми саван</i>	264
	<i>Біоми пустель</i>	268
	<i>Субтропічні твердолисті ліси й чагарники</i>	271
	<i>Біоми степів і прерій</i>	273
	<i>Біоми лісів помірного поясу</i>	278
	<i>Тундра й арктичні пустелі</i>	285
8.5.	Центри походження культурних рослин та свійських тварин	290

9. ФЛОРИСТИЧНА, ФАУНІСТИЧНА ТА БІОТИЧНА РЕГІОНАЛІСТИКА	298
9.1. Деякі загальні закономірності біотичної регіоналістики	299
9.2. Флористичне районування суходолу	300
9.3. Фауністичне районування суходолу.	312
9.4. Біотичне районування суходолу.	329
9.5. Біогеографічне (біотичне) районування території України	348
10. ЗАКОНОМІРНОСТІ ФОРМУВАННЯ БІОТИ ГІРСЬКИХ СИСТЕМ ТА ОСТРОВІВ	355
10.1. Взаємодія екологічних чинників у горах	356
10.2. Адаптивна здатність рослин і тварин до життя в гірських умовах	359
10.3. Висотна поясність гір	278
10.4. Висотні пояси Українських Карпат та Кримських гір	363
<i>Українські Карпати</i>	371
<i>Кримські гори</i>	377
10.5. Закономірності формування островних біот	381
11. БІОТА І БІОЦЕНОЗИ ПОВЕРХНЕВИХ ВОД	391
11.1. Біота і біоценози озер	391
11.2. Біота річок та джерел	405
11.3. Біота боліт	411
12. БІОТА І БІОЦЕНОЗИ СВІТОВОГО ОКЕАНУ	418
12.1. З історії дослідження біоти Світового океану	418
12.2. Екологічні чинники водного середовища	423
12.3. Закономірності поширення біоти Світового океану.	432
12.4. Морські екосистеми	436
12.5. Екосистеми Чорного й Азовського морів	444
<i>Чорне море</i>	445
<i>Азовське море</i>	448
12.6. Біогеографічне районування Світового океану.	452
ДОДАТКИ	461

Contents

Preface	11
PART ONE. GENERAL PROBLEMS BIOGEOGRAPHY	13
1. ATTRIBUTES AND PARADIGMS OF BIOGEOGRAPHY.....	14
1.1. Object, subject and methods of Biogeography.....	17
1.2. The whole complex of basic concepts	20
1.3. Paradigms of modern Biogeography	23
1.4. Principal trends of Biogeography researches	29
2. SCIENTIFIC GENESIS OF BIOGEOGRAPHY	32
2.1. Historical periodization of Biogeography.	32
2.2. Brief characteristics of the periods of Biogeography development.....	34
2.3. Biogeographical investigations of Ukrainian terrains	45
3. GENESIS AND DEVELOPMENT OF LIFE ON THE EARTH	51
3.1. Changes in the point of view concerning the genesis of life on the Earth	52
3.2. Development of life in cryptozoic period	61
3.3. Development of life in phanerozoic period	65
4. ORGANIC WORLD MEGASYSTEM OF THE EARTH	74
4.1. Some facts from the history of living beings systematization ...	75
4.2. The world of viruses and mychota	85
4.3. The world of plants	89
4.4. The world of animals	104
4.5. The world of fungi	115
5. THE STUDY OF BIOCENOSES, BIOGEOCENOSES, ECOSYSTEMS	120
5.1. The development of Biocenology	120
5.2. Main features of biocenosis	123
5.3. Successions and fluctuations of biocenoses	132
5.4. The classification of biocenoses	137

6.	THE STUDY OF THE BIOSPHERE OR BIOSPHEREOLOGY	148
6.1.	Origin of Biosphereology as a science	148
6.2.	The structure of the biosphere	153
6.3.	The role of living beings in the process of formation of the biosphere	157
6.4.	The circulation of substances in the biosphere	161
6.5.	Biochemical cycles and provinces	174
7.	MAIN POSTULATES OF FACTUAL ECOLOGY	179
7.1.	Ecology as a science	179
7.2.	The classification of ecological factors	181
7.3.	Brief characteristics of ecological factors	185
	<i>Abiotic factors.</i>	185
	<i>Biotic factors.</i>	211
	<i>Anthropic factors.</i>	216
7.4.	Biogeographical consequences of the combined influence of ecological factors	221
	<i>Ecological niche</i>	221
	<i>Living forms of plants and animals.</i>	223
7.5.	Ecological laws, rules, principles	226
PART TWO. REGIONAL BIOGEOGRAPHY		233
8.	AREOLOGY OF ORGANISMS AND BIOCENOSSES	234
8.1.	General information about areal and areology	234
8.2.	Regularities of organisms settling	241
8.3.	Endemics and relicts	243
8.4.	Typical biomass of dry land, their areals and typical species	245
	<i>Biomass of moist equatorial and tropical forests</i>	250
	<i>Biomass of mangrove thicket</i>	260
	<i>Biomass tropical fallen-leaves forests, rave-forests and bushes.</i>	261
	<i>Savanna biomass</i>	264
	<i>Deserts biomass</i>	268
	<i>Biomass subtropical firmly-leaves forests and bushes</i>	271
	<i>Biomass of steppes and prairies</i>	273
	<i>Biomass of forests of temperate zone</i>	278
	<i>Tundra and arctic deserts</i>	285
8.5.	Centres of the origin of cultivated plants and domestic animals	290

9.	REGIONAL CLASSIFICATION OF FLORA AND FAUNA.	
	BIOTIC REGIONAL CLASSIFICATION	298
9.1.	General regularities of biotic regional classification	299
9.2.	Regional classification of dry land flora	300
9.3.	Regional classification of dry land fauna	312
9.4.	Biotic regional classification of the dry land	329
9.5.	Biogeographic (biotic) regional classification of Ukrainian territory	348
10.	REGULARITIES OF FORMATION OF THE BIOTA OF MOUNTAIN SYSTEMS AND ISLANDS	355
10.1.	The correlation of ecological factors in mountains	356
10.2.	Adaptivity of plants and animals in mountain conditions	359
10.3.	Mountain altitude zone	363
10.4.	Altitude zones of Ukrainian Carpathians and Crimean Mountains	371
	<i>Ukrainian Carpathians</i>	371
	<i>Crimean Mountains</i>	377
10.5.	Regularities of formation of island biotas	381
11.	BIOTA AND BIOCENOSES OF SURFACE WATERS	391
11.1.	Biota and biocenoses of the lakes	391
11.2.	Biota of rivers and springs	405
11.3.	Biota of marshes	311
12.	BIOTA AND BIOCENOSES OF THE WORLD OCEAN	418
12.1.	History of the investigation of the World Ocean Biota	418
12.2.	Ecological factors of water environment	423
12.3.	Regularities of expansion of the World Ocean Biota	432
12.4.	Marine ecosystems	436
12.5.	Ecosystems of the Black Sea and the Sea of Azov	444
	<i>The Black Sea</i>	445
	<i>The Sea of Azov</i>	448
12.6.	Biogeographic regional classification of the World Ocean	452
	APPENDIX	461

ПЕРЕДМОВА

"Біогеографію" як навчальну дисципліну читають на географічних факультетах університетів з початку 60-х років минулого століття. Раніше курси "Географія рослин" і "Зоогеографія" викладали окремо. Об'єднання цих курсів цілком виправдане, оскільки у географії рослинних і тваринних організмів простежується багато спільних рис.

Незважаючи на тривалий час, протягом якого студенти вивчають курс біогеографії, в Україні жодного університетського підручника з цієї дисципліни не опубліковано. Чверть століття тому київське видавництво "Вища школа" переклало з російської її опублікувало навчальний посібник П. Второва і М. Дроздова "Біогеографія" (1982) для природничо-географічних факультетів педагогічних інститутів. Україномовний підручник відомого зоогеографа І. Пузанова "Зоогеографія" останній раз видавався 1949 року.

Головна складність підготовки такого підручника полягає в тому, що українські й російські назви живих організмів у багатьох випадках не збігаються, а латинські, які є ключем до їх однозначного розуміння, далеко не всім зрозумілі.

У процесі підготовки пропонованого підручника "Біогеографія" ми головно спиралися на видання російських учених та на їхні переклади підручників американських, англійських, німецьких і французьких біогеографів, а в окремих випадках і на оригінали таких праць.

Підручник з біогеографії передбачає вивчення студентами географічних факультетів університетів фундаментальних проблем цієї науки. Тому значну увагу в підручнику приділено теорії, історії, методології та методиці біогеографічних досліджень. Розглянуто структурно-функціональну сутність популяцій, біомів та біосфери, колообіг речовин й енергії, взаємовплив між організмами, поглядами на проблему походження життя та його еволюцію.

Проаналізовано екологічні чинники, ареалогію живих організмів, особливості поширення біоти й біомів рівнинних, гірських та острівних територій. Окремі розділи присвячено біоті та біоценозам прісноводних акваторій і Світового океану. У кожному з розділів звернено увагу на питання трансформації ландшафтного й біотичного різноманіття та захисту рідкісних видів і тих, які зникають.

Підручник складається з двох частин: загальної та регіональної біогеографії. Перша частина охоплює сім розділів. У першому з них розглянуто парадигми біогеографії з акцентом на сучасність і проблемність досліджень. У розділі, присвяченому історії біогеографії, вперше увагу зосереджено на дослідженні теренів України та внеску українських учених у розвиток теорії й методології біогеографії

Друга частина присвячена традиційним хорологічним та регіональним проблемам, де акцентовано на новітній біогеографічній та екологічній інформації, зокрема, працях українських учених М. Голубця, Д. Гродзинського, І. Григори, Я. Дідуха, В. Злобіна, В. Кучерявого, К. Малиновського, С. Стойка та ін. На підставі їхніх поглядів і власного бачення проблемних питань сформульовано головні положення сучасної біогеографії, які утворили її парадигму.

Робота над підручником тривала протягом кількох років. Остаточний варіант опрацьовано впродовж 2005 року. Вдячний колегам кафедри раціонального використання природних ресурсів і охорони природи Львівського національного університету імені Івана Франка за численні поради, професорам С. М. Стойку, В. П. Кучерявому, М. Д. Гродзинському – за об'єктивні рецензії, доценту Б. В. Чернюху – за редагування грецьких і латинських термінів.

Працю ілюстровано рисунками, картосхемами, фотографіями, колажами як запозиченими, так і оригінальними. У їх підготовці значну допомогу надала викладач Львівського коледжу прикладного й декоративного мистецтва імені І. Труша О. Хоменко. За технічну допомогу в підготовці рукопису підручника щира подяка співробітникам й аспірантам кафедри раціонального використання природних ресурсів і охорони природи Львівського національного університету імені Івана Франка В. Дерев'яному, П. Телішу, Я. Хауляку.

Підручник призначений для студентів університетів, які навчаються на біологічному, географічному та екологічному факультетах, а також для вчителів загальноосвітніх шкіл, ліцеїв та коледжів, які викладають біологію, географію й екологію.

Усвідомлюємо, що в підручнику наявні дискусійні трактування окремих понять і термінів, різні підходи до проведення меж біотичних регіонів, а також технічні огріхи. Будемо вдячні всім, хто висловить зауваження й побажання щодо можливого поліпшення структури та змісту підручника.

Частина перша

ЗАГАЛЬНІ ПРОБЛЕМИ БІОГЕОГРАФІЇ

1. АТРИБУТИ Й ПАРАДИГМИ БІОГЕОГРАФІЇ

Правильне уявлення про органічний світ географічних ландшафтів можна одержати лише в тому випадку, коли відомо, які організми і в якому поєднанні заселяють конкретний ландшафт. Розширення й поглиблення знань про живі організми є важливою передумовою раціонального використання й охорони їх людством. Біоресурси треба використовувати так, щоб не спричинити змін генетичних можливостей екосистем усіх рівнів.

З огляду на це завжди варто передбачати й реалізовувати заходи, спрямовані на захист від виснаження та винищення рослинного покриву і тваринного населення. Такі заходи будуть ефективними тоді, коли ґрунтуватимуться на достовірній інформації про геопросторове поширення, кількість, продуктивність, вікову структуру, екостан окремих популяцій і геопросторових угруповань. Саме таку інформацію покликана збирати, аналізувати й узагальнювати міжгалузева біолого-географічна наука – біогеографія.

Біогеографія – наука про закономірності розселення та розміщення живих організмів і їхніх угруповань на суходолі й у водному середовищі. Є інші визначення біогеографії як науки. Зокрема, спираючись на те, що організм є формою існування життя, американський вчений Р. Аллен означив біогеографію як науку про поширення життя на Землі. Російський біогеограф А. Тишков акцентує на тому, що в основу біогеографії слід покласти вивчення "минулих і актуальних картин природи, пізнання особливостей розподілу живих організмів та їхніх угруповань за градієнтами абіотичного середовища".

Біогеографія виникла внаслідок об'єднання географії рослин – фітогеографії (*φίτον* – з грец. рослина) і географії тварин – зоогеографії (*ζφον* – з грец. тварина). Останнім часом до біогеографії приєднують географію грибів і географію мікроорганізмів. Однак ці гілки біогеографічних досліджень поки що перебувають у зародковому стані.

За просторово-часовим відображенням об'єктів дослідження біогеографію відносять до природничої географії, адже її геопрос-

торовими об'єктами є топічні, локальні, регіональні та глобальні утворення. А за часовою ознакою вона досліджує минулу, теперішню й майбутню природу живих організмів з відповідними антропічними змінами.

Отже, за геопросторовим окресленням предмета й об'єкта дослідження біогеографія є *чотирискладовою*, а за часовою – *трискладовою*.

Біогеографія є своєрідним містком між географією та біологією. Таке становище біогеографії можна пояснити її історичним розвитком і тісними взаємозв'язками географічних і біологічних наук. Фізична географія, зокрема ландшафтознавство, для означення геопросторових і сутнісних параметрів своїх об'єктів як найважливіші діагностичні ознаки використовує рослинні угруповання. Водночас результати комплексного дослідження певного ландшафту дають змогу глибше пізнати закономірності поширення, принаймні, доміантних та едифікаторних видів рослин, умови їхнього існування, екостани тощо. Отже, ці споріднені науки доповнюють одна одну, дають змогу ліпше зрозуміти сутність тих природних явищ і процесів, що характеризують єдності “організм–середовище”, “природа–суспільство”.

Крім цього, є багато проблем, які можуть бути вирішені за допомогою біогеографічних методів, а саме:

- вивчення поширення і розміщення певних видів, родів та інших таксономічних категорій живих організмів та їхніх угруповань;
- визначення біомаси, продуктивності й енергетичної цінності різних біоценозів;
- уточнення глобальних і регіональних та визначення локальних і топічних меж виділів біогеографічного районування;
- дослідження впливу геопросторових чинників на живі організми та їхні угруповання;
- аналіз антропічного впливу на живі істоти й оцінення наслідків такого впливу;
- біоіндикація стихійних процесів і явищ, родовищ корисних копалин тощо;
- моніторинг стану біоти окремих регіонів і планети загалом.

ООН 2005 року повідомила про те, що населення Землі досягло 6,5 млрд осіб. Для нормального проживання такої кількості людей потрібно щорічно виробляти не менше 650 млн т рослинних і тваринних продуктів харчування. Тепер використовується значно менше, і цей процес не завжди раціональний, тобто такий, який не забезпечує їхнього своєчасного і у повному обсязі відтворення без шкоди для довкілля та прийдешніх поколінь. Про це йдеться в підсумкових документах “Порядок на XXI століття” Конвенції ООН з питань природного довкілля і розвитку, що відбувалася в Ріо-де-Жанейро (1992) та Йоганесбурзької конференції (2002). Досліджуючи біорізноманіття, біогеографія має зробити свій суттєвий внесок у вирішення актуальних еколого-економічних та геосозологічних проблем.

Кожна наука має властивості й складові, що формують її основу, тобто своєрідний “каркас”, без якої вона не може розвиватися як самостійна галузь наукових знань. Це насамперед об’єкт і предмет науки, правила і методи збору та систематизації наукових фактів, подання результатів дослідження. Всі ці складові науки є її головними *атрибутами* (*attributum* – з лат. додане). До атрибутів науки належить і суб’єкт-дослідник, який володіє відповідними методами дослідження.

Водночас кожна наука застосовує вироблені нею власні норми і взірці, підходи й методи, алгоритми та концепції для одержання нового знання. Сукупність цих реалій лежить в основі парадигми певної наукової галузі (*парадєума* – з грец. приклад, взірець). Використовуючи ту чи іншу парадигму, наука нагромаджує та однотипно пояснює і систематизує одержані факти, досягаючи певних успіхів. Такий період у розвитку наукової галузі Т. Кун (1977) назвав “нормальним”. З часом нові факти починають “не вписуватися” в цю парадигму, тож формується нова, яка в змозі пояснити нові факти. З цього приводу В. Пащенко (2000) зазначає, що “*конструктивному розвитку науки слугує реалізація найрізноманітніших філософських і наукознавчих підходів та знань як взаємодоповнюючих, що застосовуються критично і творчо*”.

Розглянемо основні атрибути і парадигми сучасної біогеографії, що дасть змогу ліпше зрозуміти сутність цієї природничої галузі знань.

1.1. Об'єкт, предмет і методи біогеографії

Об'єкт дослідження біогеографії. Об'єктом пізнання науки, як відомо, є об'єктивна реальність та ідеальна сутність навколишнього світу або його частини, що потрапили в поле зору пізнавальної діяльності суб'єкта. Це означає, що кожна наукова галузь має свій об'єкт дослідження. Для природничих наук ці об'єкти матеріальні, а для гуманітарних – ідеальні.

Частиною об'єктивної реальності, яку досліджує біогеографія, є органічний світ планети Земля, її територіальних та акваторіальних частин.

Система органічного світу достатньо вивчена та структуризована і в філогенетичному, і в геопросторовому аспектах, відповідно, від виду до царства і від району до царства. Історично склалося так, що в полі зору біогеографії перебували винятково два царства живих організмів: царство рослин (*vegetabilia – vegeto* – з лат. оживляю) і царство тварин (*animalia – animal* – з лат. тварина). Останнім часом наука збагатилася інформацією про царство грибів (*fungus – fungi* з лат. гриб) і царство мікроорганізмів. Отже, об'єктом дослідження сучасної біогеографії є, з одного боку, різні класифікаційні єдності рослин, тварин, грибів і мікроорганізмів, а з іншого, – всі живі організми, які займають в земному просторі певне місце. Тож об'єктом біогеографії водночас є географічна оболонка, точніше, та її частина, у якій наявне життя і яка одержала назву біосфери. Але і в біосфері, за влучним висловом В. Вернадського, існує тонка плівка – “плівка життя”. Різні вчені називали її по-різному – “фітогеосферою” (Є. Лавренко, 1949), “біогеоценотичним покривом Землі” (В. Сукачов, 1964), “біогеосферою” (М. Диліс, 1978).

За М. Дилісом (1978), “біогеосфера розташована на контактній газової, літогенної і водної оболонок Землі і займає придонну частину повітряного океану й поверхневий горизонт кори вивітрювання і акваторій планети. Вона найскладніша за складом компонентів, найбільш анізотропна (*ἄνισος* – з грец. неоднаковий і *τροπή* – поворот, зміна, напрям) у просторі і найдинамічніша в часі. В її структуру входить найнижчий (приземний), найщільніший і багатий енергією горизонт тропосфери, ґрунт із підґрунтям, поверхневі горизонти водних просторів, рослини, тварини й мікроорганізми. Енергетичним

рушієм у біогеосфері є в основному сонячне випромінювання, яке досягає поверхні Землі”.

М. Голубець присвятив аналізу поняття “плівка життя” окрему монографію з однойменною назвою (1997). Він, зокрема, зазначає, що *“хоча плівка життя має товщину лише від кількох сантиметрів-дециметрів до кількох десятків і максимально двохсот метрів і в тисячу разів тонша від біосфери, з її функціонуванням пов’язані хімічний склад атмосфери і гідросфери, запаси біогенних речовин у літосфері, біоенергетичні, продукційні й трансформаційні властивості теперішньої біосфери. Протягом мільярдів років вона була шаром зосередження життя рослин, тварин і мікроорганізмів. У її межах виникли людиноподібні тварини, предки людини, а згодом і Homo sapiens. Протягом тисячоліть у цій плівці відбувався соціальний розвиток людства, формувалися його виробничі потужності. Вона була для людини джерелом харчової і промислової сировини, енергетичного забезпечення, основним об’єктом господарського використання й перетворення”.* Після цих вичерпних означень біогеосфери та плівки життя як області найбільшої концентрації життя можна зробити висновок, що матеріальним об’єктом дослідження біогеографії є живі організми та їх угруповання в межах біосфери та її просторових частин усіх масштабних рівнів.

Водночас розвиток науки немислимий без її самоаналізу, коли дослідник, прагнучи одержати нові знання, критично оцінює здобутки і можливості своєї науки. У такому випадку маємо поєднання, синтез ідеальних знань дослідника та його попередників з параметрами чи ознаками матеріальних об’єктів дослідження. В біогеографії такий синтез маємо тоді, коли дослідник вивчає, наприклад, особливості заселення живими організмами території, звільненої льодовиком, або аналізує періоди розвитку біогеографії як науки. У цьому випадку об’єктами дослідження є і матеріальні об’єкти дослідження (рослини, тварини, регіони), й ідеальні реалії (знання суб’єкта-дослідника та його попередників).

Предмет дослідження біогеографії. Біосфера та її складові, як відомо, є об’єктом дослідження кількох наук. Водночас В. Пашенко (2000) підкреслює, що *“кожна наука має свій сутнісно новий предмет дослідження, який є відображенням об’єкта дослідження, одержан-*

ного за допомогою пізнавальних засобів”. Якщо об’єкти дослідження можуть бути матеріальними, ідеальними або їх поєднанням, то предмети дослідження завжди ідеалізовані суб’єктом-дослідником. А. Воронов (1976) зазначає “що вся сукупність законів, які визначають географічне поширення організмів та їх угруповань, становить предмет біогеографії” (див. Ж. Лемс, 1976).

Предметом пізнання біогеографії ми вважаємо закони й закономірності поширення й розміщення живих організмів та їх угруповань у просторі й часі залежно від їхніх адаптивних можливостей та впливу на них екологічних чинників.

Методологія і методи науки. Методологія науки – вчення про взаємодію і застосування методів досягнення істини в науковому пізнанні та зведення знань у єдину систему. В методології виділяють кілька рівнів: *всезагальний або світоглядно-філософський, загальнонауковий, конкретно-науковий та практичний*. Кожному з них притаманні способи і ступінь узагальнення пізнаної дійсності. Зокрема, до загальнонаукового рівня методології науки належать *логічні методи абстракції* (узагальнення, визначення, ототожнення, аналізу, діагнозу, синтезу, аналогії), а також *найзагальніші форми умовисновків* (індукція та дедукція), *найзагальніші методи наукового пізнання*: вимірювання, досліду, ідеалізації, експерименту, спостереження, систематизації, аксіоматизації та ін.), а також *принципи* (ергодичності, самоорганізації, синергізму).

Конкретно-науковий рівень методології науки ґрунтується на методах, принципах і процедурах досліджень, які застосовують в окремих галузях наукових знань, тобто в окремих наукових дисциплінах. Ці методи, принципи і процедури перманентно змінюються і доповнюються досконалішими й актуальнішими. Методи, які застосовуються у природничій географії, за В. Пащенко (2000) класифікують так:

- емпіричні, теоретичні, методологічні;
- польові й камеральні;
- пасивні (спостереження, виміри) й активні (експерименти, моделі);
- власне природничо-географічні (емпіричні, теоретичні);
- інтегративні фізико-географічні (районування);

- галузеві природно-географічні (біогеографічні);
- загальногеографічні (картографічні, геоінформаційні);
- негеографічні (фізичні, хімічні, біологічні, математичні, історичні).

Окрім них, кожна наука має ще один або кілька специфічних, які найбільшою мірою застосовує в своїх дослідженнях. У біогеографії такими методами є ареалогічний, біогеографічного районування та визначення біопродуктивності угруповань. За допомогою цих та інших методів біогеографія сформувалася як окрема наукова дисципліна.

До атрибутів науки належать також *суб'єкти* наукового дослідження: окремі дослідники, колективи тематичних досліджень і наукові школи. Саме суб'єкт (суб'єкти) організовує й реалізовує дослідження, тобто визначає конкретний об'єкт і предмет, методологію і методи, форму подання одержаних результатів тощо. Якщо теоретичні вихідні (принципи, аксіоми, постулати), фактичний матеріал і алгоритм його узагальнення відповідають загальноновизнаним вимогам, то результати такого дослідження будуть об'єктивними. Передумовою об'єктивності результатів дослідження є також дотримання певних вимог стосовно суб'єкта дослідження. Найважливіші з них такі:

- дослідник повинен володіти природничо-географічними та біологічними знаннями про об'єкти дослідження, вмінням їх спостерігати та експериментувати;
- важливою складовою дослідника є теоретична і методологічна підготовленість, здатність до критичного наукового сприйняття, незалежного мислення, наукового узагальнення;
- широка обізнаність із суміжними науками та їхніми науковими досягненнями.

Глибоке розуміння атрибутів біогеографії є першим кроком до оволодіння теорією і практикою цієї науки. Наступним кроком цього процесу є засвоєння і правильне трактування основних понять біогеографії.

1.2. Сукупність основних понять

Біогеографія розвивається паралельно з біологією й географією і чимало інформації черпає з цих наук. Тому в її вжитку наявні по-

няття, запозичені від цих наук. Сукупність понять будь-якої наукової галузі, об'єднаних в систему навколо об'єкта і предмета, назвемо *тезаурусом* (*θησαυρος* – з грец. скарб).

Теоретичний фундамент науки утворюють поняття. Тезаурус біогеографії охоплює систему понять, головними з яких є: флора, фауна, біота, рослинність, тваринне населення, біоценоз, біогеоценоз, екосистема, ареал та деякі похідні від них.

Флора. Це поняття походить від латинського слова *Flora*, яким називали богиню квітів та весни у древніх римлян, зокрема сабіян. Культ богині Флори один з найстаріших і найпривабливіших. Згодом його ототожили з древньогрецькою богинею квітів – Хлоріс або Хлоридою. З грецької це означає “зелена”. Так ім'я богині Флори увійшло в науку для позначення *сукупності видів рослин певної території або акваторії, що склалася історично*.

Фауна (*Fauna*) – у давньоримській міфології богиня лісів, полів і звірів, охоронниця і покровителька тварин. Іменем богині Фауни позначають сукупність усіх видів тварин, що сформувалася історично в межах певної території, акваторії, або планети Земля загалом. Фауна тісно взаємозв'язана з флорою місцевості (акваторії), адже основою трофічних зв'язків служать зелені фотосинтезуючі рослини.

Сукупність видів флори і фауни певної території (акваторії) біогеограф М. Бобринський (1927) запропонував називати *біотою*. І. Дедю вважає, що цей термін у науковий вжиток запровадив румунський біолог Е. Раковіце (1907).

Рослинністю називають сукупність рослинних угруповань земної кулі або її регіонів. У межах України виділяють такі типи рослинності: ліси, чагарники, пустища, степи, луки, болота і солончаки. Рослинність поділяють за багатьма основами поділу. Наприклад, природна – антропогенна; зональна – азональна; корінна – похідна та ін. Більшість геоботаніків вважають поняття “рослинність” і “рослинний покрив” синонімами.

Тваринним населенням називають сукупність тварин усіх видів, об'єднаних спільною територією (акваторією) і тісними взаємовідносинами між собою та рослинним покривом. Ліси, луки, степи та інші рослинні угруповання є середовищем проживання відповідних

тварин. Тварин поділяють на лісових, лучних, степових, водних тощо, а також на диких і свійських та за іншими ознаками.

Отже, поняття “флора” і “рослинність”, “фауна” і “тваринне населення” не ідентичні. Якщо йдеться про “багату флору Індії”, то мається на увазі, що там багато видів рослин, якщо ж йдеться про “різноманітну рослинність лісостепу” – то це означає, що там трапляються ліси, степи, луки, болота. Таке ж співвідношення наявне між поняттям “фауна” і “тваринне населення”, або “фауна” і “тваринний світ”.

Біоценоз (біо – з грец. життя, κοινός – з грец. загальний, що у складних словах означає “сукупність”) – угруповання рослин, тварин, грибів і мікроорганізмів певної території (акваторії) з екологічно подібними природними умовами. Рослинна складова біоценозу має назву *фітоценоз*, тваринна – *зооценоз*, грибів – *мікоценоз* і мікроорганізмів – *мікробоценоз* (μικρός – з грец. малий, у складних словах означає дуже малий, найдрібніший). Біоценоз у поєднанні з біотопом (від біо і τοπος – з грец. місце, місцевість) утворює *біогеоценоз* (від біо, γῆ – з грец. земля і ценоз) – сукупність живих організмів певної ділянки земної поверхні, які пов’язані між собою обміном речовини та енергії. Термін “біоценоз” в науку запровадив німецький вчений К. Мьобіус (1877), а термін “біогеоценоз” – В. Станчинський (1933). Досі вважали, що пріоритет стосовно запровадження цього поняття належить В. Сукачову (1940).

Близьким до біогеоценозу є поняття “екосистема” (οἶκος із грец. дім, середовище і σύνστημα – з грец. утворення, складання) – природний комплекс, утворений живими організмами і абіотичним довкіллям, об’єднаних в єдине функціональне ціле, що виникло на основі взаємної залежності причинно-наслідкових зв’язків між компонентами ландшафту. Термін уперше вжив англійський вчений А. Тенслі (1935).

Ареал (area – з лат. площа, простір) – ділянка поширення на земній поверхні чи водній товщі систематичної групи живих організмів або їхніх угруповань. Дослідження ареалів видів або інших таксонів (τάξις – порядок, розміщення, в цьому контексті – класифікаційні одиниці систематики організмів, зокрема вид, рід, родина тощо) рослин і тварин – одна з головних проблем біогеографічної науки. Вчення про ареали називають ще *хорологією* (χώρος – з грец.

місцевість, простір і *λόγος* – вчення; у складних словах відповідає поняттям “той, що займається наукою”). Основним об’єктом в ареалогії є вид. Він є також основною таксономічною одиницею систематики живих організмів.

1.3. Парадигми сучасної біогеографії

Науковий доробок біогеографії ХХ ст. ґрунтується на працях таких відомих постатей, як Ф. Дарлінгтон, В. Докучаєв, В. Вернадський, Г. Висоцький, Г. Вальтер, Л. Раменський, Л. Берг, В. Сочава, А. Тахтадж’ян. Розвиток ідей про природні зони та ландшафтні системи (геосистеми) сприяли формуванню такого напряму як екологія ландшафту (К. Троль, 1939). Головне положення цього напряму ґрунтується на аксіомі, що біологічне різноманіття визначається абіотичним середовищем. Саме тому М. Солнцев переконливо доводив, що визначальним компонентом природних територіальних комплексів (ПТК) є літогенна основа, яка найбільшою мірою впливає на формування всієї ландшафтної системи. Зв’язок біоти і геому ґрунтується на їх безперервності (континуумі) та обмінних процесах, що мають поліфункціональний характер. Ландшафтні системи мають складнішу будову та більшу вертикальну потужність і є природним середовищем як для біоценозу, так і для екосистеми.

Сучасна біогеографія розвивається за кількома напрямами, частина яких є продовженням класичної науки (історична біогеографія, біогеографічне картографування та районування), а інша частина є принципово новою. Серед нових – дослідження біорізноманіття як важливої складової глобальної проблеми його виявлення та збереження. *Оптимізація природокористування та охорона біоти* – це ті проблеми, що належать до найактуальніших науково-прикладних проблем сучасності. Їх також розв’язує біогеографія.

У ХХ ст. до аналізу було залучено матеріали, що стосуються фауни Світового океану, мікрофлори ґрунтового покриву, найчисленнішої групи організмів – комах тощо. Це сприяло більшій обґрунтованості насамперед *зоогеографічного районування*, яке й досі вважають слабкою ланкою біогеографії. Водночас уперше реалізована спроба *єдиного біогеографічного районування*, що раніше вважали неможливим.

Особливий напрям біогеографічних досліджень – *острівна біогеографія* з її чітко обґрунтованим математичним апаратом щодо вивчення динаміки острівних форм, зв'язком між кількістю видів і площею островів, співвідношенням процесів колонізації островів і вимиранням видів, яку застосовували А. Уоллес, Ф. Пренстон, Ф. Дарлінгтон, Р. Мак-Артур і Є. Вільсон.

В історичній біогеографії виділився напрям, що одержав назву “*вікарійного*” (Л. Краузе). Вікарійна біогеографія розглядає поширення геопросторово ізольованих споріднених таксонів як результат руху літосферних плит, що поділили єдиний раніше прадавній ареал. Прихильники цього напрямку намагаються погоджувати схему філогенетичного розгалуження з послідовністю розбіжності фрагментів єдиного мезозойського континенту Пангеї.

У другій половині ХХ ст. значного розвитку набуло *біогеографічне ресурсознавство*, яке з науково пошукового напрямку перетворилося на практичну сферу діяльності. За допомогою індикаційної біогеографії вдалося відкрити не одне родовище корисних копалин. Новітнім напрямом є й *моніторинг стану біотичних ресурсів*, який ґрунтується на мережі біосферних заповідників і дистанційних методах спостереження.

Як зазначали вище, наприкінці ХХ ст. почала активно розвиватися *географія біотичного різноманіття* з власною методологією і засобами пізнання. Міжнародна програма дослідження біорізноманіття має три головні рівні: *генетичний, таксономічний та екологічний* (угруповання й екосистеми). Базовими одиницями біорізноманіття вважають такі:

- альфа-різноманіття – різноманіття видів (видове багатство), яке виражається числом видів біоти на одиницю площі (локальний рівень);
- бета-різноманіття – різноманіття видів в угрупованнях, приурочених до певних місцезростань за градієнтними чинниками довкілля (ландшафтний рівень);
- гамма-різноманіття – різноманіття видів у межах великих регіонів відповідно до диференціації умов за градієнтами широти або висоти території в межах зон на рівнинах і висотних поясах у горах (регіональний і планетарний рівні).

Серед механізмів, що визначають як загальний рівень біорізноманіття, так і його регіональну специфіку, найважливіше значення мають природні геопросторові чинники, інтегральний аналіз дії яких виконують методами біогеографії. Пряма й опосередкована дія геопросторових чинників проявляється у зміні фізичних і хімічних параметрів біосфери, на які біота вимушена реагувати (зміна концентрації солей у Світовому океані, динаміка діоксиду вуглецю й озону в атмосфері, глобальні зміни клімату, дрейф континентів тощо). Саме ці явища визначають найвищий рівень поділу біоти в просторі й часі, вимирання одних і появу інших груп організмів. Геочинники значною мірою визначають структуру і просторове розміщення угруповань живих організмів та екосистем. Аналіз картографічних даних про поширення угруповань підтверджує той факт, що їхня структура і геопросторове розташування перебуває в тісній залежності від абіотичних чинників. У фітоценології цей напрям одержав назву “структурної геоботаніки” (В. Сочава).

Різноманітність видів змінюється відповідно до найважливіших геопросторових градієнтів: широтно-зонального на рівнинах, висотно-поясного в горах і океан-континент на морських побережжях. Зокрема, найменше видове багатство характерне для арктичної тундри і субнівальної лінії високогір'я де панують екстремальні умови. Різке зменшення видового багатства простежується з віддаленням від градієнта океан-континент як до внутрішніх регіонів континентів, так і до центральних частин океанічних акваторій, які вважають океанічними пустелями. Гірські ландшафти характеризуються підвищеною біотичною різноманітністю, що зумовлено наявністю найрізноманітніших місцеположень. Для збереження біорізноманіття суттєве значення мають центри видового різноманіття. Виділення ландшафтних систем з високим біорізноманіттям, визначення реліктових та ендемічних видів сприяє виявленню *центрів видоутворення* та шляхів розселення різних груп рослин і тварин. На цій основі розробляються принципи картографування біорізноманіття, вдосконалюють методи його моніторингу та стратегії збереження.

Геногеографія. Новою галуззю пізнання географії стала геногеографія, яка вивчає просторову мінливість генетичного фонду (в межах ареалу виду) на підставі синтезу методів географії, генетики

її екології (А. Серебровський, М. Вавилов). Основним об'єктом геногеографії є *популяція*. В генетичному значенні *популяція* – це просторово-часова група особин одного виду, в якій досить тривалий час здійснюється вільне схрещування – панміксія (від грец. *pan* – все і *mixis* – змішування, поєднання). Географічний аналіз популяції – це напрям, що виник у ХХ столітті. С. Райт (1932) розробив спеціальні прийоми для візуальних генних комбінацій в ареалі популяцій, а також методику (математичний апарат) для аналізу геопросторового поширення видів. Методику геногеографії можна ефективно застосовувати і в традиційних галузях біогеографії, в тому числі у процесі аналізу розселення видів, їхнього життя у фрагментованому (острівному) середовищі та охороні біорізноманіття.

Екологічна біогеографія. Живі організми та їхні угруповання перебувають у тісній єдності з абіотичним природним довкіллям. Видовий склад і структура екосистем перебувають в динамічному зв'язку із зміною геопросторових чинників у просторі й часі. На це вперше звернув увагу О. Гумбольдт, а розробляли цей напрям і географи, і біологи доти, поки цей розділ науки не одержав власної назви й місця в системі природничих наук, зокрема в біогеографії. Завдяки Р. Мак-Артуру (1972) аналіз географічного розподілу живих організмів та їхніх угруповань, що визначаються дією фізико-географічних чинників, одержав назву “*географічна екологія*”.

Біогеографію й екологію неодноразово “ідентифікували”, вводили окремими розділами одну в іншу, обидві науки зачисляли до біології тощо. Це призвело до того, що деякі вчені не простежували відмінність між ними. Насправді ж ці науки самостійні, кожна володіє власною методологією, своїм арсеналом об'єктів, методів, засобів дослідження, своєю історією розвитку.

Екологічна біогеографія, спираючись на фундаментальні ідеї сучасного ландшафтознавства, розвиває *екологічну парадигму*. Згідно із сучасними поглядами про ієрархічну організацію біосфери в її широкому розумінні (В. Вернадський) закономірності й структури можна розглядати у різних масштабних рівнях: глобальному, регіональному, локальному. Адже будь-яка екологічна проблема має своє “геопросторове вираження” та фізико-хімічні параметри. Універсальне значення для вивчення екологічних ситуацій і станів та

розробки територіальних характеристик екологічних проблем має ландшафтознавчий підхід, що забезпечує їх зв'язок з конкретними ландшафтними системами – структурними підрозділами природного середовища.

Екологічна біогеографія широко застосовує методи градієнтного аналізу (Л. Раменський, А. Тишков), які дають змогу досліджувати біоту через певні інтервали градієнта умов існування (тепло, волога, тиск тощо). Зміна кількості організмів відповідно до певних градієнтів доквілля свідчить про те, що популяція кожного виду ставить специфічні вимоги до умов місцезростання і тому має власні ділянки домінування. Безперервне заміщення одних видів іншими відповідно до градієнта умов доквілля створює біотичний континуум. Уривчастість або різкий перехід від однієї однорідної ділянки до іншої може бути пов'язаний з наявністю порогових (дискретних) величин в умовах природного доквілля, що безперервно змінюється. З огляду на це виникло поняття “екотон”, тобто перехідне угруповання організмів між двома різнотипними угрупованнями. Екотон населяють види – представники обох суміжних біоценозів, а також так звані крайові види. Деякі вчені, зокрема відомий німецький ботаніко-географ і еколог Г. Вальтер (1976), екотоном вважають лісостеп – контактну територію між лісовою і степовою зонами.

На підставі найважливіших кліматичних показників виділяють біокліматичні області, екорегіони (Rowe, 1959; Bailey, 1998), що стало зручним прийомом для екологічного поділу геопростору. Фахівці Фундації дикої природи (США) підготували карту наземних екорегіонів світу, що розміщена в Інтернеті. Вона призначена для пізнання особливостей сучасного розподілу комплексів наземних організмів на планеті й глобального планування щодо їх збереження. Карта дає можливість оцінити ендемізм високого рівня відповідно до екологічної специфіки місцезростань, з виділенням центрів видової різноманітності та визначенням пріоритетних місць охорони.

Сьогодні визначено головні закономірності диференціації “плівки життя” на глобальному рівні, що відображено в схемах флористичного, фауністичного і біотичного районувань (Дарлінгтон, Тахтадж'ян, Удварді та ін.). Є значні напрацювання щодо районування рослинного покриву окремих областей і великих регіонів. Водночас аналіз нових

даних про біорізноманіття різних регіонів світу, одержаних останнім часом, свідчить про те, що багато питань територіальної диференціації біоти на регіональному рівні ще чекають свого вирішення.

Біогеографічне картографування сформувалося як окремий науковий напрям у 30–40-х роках ХХ ст. завдяки працям В. Альохіна, Е. Лавренка, В. Сочави та інших вчених, які розробили головні принципи оглядового геоботанічного картографування. Значний внесок у картографування рослинності зробили наукові школи під керівництвом А. Кюхлера, Е. Фосберга (США), П. Госсена, Р. Озенди (Франція), Р. Тюксена (Німеччина). Великим досягненням останніх років є створені міжнародними колективами ботаніків “Карти рослинності Європи” (2002) і “Карти рослинності Арктики” (2003). Цей досвід створення карт важливий для подальшого зближення різних національних шкіл ботаніко-географічного картографування. Порівняно новим етапом біогеографічного картографування стало картографування тваринного населення (Н. Тупикова, А. Чельцов-Бебутов).

У другій половині ХХ ст. гострота екологічних проблем, залучення біосферної та екологічної парадигм в арсенал географічних досліджень сприяли становленню нового в тематичному картографуванні напрямку – *екологічного картографування*. Успіхи компонентного біогеографічного картографування пов’язані зі збільшенням тематичного спектра, масштабної різноманітності карт загальнонаукового і прикладного призначення та з розширенням набору методичних прийомів, що спираються на досягнення сучасних технологій. Це є підставою для створення біогеографічних карт нового покоління з охопленням більшої кількості об’єктів і параметрів, виявленням нових зв’язків, а також одночасним відображенням рослинності й тваринного населення (карти екосистем, біомів різного рівня, біорізноманіття).

У ХХ ст. біогеографія отримала новий імпульс у своєму розвитку, головними стали проблеми збереження біорізноманіття, виявлення антропо-природних чинників його змін у просторі й часі, оцінення стану відновлюваних біотичних ресурсів. Біосферна й екологічна парадигми, що сформувалися і визначили розвиток біогеографії останнім часом, очевидно, в найближчій перспективі збережуть своє значення і впливатимуть на розвиток комплексу географічних наук.

1.4. Головні напрями біогеографічних досліджень

Біогеографія вивчає об'єкт і предмет свого дослідження з різних позицій і різними методами. Насамперед вона визначає місцеположення окремих видів рослин і тварин та інших таксономічних категорій в просторі і часі, пізнаючи флору й фауну природних, природно-історичних та адміністративних регіонів. Такий напрям досліджень одержав назву *флористико-фауністичного*.

Внаслідок вивчення флори і фауни планети та її частин, зіставлення даних про ареали, рясність, автохтонність певних видів (родів та інших таксономічних категорій) організмів дослідники одержують матеріал, що дає змогу виділяти флористичні, фауністичні й біотичні (біогеографічні) оригінальні регіони різних масштабних рівнів – від царства до району. Такий напрям біогеографічних досліджень називають *регіональним*.

Науку про взаємовідношення між живими організмами та їхнім природним (і природно-антропогенним) довкіллям називають *екологією*, а напрям досліджень – *екологічним*. У деяких випадках знання теперішніх особливостей природного середовища недостатньо, щоб з'ясувати причини поширення та сучасного розташування певних видів організмів, їхніх популяцій (*populus* – з лат. народ) – сукупність особин певного виду організмів, які здатні до вільного схрещування і деякою мірою ізольовані від сусідніх популяцій та біоценозів. Пояснення їхнього поширення і теперішнього місцеположення варто шукати в еволюції життя на нашій планеті та чинниках, що найбільшою мірою впливають на глобальні, регіональні й локальні зміни природного довкілля та, відповідно, адаптації (*adaptatio* – з пізньолат. пристосування) живих організмів. Цей напрям досліджень називають *історичним*, або *палеобіогеографічним*.

На існування, розмноження й поширення живих істот найбільшою мірою впливають дві групи чинників: *абіотичні* ($\acute{\alpha}$ – з грец. префікс, що означає заперечення і $\beta\iota\omega\tau\iota\nu\acute{o}\varsigma$ – з грец. життєвий – компоненти і явища неживої, неорганічної природи) та *біотичні* (живої природи). Серед біотичних чинників окремо виділяють вплив людської діяльності, або антропічний ($\acute{\alpha}\nu\theta\rho\omega\pi\omicron\varsigma$ – з грец. людина – у складних словах відповідає поняттю людина), який у XX столітті внаслідок

зростання народонаселення, виробництва і споживання надзвичайно посилюється. Це негативно вплинуло на флору, фауну й біоту загалом, призвело до їх трансформації, зміни ареалів, фрагментарного (*fragmentum* – з лат. уламок, шматок) поширення тощо. Причини, обсяги, наслідки цього впливу на живі організми та їхні угруповання вивчають представники *антропічного* напрямку біогеографії.

У випадку, коли дослідження впливу біотичних і антропічних чинників на живі організми дають змогу не тільки з'ясувати причини змін у сучасному поширенні й розміщенні біоти, а й запропонувати практикам дійові заходи для виправлення негативної ситуації з метою досягнення оптимальних результатів, то такий напрям біогеографічних досліджень матиме назву *конструктивного*.

Тут наведено лише декілька напрямів біогеографічних досліджень, які розвиваються з різною активністю. Широке застосування, зокрема космічних методів дослідження біоти, а також геоінформаційних систем та інших новітніх засобів, може стрімко збільшити можливості біогеографічної науки в нагромадженні нових фактів, пропонуванні ідей, розробці гіпотез. Все це є підставою сподіватися, що найближчим часом виникнуть нові актуальні напрями біогеографічних досліджень, у яких увага буде зосереджена на характері й особливостях біоти, зокрема океанічних глибин, високих широт, високогір'їв та інших важкодоступних територій і акваторій нашої планети.

Запитання для контролю та самоконтролю

1. Що вивчає біогеографія?
2. Чому біогеографію вважають “пограничною” наукою?
3. Які проблеми досліджує біогеографія?
4. Що таке атрибути і парадигми науки?
5. Які рівні виділяють в методології науки?
6. Що є об'єктом і предметом дослідження біогеографії?
7. Якими методами дослідження користуються у сучасній біогеографії?
8. Що таке тезаурус науки?
9. Поясніть такі поняття біогеографії, як ареал, флора, фауна, біота, рослинність, тваринне населення, біоценоз, біотоп, біогеоценоз.
10. Поясніть сутність сучасної парадигми біогеографічної науки.

11. Назвіть головні напрямки біогеографічних досліджень.
12. Які з сучасних напрямків біогеографічних досліджень вважають перспективними і чому?

Список літератури

- Біологічний словник. 2-ге вид. К., 1986.
- Воронов А. Г.* Общие вопросы биогеографии и ее основные направления на современном этапе // *Биогеография*. Т. 1. Итоги науки и техники. М., 1976. С. 8–97.
- Голубець М. А.* Плівка життя. Львів, 1997.
- Дылис Н. В.* Основы биогеоценологии. М., 1978.
- Киселев В. Н.* Биогеография с основами экологии. Минск., 1995.
- Леме Ж.* Основы биогеографии. М., 1976.
- Пащенко В. М.* Землезнання. Методологія природничо-географічних наук. К., 2000.
- Тишков А. А.* Смена парадигм биогеографии // *Изв. РАН. Сер. геогр.* 1998. № 5. С. 83–94.
- Ханвел Дж., Ньюсон М.* Методы географических исследований / Пер. с англ. М., 1977.
- Barry C. C., Uoore P. D.* Biogeography. Oxford, 1982.

2. СТАНОВЛЕННЯ БІОГЕОГРАФІЇ ЯК НАУКИ

Кожна галузь науки має свою історію. Процес формування наукових поглядів та ідей, аксіом і постулатів, гіпотез і теорій є предметом історії кожної наукової галузі. Продуцентом цих атрибутів науки є суб'єкт (суб'єкти) – вчений, колектив, наукова школа. З огляду на це виникнення, розвиток і становлення науки загалом і наукової галузі, зокрема, завжди пов'язане з іменами вчених, які поклали на вівтар науки велику частину свого життя, а іноді й все життя. Як приклад пригадаймо з далекого XVI ст. Джордано Бруно і з недалекого XX ст. Степана Рудницького і Миколу Вавилова.

Самоаналіз (або рефлексія науки) необхідний для того, щоб осмислити й оцінити зроблене попередниками, зрозуміти спосіб їхнього мислення, допущені помилки, а найважливіше – продовжувати пошуки нового знання.

Історія будь-якої науки передбачає її періодизацію, тобто виділення найважливіших віх, етапів, періодів. Це дає змогу здійснити глибоке самопізнання, тобто виділити найсуттєвіші моменти в розвитку наукової галузі. У нашому випадку це періодизація історії біогеографії та характерні особливості кожного з виділених періодів.

2.1. Періодизація історії біогеографії

Історія біогеографії в загальних рисах “вписується” в історії біологічних і географічних наук, з надр яких вона виникла. Історію біогеографії вивчали М. Мензбір, Л. Стюарт, А. Воронов, Г. Наумов та ін.

М. Мензбір (1855–1935) у праці “Орнітологічна географія Європейської Росії” (1882) вперше виділив чотири етапи розвитку біогеографічної науки. В основу поділу він поклав “*відношення творців науки до питання про походження й розвиток життя на Землі*” (Г. Наумов, 1969):

1. Сліпа віра в біблійську істину про створення світу;
2. Панування теорії катастроф;

3. Відмова від теорії катастроф;
4. Перемога дарвінізму.

Такий поділ, як зауважує Г. Намов, забезпечив своєрідність виділених етапів, наближених більше до історії біологічної, ніж географічної науки.

Л. Стюарт (1957) поділяє історію біогеографії на три періоди, пов'язуючи кожний з них з іменами найвидатніших учених в цій царині. Перший період він пов'язує з іменем К. Ліннея (1707–1778), який заклав основи систематики живих організмів. Він тривав понад століття, починаючи від виходу в світ праці К. Ліннея “Система природи” (1735).

Початок другого періоду, як вважає Л. Стюарт, – це вихід у світ праці Ч. Дарвіна (1809–1882) “Походження видів шляхом природного добору...” (1859). Другий період тривав до початку ХХ ст., коли ідеї дарвінізму “оволодівали світом”, що дало змогу не тільки чіткіше описати поширення організмів, але й спробувати пояснити формування зоогеографічних комплексів за допомогою еволюційної теорії.

Третій період Стюарт пов'язує з іменем Г. Менделя (1822–1884), який у праці “Досліди з рослинними гібридами” (1865) виклав найважливіші закономірності спадковості, названі згодом “законами Менделя”. На жаль, ці закони майже на чотири десятиліття були забуті. Лише на початку ХХ ст. їх перевідкрили К. Корренс, Є. Чермак і Г. де Фріз.

А. Воронов, взявши за основу періодизацію М. Мензбіра, значно деталізував історію біогеографії. Спочатку він виділяє п'ять (1963), а згодом (1987) шість етапів у її розвитку:

1. Період уривчастих біогеографічних даних – до початку ХVI століття;
2. Період нагромадження флористичних і фауністичних даних під час панування біблійних уявлень про створення світу – початок ХVI – кінець ХVIII століття;
3. Період виходу узагальнюючих ботаніко- і зоогеографічних праць під час панування теорії катастроф – кінець ХVIII – середина ХІХ століття;
4. Період бурхливого розвитку ботаніко-географічних, зоогеографічних, екологічних досліджень і виникнення біоценології на підставі еволюційної теорії Дарвіна – друга половина ХІХ століття;

5. Період розробки вчення про рослинні угруповання, подальший розвиток екологічного й історичного напрямів біогеографічних досліджень, спроби створення біогеографії як сукупності ботанічної географії та зоогеографії – з початку до середини ХХ століття;

6. Розвиток єдиної біогеографії, її екологізація, відродження інтересу до загальногеографічних проблем і обґрунтування загальногеографічних закономірностей, впровадження новітніх методів дослідження – почався в середині ХХ століття.

2.2. Коротка характеристика періодів розвитку біогеографії

Для *першого періоду* характерне повільне нагромадження окремих фактів про рослинний світ і тваринне населення та середовище їхнього існування. Ці факти часто не мали наукового пояснення, вони не були об'єднані в єдину систему. Такі факти тлумачили відповідно до філософського уявлення відповідної історичної епохи.

Перший період – це стародавні віки, які є *передісторією* біогеографії. Початкові знання про рослини і тварин наявні у фольклорі стародавніх держав і народів, зокрема єгиптян, вавілонян, шумерів. У індійських епосах “Махабхарата” та “Рамаєна” відображені знання древніми умов існування рослин і тварин та догляду за ними. У древньому Китаї вчені багато уваги приділяли прикладному використанню знань про природу, зокрема, застосували їх у медицині. Настій женьшеню, пантокрин та інші ліки дійшли до нас від тих часів.

Античні часи характеризуються розвитком багатьох наук. Не стали винятком знання про органічний світ природи. У Давній Греції початок цьому заклав Гекатей Мілетський (близько 546–480 рр. до народження Христа) – автор “Землеопису”. Саме він вперше вжив термін “ойкумена” для позначення заселеної людиною частини Землі. Перший життєопис побуту та природних умов, зокрема скіфів, зробив Геродот (490–480 рр. і близько 425 р. до н. е.). Він згадує про “море в країні буддинів, що знаходиться в лісі з очеретяними заростями, у яких багато бобрів і видр”.

Серед давньогрецьких учених найбільший внесок у вивчення тварин і рослин зробив Аристотель та Теофраст. Аристотель (384–

322 рр. до н. е.) описав 482 види тварин, поділивши їх на кровоносні і безкровні, висловив ідею про єдність природи і поступовий перехід від неживої природи до рослин, а від них – до тварин. Ідеї Аристотеля мали вплив на науковців майже протягом двох тисячоліть.

Учня й соратника Аристотеля – Теофраста (372–287 рр. до н. е.) – називають “батьком ботаніки”. Він написав дев’ять книг під загальною назвою “Дослідження про рослини” і шість книг “Про причини рослин”. Крім автохтонних (*αὐτοχθων* – з грец. корінний житель) рослин він описав і тих, що були привезені з інших країн, зокрема, внаслідок військових походів. Своєрідність рослин, за Теофрастом, “створюються відмінністю місця”. Він писав також про вплив клімату на життя і особливості рослин, поділяє їх на дерева, чагарники й трави, виділяє суходільні та водні, а також подає чимало практичних порад щодо випалювання деревного вугілля, виготовлення дьогтю, смоли тощо.

Географічні знання античності узагальнив давньогрецький учений Страбон (64–63 рр. до н. е. – 23–24 рр. н. е.) у його сімнадцяти книгах під загальною назвою “Географія”. У цій праці вчений описав не лише природу, населення й господарство Греції, а й суміжних країн і народів. З часів Давнього Риму відома 37-томна праця Плінія Старшого (24–79 рр. н. е.) під назвою “Природна історія”, два перших томи якої присвячені живим організмам, описаним переважно за працями Аристотеля й Теофраста. Розкол на Східну й Західну Римські імперії (395 р. н. е.), а згодом і розвал Західної Римської імперії (476 р. н. е.) не збагатила науку новими відкриттями впродовж багатьох століть.

Спадкоємцями античної науки стали арабські та середньоазійські вчені. Серед них найвідоміший середньоазійський вчений Ібн Сіна (латинізоване Авіцена, 980–1037) – лікар і природознавець. Світову славу йому принесла пра-



Аристотель
(384–322 до н. е.)



Теофраст (Феофраст,
бл. 372–287 до н. е.)



Ібн Сіна, Абу Алі
Хусейн ібн Абдаллах
(латинізоване Авіцен-
на) (980–1037)

ця “Канон лікарської науки” (1020), яка була класичною протягом п’яти століть. Її вважали неперевершеним лікарським посібником. Це підтверджує той факт, що вона перевидавалася латинською мовою 30 разів. Ібн Сіна зробив значний внесок в інші галузі науки, зокрема в природознавство. Він вивчав походження тварин, горотворення, мінералогію тощо. Йому належить гіпотеза про невидимих збудників інфекційних захворювань, що містяться у воді й повітрі, тобто він передбачав існування мікроорганізмів.

Інший арабський вчений Ібн Рушд (латинізоване Аверос, 1126–1198) переклав арабською мовою праці Аристотеля. Від арабів знання попередніх учених перейшли в Південну Європу, зокрема, в Іспанію та Італію. У середньовічній Європі в той час незаперечно панувала релігійна ідеологія і науки (крім алхімії) майже не розвивалися. Переслідувалися будь-які спроби наукового пізнання живих істот, якщо наукові висновки не збігалися з біблійським змістом. За таких умов не тільки не нагромаджувалися нові знання, а й втрачалися ті, що були здобуті античними й арабськими вченими.

Розвиток наук в Європі розпочався з епохи Відродження (XIII–XVI ст.). Здебільшого купці й мандрівники “привозять” відомості про природу й людей невідомих країн, що спричинило переосмислення багатьох істин. Професор Оксфордського університету Р. Бекон систематизував тогочасні знання у праці “Опера... інедіта” і напрочуд точно передбачив чимало наступних наукових відкриттів. Його вважають одним з основоположників географічної науки.

Наприкінці першого періоду відомості про рослинний світ і тваринне населення значно поповнилися. Цьому сприяли подорожі мандрівників, зокрема таких, як італієць Марко Поло. Екзотичні рослини поповнюють приватні ботанічні сади, а тварини – звіринці. Візантійський поет М. Філ (XIII–XIV ст.) на підставі власних вражень від подорожі в Персію, Аравію, Індію пише поему “Про рослин” та “Про властивості тварин”. Завдяки винаходу італійського ботаніка Л. Гіні (початок XVI ст.) гербаризувати рослини розпочався обмін

ними різних університетів і ботанічних садів. Це спричинило пошуки узагальнюючої системи стосовно нагромадженого матеріалу про живі організми, який набув широкого розвитку в наступному періоді біогеографічних досліджень.

Розвиток прогресивніших ринкових суспільно-економічних взаємин, характерних для *другого періоду*, спричинив активний пошук морських шляхів до Індії, наслідком чого стали Великі географічні відкриття. Це був великий поштовх до вивчення природи як ойкумени, так і заново відкритих країн. Ботанічні та зоологічні сади стали активно поповнюватися новими видами організмів і згодом перетворилися у справжні наукові центри. Тут не тільки проводилися ретельні систематичні спостереження за живими організмами та їх акліматизація, а й активний обмін екземплярами й особинами. З початку XVI ст. нагромаджується фактичний матеріал з ботаніки та зоології, який потребує узагальнення й систематизації на новій теоретичній основі.

Першою тогочасною системою рослинного світу стала система італійського ботаніка А. Чезальпіно, опублікована 1583 року під назвою “Шістнадцять книг про рослини” у Флоренції. А. Чезальпіно було відомо понад 1000 видів рослин, з яких 840 квіткових. Незважаючи на штучність цієї системи, вона вперше ґрунтувалася на об’єктивних ознаках рослин і, таким чином, з її допомогою вдалося виявити деякі родинні зв’язки між рослинами.

Систематизація зібраного матеріалу потребувала коротких чітких описів та назв рослин і тварин. Особлива заслуга у формуванні таких описів належить К. Баугіну (1560–1624), який п’ятнадцятьма–двадцятьма словами охарактеризував понад 6 000 видів рослин. Назва складалася з двох частин. Так започатковувалася видова й родова, тобто бінарна назва.

Англійський природознавець Д. Рей (1628–1705) обґрунтував визначення *виду* і висловив думку про те, що види досить постійні, але можуть змінюватися. Д. Рей вперше поділив квіткових рослин на *одно-* і *дводольних*.

Завершує творення штучних систем класифікації живих організмів шведський вчений К. Ліней (1707–1778). У 1735 році він публікує працю “Система природи”, яка відіграла надзвичайно важливу роль

у розвитку всієї біологічної науки. Вчений описав і систематизував близько 4,2 тис. зоологічних і 10 тис. ботанічних видів, запровадив чотиритаксономічний поділ (клас – загін – рід – вид), остаточно утвердив бінарну номенклатуру в назвах живих організмів, запровадив близько тисячі нових термінів і понять, якими наука користується досі.

Завдяки працям К. Лінея значною мірою вдалося навести порядок у великому флористично-фауністичному матеріалі, визначити головні причини різноманітності й закономірності поширення, а також способи розселення живих істот у різних за природними умовами регіонах земної кулі. Ботанічна географія на той час значно випереджала зоогеографію тому, що рослинність легше вивчати і матеріалів з ботаніки було нагромаджено значно більше. У той час рослин і тварин вивчали одні й ті ж дослідники. Розмежування на ботаніко- і зоогеографів відбулося у першій половині XIX ст.

На цьому етапі розвитку біогеографії цілковито панував біблійний світогляд. Спробу поєднати його із власним світобаченням здійснив К. Ліней. Він вважав, що *“всі живі істоти було створено вищою силою на горі тропічного острова. У підніжжі гори виникли тропічні види, в середній частині – помірних широт, а біля вершини – мешканці полярних країн. Після цього море відступило, острів з’єднався з суходолом і всі істоти розселилися в ті місця, які були для них призначені вищою силою”*. У цій гіпотезі відображено розуміння великим ученим природної зональності й висотної поясності.

Протягом п’ятнадцяти років територію Західного Сибіру досліджував хорват Ю. Крижанич, який у 1661–1676 роках відбував там заслання. Результати своїх досліджень він виклав у праці *“Історія Сибіру”*, яка вийшла друком лише 1890 року. Автор робить висновок про існування трьох зон (*“трьох кліматів”*) – тундри, тайги та степу з характерними для них кліматами, рослинністю і тваринним світом.

Французького натураліста Ж. Б’юфона (1707–1788), автора 36-томної праці *“Природна історія”*, вважають одним з попередників Ч. Дарвіна. Його праця присвячена не лише описам тварин і рослин, їх поширенню і взаєминам з довкіллям, а й ідеї *мінливості* видів. На його думку, організми, які мають спільних предків, змінюються внаслідок тривалого впливу природного середовища. Свійські тварини, як і культурні рослини, змінюються внаслідок цілеспрямованої селекції.

Отже, другий період в історії розвитку біогеографії характеризується надзвичайно багатим матеріалом, зібраним у різних частинах і регіонах світу. Його систематизацію на підставі ознак, властивих живим організмам, та теоретичне узагальнення поєднували з абсолютизацією біблійного світогляду.

Третій період характеризується величезним науковим надбанням у галузі природознавства. Глибоке осмислення флористико-фауністичних і палеонтологічних даних вже “не вписувалося” в біблійні уявлення про створення світу. Нові палеонтологічні знахідки свідчили про удосконалення живих істот від найдавніших до сучасних геологічних верств, у яких їх знаходили. Відсутність у цьому безпосередньому “ланцюзі життя” деяких ланок стало підґрунтям для виникнення компромісної між релігійним і науковим світоглядами “*теорії катастроф*”. Сутність її полягає в тому, що творець у кожній геологічній епосі створює властивий їй органічний світ, який через певний час знищує “за допущені гріхи”. Після цього настає новий акт творіння і на зміну загиблим істотам створюються нові – вже досконаліші. І так, за час існування життя на Землі, повторювалось нібито декілька разів.

Теорія катастроф формувалася впродовж багатьох десятиліть, але її автором вважають французького зоолога і палеонтолога Ж. Кюв'є (1769–1832). В цьому періоді розвиток біології та географії продовжувався під впливом “теорії катастроф”, яку послідовники Ж. Кюв'є довели до абсурду. Згодом, коли відсутні ланки “деревя життя” були знайдені, не було потреби пояснювати еволюцію органічного світу.

Третій період розвитку біогеографії знаменний тим, що в ньому творив найвидатніший біогеограф сучасності, німецький вчений О. Гумбольдт (1769–1859). У 1799–1804 роках він разом з французьким ботаніком Е. Бонпланом досліджує природу Центральної і Південної Америки. Результатом цієї експедиції стала 30-томна праця “Подорож в рівноденні області Нового світу”, 16 томів якої присвячено вивченню рослин і тварин цього субконтиненту. Систематизація власного та зібраного попередниками матеріалу дала змогу зрозуміти загальну картину поширення живих організмів на рівнинах та гірських системах, закласти основи всіх означених нами розділів і напрямів біогеографічних досліджень.



О. Гумбольдт
(1769–1859)

О. Гумбольдт виявив залежність поширення різних типів рослинності від природних умов і, насамперед, від клімату. Він обґрунтував ідею про поширення широтної зональності залежно від відповідних ізотерм, заклав основи вчення про центри походження культурних рослин, яке у ХХ ст. продовжував розвивати геніальний російський вчений М. Вавилов. О. Гумбольдт заклав основи вчення про рослинні угруповання – фітоценози, яке сформувалося вже в наступних періодах, як і вчення про життєві форми рослин – один з важливих екологічних напрямів. Внесок ученого в біогеографію важко переоцінити. Його праці є “золотим фондом” не лише біогеографії, а всієї природничої географії. Праці О. Гумбольдта стали своєрідним поштовхом для широкого розвитку найрізноманітніших напрямів як ботанічної, так і зоогеографії.

Серед регіональних праць цього періоду назвемо чотиритомну працю К. Ледебюра (1785–1851) “Флора Росії”, у якій описано понад 6 500 видів судинних рослин, в тому числі близько 400 нових видів. Серед праць історичного напрямку варто відзначити швейцарських учених батька і сина О. і А. Декандолів (відповідно 1778–1841 і 1806–1893). Старший з них запропонував порівняльну морфологію (гомологію) рослин і підготував семитомну працю “Вступ у природну систему царства рослин” (1824–1839), яку продовжив молодший А. Декандоль – восьмий-сімнадцятий томи (1844–1874).

Екологічний напрям у біогеографії розвивав професор Московського університету К. Рулье (1814–1858), якого вважають одним із засновників екології та еволюційної палеонтології. Його учень М. Северцов (1827–1885) написав першу екологічну монографію “Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии”, у якій обґрунтував вплив фізико-географічних умов на процеси міграції, розмноження, розселення тощо, простежив зв’язок тваринного світу з лісостеповими ландшафтами.

Принципи актуалізму й історизму, запропоновані французьким вченим Ж. Ламарком (1744–1829), дали змогу обґрунтувати уявлення про вплив чинників природного доквілля на зміну живих організмів.

Цього вченого вважають автором першого цілісного вчення про живу природу. Одночасно з Г. Тревіранусом він увів у науковий вжиток (1802) термін “біологія”. Праці Ж. Ламарка відіграли позитивну роль у тому, що “теорія катастроф” почала втрачати своє значення.

Отже, у цьому періоді історії розвитку біогеографії було закладено підвалини для розвитку головних напрямів біогеографії, запроваджено та відкинуто “теорію катастроф”, підготовлено фундамент для обґрунтування еволюційної теорії розвитку життя на Землі.

Четвертий період. Принципи актуалізму й історизму, висунуті Ж. Ламарком і утверджені Ч. Лайєлем (1797–1875), стали відправними віхами для наступного кроку в обґрунтуванні еволюційної теорії органічного світу англійським ученим Ч. Дарвіном (1809–1882). У 1859 р. вийшла друком його всесвітньовідома праця *“Походження видів шляхом природного добору, або збереження сприятливих порід у боротьбі за життя”*, у якій він доводить, що види рослин і тварин мінливі: існуючі нині види походять від попередніх видів внаслідок впливу трьох взаємопов’язаних між собою чинників – мінливості, природного добору і спадковості. Для таких тверджень він почерпнув багато інформації з навколосвітньої подорожі, яку здійснив протягом 1831–1836 років на кораблі “Бігль”. Він зібрав величезний матеріал про флору і фауну, колекції невідомих викопних тварин, порід та мінералів.

Вчений довів, що виникнення і відмирання видів – це природні процеси, спричинені природним відбором. Суть цього процесу у виживанні тих видів, які найліпше пристосовані до відповідних умов природного довкілля. Існування виду в просторі й часі безперервне. Зникнення виду характерне спочатку для частини, а згодом – для всього ареалу. Причини зникнення можуть бути найрізноманітніші, але чим менша територія, тим менше шансів для виживання виду, і навпаки. Вивчаючи питання про розселення організмів, Ч. Дарвін проводив досліди на схожість насіння і спор, що збереглися в ґрунті, присохлому до кінцівок птахів тощо. Завдяки його працям значно активізували свій розвиток багато напрямів біології та біогеографії.

На цей період припадає зародження біоценології – науки про угруповання живих організмів. К. Мьобіус, вивчаючи вплив абіотичних і біотичних чинників на морські організми, зокрема устриці,

запропонував термін “біоценоз” (1877). Польський ботаніко-географ А. Реман досліджує територію Середньої Європи, Кавказ, а також Південну Африку. Й. Пачоський формулює принципи і завдання фітосоціології (1891), згодом опрацьовує поняття про “біоекологічний потенціал виду” та його здатність до розселення й подальшої еволюції.

У цьому періоді простежуються суттєві зрушення в систематиці рослин і тварин. Зокрема, німецький вчений А. Енглер (1844–1930) розробляє детальну фологенетичну систематику рослин (1887), яка покладена в основу багатьох фундаментальних праць, зокрема, 30-томної “Флори ССРСР” (1934–1969). Разом із своїм співвітчизником ботаніком О. Друде він 1896 року розпочинає видання серії монографій “Рослинність земної кулі”, присвячених рослинності окремих регіонів.

Ще один видатний німецький вчений Е. Геккель (1834–1919) пропонує й обґрунтовує термін “екологія” (1866), яким визначає науку, “що вивчає відношення організму до навколишніх біотичних і абіотичних факторів”.

Еволюційний та екологічний підходи до аналізу рослинності застосовує російський біогеограф А. Бекетов (1825–1902) у праці “Фітогеографічний нарис Європейської Росії” (1884) та в першому російськомовному підручнику “Географія рослин” (1896). В. Докучаєв (1846–1903) – засновник генетичного ґрунтознавства, розвиваючи ідеї О. Гумбольдта про рослинно-кліматичні зони Землі, сприяв формуванню фіто- і зоогеографії як географічних дисциплін, найтісніше взаємопов’язаних з ґрунтознавством.

Еволюційні ідеї розвивали й зоогеографи. Це стосується, зокрема, англійського орнітолога Ф. Склстера (1829–1913), який вперше поділив суходіл на *шість зоогеографічних областей* на підставі даних про поширення птахів. Цей поділ з незначними змінами зберігається в зоогеографічному районуванні досі. Вагомий внесок у біогеографію цього періоду зробив англійський натураліст А. Уоллес (1823–1913), який впродовж багатьох десятиліть досліджував Малайський архіпелаг. Він незалежно від Ч. Дарвіна розробив основи теорії природного добору, яка загалом збігається з еволюційною теорією Ч. Дарвіна про походження органічного світу. Він вперше вжив термін “дарвінізм”, деталізував зоогеографічне районування суходолу, запропоноване

Ф. Склетером. У праці “Географічне поширення тварин” (1876) А. Уоллес узагальнив великий матеріал про поширення як сучасних, так і вимерлих видів тварин, звернув увагу на сучасні умови поширення тварин. Регіон багаторічних досліджень цього вченого біогеографи називають “зоною Уоллеса”.

На цей період припадає початок біогеографічних досліджень Світового океану. Пріоритет цих досліджень належить У. Томпсону і Дж. Меррею, які організували океанографічну експедицію на кораблі “Челенджер” у 1872–1876 роках, а А. Ортман працею “Основи морської зоогеографії” (1896) заклав підвалини важливої науки – океанології.

Підсумовуючи дослідження четвертого періоду, можна твердити, що великий вплив на розвиток біогеографії мало еволюційне вчення Ч. Дарвіна, яке сприяло активному розвитку таких її напрямів, як історичний, екологічний, регіональний, біоценотичний та океанологічний.

П’ятий період історії біогеографії охоплює першу половину ХХ ст. В. Вернадський (1862–1945), вивчаючи роль живих організмів у формуванні гірських порід і біохімічних процесів, розробив вчення про біосферу (1926) та виклав власні погляди на формування ноосфери (1944). Поняття “ноосфера” (*νόος* – з грец. – розум і *σφαῖρα* – куля), або сфера розуму, запровадили Е. Леруа (1927) і П. Теяр-де-Шарден (1930).

М. Вавилов (1887–1943) на підставі зібраної ним та його колегами колекції культурних рослин у різних частинах світу (складається майже з 300 тис. зразків) обґрунтував географію культурних рослин та центри їхнього походження, а також еколого-географічні принципи селекції. У 1920 році він сформулював “закон гомологічних рядів”, який має неабияке значення в спадковій мінливості й генетиці загалом.

А. Тенслі (1935) пропонує називати біологічні системи будь-якої розмірності й структури разом з їхнім абіотичним середовищем “екосистемами”. Згодом це поняття стало засадничим в екологічній науці.

Л. Берг (1876–1950) висловив думку про існування індивідуальних ландшафтів (1913). П. Тутковський (1858–1930) виділив на території України шість типів ландшафтів, назвавши їх краєвидами

(1922). М. Солнцев (1903–1991) обґрунтував діагностичні ознаки природних територіальних комплексів локального рівня.

Отже, ці вчені заклали основи ландшафтознавства. Згодом В. Сукачов (1949) з'ясовує спільні й відмінні риси між поняттями “географічний ландшафт” і “біогеоценоз”, а М. Солнцев (1967) визначає відмінність між поняттями “фація” і “біоценоз”. Усе це свідчить про “об’єктивну” близькість між ландшафтознавством і біогеоценологією.

Г. Морозов (1867–1920) – засновник сучасного вчення про ліс, – розглядав ліс “як явище фітоценотичне, географічне й історичне”, а його послідовник Г. Висоцький (1865–1940) свої дослідження присвятив комплексному вивченню ґрунтів і рослинності в межах природної місцевості. Учень Г. Висоцького, П. Погребняк (1900–1976) розробив вчення про порівняльну фітоєкологію, яке має важливе прикладне значення, зокрема в лісівництві. Учень академіка П. Погребняка, професор С. Стойко, розробив принципи нової інтегральної науки про охорону природи – геосозології.

Важливе значення для подальшого розвитку біогеографії мали праці Ч. Елтона “Екологія тварин” (1927), Е. Рюбеля “Рослинні угруповання” (1930), В. Гептнера “Загальна зоогеографія” (1936), В. Альохіна “Географія рослин” (1936), Р. Гуда “Географія квіткових рослин” (1953) та ін.

Отже, перша половина ХХ ст. стосовно біогеографічних досліджень вирізняється тим, що поряд з розвитком класичних напрямів дослідження живих організмів виникає низка нових, які швидко прогресують, а також відбувається значна диференціація наукових інтересів. Водночас ландшафтознавство зближає біологію і географію і сприяє формуванню єдиної біогеографічної науки, що є характерною ознакою наступного періоду.

Сучасний, *шостий, період* розвитку біогеографії розпочався у другій половині ХХ ст. На цьому етапі з метою розв’язання фундаментальних теоретичних і прикладних проблем об’єднують свої зусилля не тільки фіто- і зоогеографи, а й біологи, географи, геологи та вчені інших наукових дисциплін. Першочерговими вважають проблеми охорони природного довкілля, яким присвячено всесвітні екологічні форуми в Стокгольмі (1972), Ріо-де-Жанейро (1992) і Йоганнесбурзі (2002). Важливою передумовою вирішення цих проблем

є стабільність економічного розвитку світової спільноти, який немислимий без ощадливого використання природних ресурсів загалом і біоресурсів зокрема, а також охорони ландшафтного різноманіття, яке є середовищем для відтворення живих організмів, в тому числі людини.

Характерною рисою сучасного розвитку біогеографії є її *екологізація*. Катастрофа глобального масштабу на Чорнобильській АЕС (1986) зумовила *радіаційний* напрям біогеографічних досліджень. Вивчення наслідків впливу радіонуклідів на живі організми має архіважливе теоретичне й практичне значення. Інші ознаки нинішнього періоду: *міждисциплінарна інтеграція*, *транскордонність науково-дослідних програм типу "Людина і біосфера"*, впровадження новітніх методів збору інформації (аерокосмічні, ГІС-технології), методологічних принципів (ергодичності, синеризму), *метатеорій*, активізація досліджень Світового океану та важкодоступних регіонів суходолу, що загалом засвідчує про зміну парадигм біогеографії наприкінці ХХ – початку ХХІ ст.

У другій половині минулого століття опубліковано визначні біогеографічні праці: тритомна "Панбіогеографія" Л. Краузе (1958), "Біогеографія (з основами біології)" і "Біогеографія (з основами екології)" А. Воронова (1963, 1987), "Основи біогеографії" Ж. Леме (1967), "Основи екології" Ю. Одума (1971), а також "Біогеографія материків" П. Второва і М. Дроздова (1974), "Біогеографія світу" А. Воронова, М. Дроздова і О. М'яло (1985), "Зоогеографія" Ф. Дарлінгтона (1966); "Зоогеографія" І. Лопатіна (1989), "Біогеографія з основами екології" В. Кісільова (1995), "Біогеографія з основами охорони біосфери" К. Петрова (2001), "Біогеографія" Г. Адурахманова та ін. (2003).

Важливе методологічне значення для успішного розвитку біогеографії мають такі монографії: А. Тішкова "Сучасні проблеми біогеографії" (1993); М. Голубця "Від біосфери до соціосфери" (1997), "Плівка життя" (1997), "Екосистемологія" (2000), В. Пашенка "Землезнання. Методологія природничо-географічних наук" (2000) та інших учених.

2.3. Біогеографічні дослідження теренів України

Найдавніші відомості про біоту південної частини України, зокрема пониззя Дніпра, знаходимо у творах античних учених – історика Геродота та географа Страбона. Саме від них дізнаємося про багатство лісів (гілей), повноводдя річок та різноманіття тварин. Геродот зазначає про *“море в країні буддинів, що знаходиться в лісі з очеретяними заростями, у яких багато бобрів і видр”*.

У другому періоді терени України досліджував французький інженер Гійом-де-Боплан, який вперше склав детальну, як на той час, карту України та коментар до неї під назвою *“Опис України”* (в російському перекладі вперше опублікована 1832 року). У тексті знаходимо чимало відомостей про лісову й степову біоту, домінуючі лісові породи та характерну фауну. Деякі автори на підставі даних Гійома-де-Боплана дійшли висновку, що всередині XVII ст. лісистість України перевищувала сучасну майже втричі.

У другій половині XVIII ст. експедиційні дослідження проводив академік П. Паллас, результати яких опубліковані в тритомній праці *“Записки путешествия в южные губернии России с 1793 по 1794 г.”*, а також *“Кратком физическом и топографическом описании Таврической области”*, де йдеться про комплексну характеристику південного пасма Кримських гір. Дещо раніше, в 1768–1775 роках на півдні України працювала експедиція під керівництвом академіка І. Гюльденштедта, яка досліджувала біоту та ґрунти і вперше описала так званий *“високий степ”*, приурочений до Укра-



А. Анджейовський
(1785–1868)

їнського кристалічного щита. Тоді вперше було висловлено припущення про рослинне походження чорноземних ґрунтів, описано степові ландшафти.

У третьому періоді біоту України досліджує перший професор зоології Київського університету А. Андржейовський (1785–1868). Його праці присвячені флорі й фауні України. Вчений зібрав великий гербарій, який складався з 10 тис. рослин. Його вважають одним з перших палеонтологів, який описав і систематизував ве-

лику кількість викопних молюсків і земноводних. У працях А. Андржейовського містяться думки про змінність видів унаслідок зміни природного середовища. Він також вивчав географічне поширення організмів та їхню екологію.

Четвертий період вирізняється цілою когортою визначних дослідників біоти України. Серед них такі відомі постаті, як В. Докучаєв, А. Реман, В. Липський, Й. Пачоський, Г. Танфілев, В. Талієв та багато інших. Якщо праці В. Докучаєва “Наши степи прежде и теперь”, “Руський чернозем” є загальновідомими, виконаними на підставі досліджень полтавських черноземів, то праці польського вченого А. Ремана менше відомі в Україні. Зауважимо, що А. Реман є засновником кафедри географії Львівського університету (1882), відомий флорист, систематик і ботаніко-географ, який досліджував терени південної і західної України, а також Кавказ, Південну Африку, куди здійснив дві експедиції, суттєво розширивши знання про флору цих регіонів.

Багато вчених з цієї кагорти розпочинали свої студії біоти в останній чверті XIX ст. і продовжували їх у наступному *п'ятому* періоді, тобто у першій половині XX ст. Серед них відомий ботаніко-географ і флорист В. Липський (1863–1937), який досліджував терени України і Молдови, Кавказу і Середньої Азії, Великих Зондських островів і Північної Африки. Цей видатний вчений описав чотири нових роди і понад 200 нових видів та різновидів рослин, що є значним внеском у ботанічну й біогеографічну науку. Його іменем названо 45 видів рослин. В. Липський був не тільки визначним вченим, а й організатором науки. З 1919 року він – академік, у 1921–1922 – віце-президент, а в 1922–1928 рр. – президент Всеукраїнської академії наук. Згодом вчений очолює Одеський ботанічний сад, вивчає водорості Чорного моря.

Й. Пачоський присвятив вивченню флори і фітоценозів України чимало праць. Його монографії “Причорноморські степи” (1908), “Херсонська флора” (1914), “Основи фітосоціоценології” (1921) та інші написані на матеріалах дослідження теренів України. Завдяки нау-



В. Липський
(1863–1937)



П. Погребняк
(1900–1976)

ковому доробку Й. Пачоського вважають одним з найвидатніших дослідників цього періоду.

Варто назвати фундаментальні праці Є. Лавренка, присвячені картографуванню рослинності світу, вивченню рослинності аридних і субаридних територій Євразії, О. Фоміна “Флора України” (Т. 1, 1926), Є. Алексеєва “Типи українського лісу” (1928), М. Мельника “Українська номенклатура вищих рослин” (1922), В. Попова і В. Семиренка (1929), які виконали природно-історичне районування для обґрунтування розміщення садових культур.

В. Станчинський пропонує поняття “біогеоценоз”. У статті “До розуміння біогеоценоза” (1933) він з’ясовує сутність цього поняття та його співвідношення з раніше запропонованими “біоценоз”, “фітосоціоценоз” та ін. Західні терени України у міжвоєнний період досліджували українські (М. Козій) та польські (В. Шафер) вчені.

Сучасні біогеографічні дослідження в Україні проводять вчені академічних та університетських закладів. Їхніми зусиллями завершено багатотомне видання флори і фауни України, проведено геоботанічне районування та видано серію карт рослинності заповідних об’єктів.

У цей період видано “Визначник рослин України” (1964), “Определитель высших растений Украины” (1987), “Рослинність УРСР” у чотирьох томах (Природні луки; Болота; Ліси; Луки; Степи, кам’янисті відслонення, піски), “Ліси України” (А. Солдатов, С. Тюков, М. Туркевич, 1960), “Болота УРСР” (Є. Брадїс, Г. Бачурїна, 1969), “Лісові ресурси України, їх охорона і використання” (С. Генсірук, В. Бондар, 1973); “Геоботанічне районування Української РСР” (1977) і “Географія рослинного покриву України” (Ю. Шеляг-Сосонко, В. Осичнюк, Т. Андрїєнко та ін., 1982).

В останній період видано праці професорів С. Генсірука “Ліси України” (1992, 2002), С. Генсірука, М. Нижник “Географія лісових ресурсів України” (1996), М. Голубця “Від біосфери до соціосфери” (1997), “Плівка життя” (1997), “Екосистемологія” (2000), у яких досліджуються теоретичні проблеми біоценології та екосистемології.

Професор С. Стойко започаткував в Україні нову науку – *геосозологію*, розробивши її теоретичні та прикладні засади.



С. Стойко (нар. 1920)

Відомий зоогеограф І. Пузанов досліджував географію тварин Криму, проблеми охорони природи. Його праця “Зоогеографія” (1949) досі є єдиним україномовним підручником для вищих навчальних закладів. Професор Київського університету О. Кістяківський на підставі даних про поширення птахів здійснив зоогеографічне

районування Закарпатської області, а професор цього ж університету В. Артоболевський досліджував фауну птахів Київської та Чернігівської областей. Професори О. Маркевич і К. Татаринів вивчали зоогеографію відповідно безхребетних і хребетних України.

Про науковий доробок інших українських дослідників біоти (І. Григори, Д. Гродзинського, К. Малиновського, Я. Дідуха, В. Кучерявого, В. Романенка, В. Соломахи та ін.) йдеться в окремих розділах підручника.

Запитання для контролю та самоконтролю

1. Для чого вивчають історію розвитку науки?
2. Скільки і за якою ознакою М. Мензбір виділив періодів у розвитку біогеографії?
3. Скільки і за якою ознакою Л. Стюарт виділив періодів в історії біогеографії?
4. Скільки періодів в історії біогеографії виділив А. Воронов? Назвіть їх хронологічні межі.
5. Який внесок у пізнання органічного світу зробили античні вчені Арістотель і Теофраст?
6. Охарактеризуйте внесок К. Лінея у біогеографію.
7. В чому сутність “теорії катастроф”? Кого вважають її автором?
8. Які напрями в біогеографії започаткував О. Гумбольдт?
9. Коли і ким розроблена еволюційна теорія? Охарактеризуйте її сутність.
10. Хто і коли започаткував біоценотичний, екологічний та океанічний напрями в біогеографії?
11. Назвіть видатних учених-біогеографів першої половини ХХ ст.

12. Назвіть характерні риси сучасного періоду в розвитку біогеографії.
13. Охарактеризуйте біогеографічні дослідження на теренах України.

Список літератури

- Биологи. Биографический справочник. К., 1984.
- Географы. Геологи. Биографический справочник. К., 1985.
- Воронов А. Г. Биogeография с основами экологии. 2-е изд. М., 1987.
- Григоря І. М., Соломаха В. А. Основи фітоценології. К., 2000 .
- Гродзинський Д. М. Біогеографічні аспекти рослинного і тваринного світу України // Київський географічний щорічник. Вип. 1. – К., 2002. С. 7–31.
- Наумов Г. В. Краткая история биогеографии. М., 1969.
- Стюарт Л. Американская география. М., 1957.
- Тишков А. А. Современные проблемы биогеографии. М., 1993.

3. ПОХОДЖЕННЯ ТА РОЗВИТОК ЖИТТЯ НА ЗЕМЛІ

Щоб краще зрозуміти сучасну систему органічного світу, потрібно з'ясувати дві надзвичайно суттєві взаємопов'язані проблеми: походження та розвиток життя на Землі. Якщо проблему розвитку життя на Землі вчені вирішують шляхом реконструкції палеонтологічних і палинологічних слідів живих організмів, то проблема походження життя належить до тих, про які В. Вернадський (1921) так писав: *“Наука шукає шляхи завжди одним способом. Вона розкладає складніше на простіше, потім, залишаючи осторонь складні завдання, розв'язує простіші й лише тоді повертається до первісного завдання. Іноді, проходять віки, перш ніж вона повертається до первісного завдання. Проте це завдання не губиться... Кожен дослідник, вирішуючи часткові питання ... осмислює основне завдання. Воно нерідко десятиріччями і сторіччями лежить в основі наукової роботи, становить “свята святих”, тобто прагнення й шукання, що примушує людину нести важку та часто-густо смертельну працю наукової творчості”*.

Проблема життя є предметом наукових пошуків біологів і філософів, фізиків і хіміків, математиків і кібернетиків. Маючи в своєму розпорядженні величезний фактичний матеріал і сукупність методів та методологій його опрацювання, досягнувши значних успіхів у кожній окремо взятій науці, вони не можуть все-таки остаточно розв'язати проблему про виникнення життя загалом. Феномен життя вчені зазвичай розглядають у трьох аспектах: з чого складаються живі організми (субстанційний), як вони функціонують (функціональний) “і що ними рухає” (енергетичний). Щоб зрозуміти сутність цих підходів, необхідно простежити ретроспективні зміни поглядів на проблему походження життя на Землі.

3.1. Зміна поглядів на проблему походження життя на Землі

Серед найцікавіших проблем, що так приваблюють учених усього світу і просто мислячих людей, – проблема про походження життя на Землі. Академік О. Опарін (1894–1980), автор популярної “коацерватної (*coacervatio* – з лат. нагромадження) теорії” про походження життя, зазначав: “Життя – це найпрекрасніше і, зрештою, найважливіше з усього того, що існує на нашій планеті. Чим глибше людський розум проникає в таємницю життя, тим повноціннішим, пліднішим і тривалішим стає життя людей. Тому проблема сутності життя, пізнання організації живої матерії, приховує в собі очевидне й незбориме захоплення всього людства”.

Ідея спонтанного (*spontaneus* – з лат. довільний) виникнення живого з неживої матерії, що лежить в основі сучасних наукових поглядів на цю проблему, своїм корінням сягає глибинних віків. Ще давньогрецькі вчені припускали, що життя властиве матерії і що самозародження живих істот можливе з мулу, гною, землі. Найвидатніший давньогрецький вчений Аристотель вважав, що водночас з народженням живих істот відбувається їхнє самозародження з неживої матерії. На його думку, організми поєднують “пасивне начало – матерію” з “активним – формою”. Для існуючих організмів такою формою є життя, яке й “формує” живі організми та “рухає ними”. Такі або близькі до них уявлення про походження життя були використані для формування тогочасного світогляду.

У ранньому середньовіччі такий світогляд був майже абсолютним. У “наукових трактатах” (*tractatus* – з лат. обговорення, розгляд) можна було прочитати твердження про зародження качок і гусей з морських раковин, які, відповідно, виникли з плодів дерев тощо. Край цим твердженням поклав італійський лікар Ф. Реді (1626–1698), який довів, що самозародження неможливе. З того часу в науковий вжиток запроваджено “принцип Реді” – “*Omne vivum ex vivo*” (“Все живе з живого”).

Демонстрація у другій половині XVII ст. голландським натуралістом і винахідником А. Левенгуком мікроскопа дала змогу вперше побачити невидимий світ мікроорганізмів. Це стало підставою для

перенесення ідеї про самозародження живих істот у мікросвіт. Цю ідею підтримували такі видатні вчені, як Г. Лейбніц (1646–1716), Ж. Б'юфон (1707–1778) та ін.

Італійський біолог Л. Спаланцані (1729–1799) експериментально довів помилковість гіпотез про самозародження мікроорганізмів. Незважаючи на це, суперечки серед учених на цю тему не вщухали. Щоб покласти їм край, Французька академія наук оголосила конкурс на кращий експеримент, яким буде розв'язано цю проблему. Низкою переконливих доведень у 1860–1861 роках цей конкурс виграв французький вчений Л. Пастер (1822–1895). Практичним наслідком цього стала пастеризація харчових продуктів (термічна, ультразвукова та ін.), що дало змогу їх тривало безпечно зберігати.

Вирішення питання про неможливість самозародження організмів не розв'язало проблеми про походження життя на Землі. Якщо живе не виникає з неживого, то яким чином воно тут з'явилося? Відповідь на це запитання вчені шукають досі.

Ще 1865 року Г. Ріхтер пропонує “теорію етернізму” (*aeternus* – з лат. вічний), тобто вічності життя в Космосі, яке на нашу Землю було занесено метеоритами. Занесення на Землю організмів Всесвіту – космозоїв (*κόσμος* – з грец. Всесвіт, *ζωή* – життя) – називають панспермією (*πάν* – з грец. все, *σπέρμα* – насіння). За Г. Ріхтером, організми в стані анабіозу¹ (*αναβιώσις* – з грец. оживання) можуть тривалий час подорожувати у відкритому космосі. Потрапивши у сприятливі умови, вони можуть дати початок життю.

Наступною була гіпотеза шведського вченого С. Ареніуса (1859–1927) – радіопанспермії (*radius* – з лат. промінь). В основу гіпотези покладено тогочасні новітні відкриття К. Максвелла і П. Лебедева. К. Максвел обґрунтував існування, а П. Лебедев виміряв тиск сонячного світла (дорівнює 0,5 мґ/м² земної поверхні). Мікроспори, або цисти² (*κίστη* – з грец. скриня), організмів, потрапивши у відкритий космос, рухатимуться від світла, наприклад від Сонця, з дуже

¹ Анабіоз – тимчасовий стан деяких живих істот, коли всі життєві процеси в їхньому організмі так уповільнюються, що немає видимих ознак життя.

² Циста – одноклітинний організм, тимчасово вкритий щільною оболонкою, що дає змогу пережити несприятливі умови зовнішнього середовища.



С. Ареніус
(1859–1927)



О. Опарін
(1894–1980)

великою швидкістю. За 14 місяців спора з Землі може вийти за межі Сонячної системи, а за 9 тис. років – досягти найближчої зірки альфа Центаври. Отже, можна вважати, що такі переселення можливі, але вищезазначенні гіпотези не дають відповіді на головне питання – про походження життя.

Значна кількість учених різних країн вважають, що життя виникло на Землі. Серед них О. Опарін, Дж. Холдейн, Г. Юрі та ін. Зокрема, на думку О. Опаріна, такі органічні речовини, як вуглеводні, жирні кислоти та їхні похідні, амінокислоти, сечовина, глютамінова кислота та інші могли синтезуватися в абіогенному середовищі. Для первинної атмосфери Землі характерними були відновні процеси. Добіогенна атмосфера складалася з вуглекислого газу, метану, аміаку, сірководню, ціану (CN). В ній не було озонowego горизонту, тож ультрафіолетові промені вільно проникали на Землю. Саме вони та грозові розряди були джерелом енергії для органічного синтезу. Тривала й складна полімеризація органічних сполук в умовах високих температур, ультрафіолетового випромінювання Сонця, електричних розрядів, вулканічної діяльності в атмосфері з метану, аміаку, водню і водяної пари могли утворити молекули цукрів, амінокислот і азотистих сполук, тобто молекули, з яких складаються білки, нуклеїнові кислоти і речовини – енергоносії групи аденозинтрифосфатозів¹ (αδενος – з грец. залоза, τρία – три і фосфатози). Внаслідок гравітаційного осадження органічні молекули опинилися у водному середовищі мілководної водойми, яким тоді був первинний океан.

¹ Аденозинтрифосфатози – група ферментів, що каталізують відокремлення від аденозинтрифосфатної кислоти одного чи двох залишків фосфатної кислоти зі звільненням енергії, яка використовується в процесах м'язового скорочення, бродіння тощо.

Водна товща захищала органічні молекули від згубної дії ультрафіолетових променів і від кисню, який їх також руйнує, надходячи внаслідок дегазації надр в атмосферу. Подальші перетворення привели до утворення фазово-відособлених систем – пробіонтів, а згодом і найпростіших клітин – проклітин, які вже мали властивості живого. Такі системи ще не були живими організмами, але досить близькими до них. Їх О. Опарін назвав коацерватами.

Коацервати мали оболонку, яка захищала їх від навколишньої так званої “урівноваженої рідини”. Вони могли руйнуватися, знову утворювати “рої” і, нарешті, ділитися – у разі досягнення певних розмірів. Такий процес одержав назву “коацервації”. Внаслідок взаємодії з довкіллям коацервати набули здатності вибірково поглинати необхідні їм речовини і виділяти ті, що їм не потрібні. Так за мільйони років пробіонти перетворилися в примітивні живі організми, які за допомогою генетичного коду передавали спадкову інформацію від предків до нащадків. Викладені вище міркування отримали підтримку багатьох учених, які дали їм назву гіпотези Опаріна-Холдейна¹ про походження життя на Землі. Дж. Бернал зазначав, що саме ця гіпотеза “вивела проблему походження життя із сфери чистих спекуляцій і започаткувала еру пошукових експериментів у галузі синтезу передбіологічних систем”².

Водночас “коацерватна теорія” (або гіпотеза Опаріна-Холдейна) містила “вужькі місця”, які підлягали критиці. Серед критиків слід назвати академіків В. Вернадського, М. Холодного, а також генетика М. Дубініна, кібернетика У. Ешбі, астронома Й. Шкловського та ін. Найбільшим недоліком було те, що, як і попередні гіпотези, її не вдалося підтвердити фактом абіогенного синтезу найпростішого організму в земних умовах. Вчені виконали тисячі експериментів. Окремим з них, зокрема американському вченому С. Міллеру, всередині ХХ ст. вдалося отримати молекули амінокислот, які утворюють

¹ Джон Холдейн молодший (1892–1964) – англійський фізіолог і генетик, який 1929 року виклав свої погляди на проблему походження життя у статті, зміст якої загалом збігався з раніше опублікованими поглядами на цю проблему О. Опаріна.

² Мороз С. А. Історія біосфери Землі: У 2 кн. К., 1996. Кн. 2. С. 84.

білки і є, на думку багатьох, основою життя. Для цього він проробив чимало дослідів на спеціальному приладі, який відтворював природні умови добіогенного періоду, для того, щоб довести можливість утворення найважливіших сполук з простих газів (водень, аміак, метан, водяна пара), необхідних для синтезу живих пробіонтів (зародків життя).

Коли дослідник нагрів суміш у нижній колбі, вона закипіла, перетворилася в газ, заповнила камеру, всередині якої була електрозапальничка. Згодом відбулася конденсація газової суміші на стінках камери, яка поволі стекла в нижню камеру. Цей процес продовжувався протягом тижня, після чого рідина була відібрана для аналізів. Таким чином вченому вдалося синтезувати три амінокислоти – сполуки, з яких утворюються білки.

Послідовники С. Міллера продовжили дослідження, провели безліч експериментів і отримали багато різновидностей амінокислот і навіть прості нуклеотиди, з яких складаються окремі блоки ДНК. Одержані результати переконують у тому, що весь білок (і не тільки білок) міг бути синтезований протягом кількох мільярдів років. Припускають, що могла би бути створена навіть ДНК з її тисячами точно розміщених атомів. Один раз виникнувши, вона могла себе репродукувати, тобто утворити свої власні білки та інші складні органічні речовини і розвинутися у самовідновну форму життя, наприклад, таку як клітина.

Щось подібне могло статися, але математична ймовірність створення таких складних речовин, як білок і ДНК внаслідок випадкового з'єднання хімічних елементів у “первинному бульйоні” нескінченно мала.

Таку ймовірність дехто порівнює з мавпою, яка друкує на друкарській машинці (комп'ютері): якщо мавпі дати достатню кількість паперу і дозволити друкувати протягом кількох років, то вона може видрукувати окремі слова, але ймовірність створити літературний шедевр прирівнюється практично до нуля. Отож амінокислоти можна порівняти до слів, але ДНК, без будь-якого сумніву, є природним шедевром.

Наступних кроків у напрямі до живого організму поки що нікому зробити не вдалося. Ця гіпотеза також не в змозі пояснити, як відбувся якісний стрибок від неживого до живого, коли з'явився генетичний код, який в змозі керувати спадковими ознаками.

Критика деякими вченими *субстанційного* підходу до вирішення проблеми походження життя ґрунтувалося на тому, що “головна увага дослідників була зосереджена на вивченні шляхів і механізмів абіотичного синтезу біологічно важливих високомолекулярних сполук, а також на моделюванні самоскладання найпростіших надмолекулярних структур”, а також не брали до уваги “самоорганізації систем, які неодмінно включають вузлові функціональні механізми” (П. Анохін, 1973).

Кібернетики, молекулярні біологи та генетики розглядають біологічні об’єкти як самокеровані системи, які існують завдяки внутрішньому стану та інформації, що надходить з довкілля. Головну увагу прихильники *функціонального підходу* приділяють організації живої системи та системній взаємодії життєвих процесів і розкриттю найзагальніших закономірностей, внаслідок яких з молекулярних структур синтезуються біологічні структури.

Для функціонального підходу найголовнішою є *поведінка* біологічної системи, а не її субстанційний склад. Така “функціонально-кібернетична концепція” з позиції квантової механіки обґрунтовує також структурну ієрархію біологічних систем. З цього приводу цікаві думки висловив академік А. Колмогоров (1964), що “життя є певним способом організації матерії”. А. Ленінжер (1974) вважав, що “здатність живих організмів до точного самовідтворення є властивістю, котру можна вважати воістину квінтесенцією стану, який ми називаємо життям”. На підпорядкованість абіотичних і біотичних систем одним і тим же законам неодноразово звертав увагу В. Вернадський. На його думку, “жива речовина... живе не випадково і не незалежно від біосфери, а є закономірним проявом її фізико-хімічної організованості”. Визначний математик М. Мойсеєв писав: “Виникнення життя є природним етапом саморозвитку матерії, однією з форм її самоорганізації. Межа між живою і неживою речовиною, мабуть, розмита, а багатоманітність форм самоорганізації матерії, можливо, містить відносно стійкі утворення, які важко віднести до живої чи лише неживої матерії”.

Дослідження дисипативних (лат. *dissipatus* – розкиданий) структур започаткував видатний бельгійський вчений російського походження І. Пригожин (1917–2003), що стало поштовхом для розвитку *енергетичного* підходу, тісно взаємопов’язаного з функціональним.

Його сутність зводиться до того, що дисипативні структури – це своєрідні просторові, часові або просторово-часові об'єкти матеріального світу, існування яких зумовлене періодичними процесами, що супроводжуються дисипацією (розсіюванням) фізичних систем і переходом упорядкованого руху в енергію руху хаотичного.

Такі системи досить поширені в природі. Вони існують завдяки енергії процесів, що з ними відбуваються, обмежені простором і часом, циклами й коливаннями навколо стаціонарних станів. Такі цикли, на думку відомого геолога С. Мороза (1996), “становлять основу нерозривної єдності процесу і структури – головної відмінності живого від неживого. Дисипативні структури вчені розглядають як можливі пробіонти”.

Отже, можемо констатувати:

по-перше, наука поки що не має достатніх знань для переконливого обґрунтування теорії про походження життя; сучасні знання дають змогу формувати гіпотези, а не теорію;

по-друге, знання, якими нині володіє людство, не дають змоги безоглядно сприймати ідеалістичні версії про походження життя на Землі;

по-третє, розв'язання цієї епохальної проблеми, очевидно, можливе поза окремо взятими підходами (субстанційним, функціональним, енергетичним, ідеалістичним) чи навіть їхнім поєднанням. Цілком можливо, що її вирішення варто шукати в інших площинах і підходах, зокрема в синергетичному¹ (*συνεργια* – з грец. спільна дія, *συνεργεῖ* – діючий розум), що може мати протилежний напрям пошуків – від наукового до езотеричного² знання.

Перші організми на Землі були *гетеротрофами* (*ἕτερος* – з грец. інший і *τροφή* – їжа), тобто такими, яким для життя потрібні готові органічні сполуки. Перші організми були *анаеробні*, тобто такі, що здатні жити винятково в безкисневому середовищі. Внаслідок збільшення біомаси первинних організмів вони могли вичерпати запаси

¹ Термін “синергізм” запровадив в науковий вжиток англійський фізіолог Ч. Шерінгтон, а поняття розробив німецький дослідник Г. Хакен (1980).

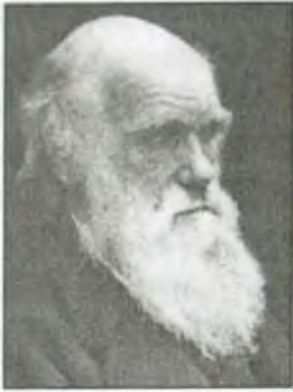
² *Езотеричний* – *ἑσωτερικός* – з грец. той, що містить внутрішній, глибинний або таємний, прихований зміст.

органічної речовини і спричинити загибель життя. Однак у боротьбі за існування природа подбала про виникнення *автотрофних* (*αυτός* – з грец. сам і трофі), тобто таких, що синтезують усі необхідні для їхнього життя речовини з неорганічних (води, повітря, ґрунту) за допомогою сонячного світла (фотосинтез) або енергії хімічних процесів (хемосинтез). Після виникнення життя це було наступне “епохальне” явище на шляху в мільярди років еволюції органічного світу, яке дало змогу організмам використовувати для життєвих процесів невичерпні запаси вуглекислого газу, води та сонячної енергії.

У процесі фотосинтезу зелені рослини почали інтенсивно виділяти кисень. І коли його концентрація досягла кількості, достатньої для дихання (за Л. Пастером – це 0,1 від нинішньої кількості), виникали *аеробні* організми (грец. повітря і життя), тобто такі, що здатні жити і розвиватися лише за наявності вільного кисню, та *факультативно анаеробні*.

Отже, еволюційний шлях організмів характеризується такими епохальними віхами: гетеротрофні пробіонти в анаеробних умовах – автотрофні фотосинтезуючі зелені рослини – вторинно гетеротрофні тварини з інтенсивним обміном речовин в аеробних умовах. В процесі тривалої еволюції первинні організми відіграли роль “паростка”, на основі якого розрослося “дерево життя”, зі всіма істотами, що населяли Землю колись і населяють її тепер.

Які механізми зумовлюють еволюцію? Згідно з теорією Ч. Дарвіна таких механізмів декілька. По-перше, особини одного виду все-таки мають незначні індивідуальні відмінності, які зумовлюють їхню подальшу мінливість. По-друге, одні з відмінностей є спадковими, а інші – набутими відповідно до можливостей природного доквілля (освітленість, родючість ґрунтів, водний режим тощо). По-третє, далеко не всі особини доживають до статевої зрілості та до розмноження виду. Отже, деякі генетичні ознаки певних особин надають їм більше шансів вижити, досягнути зрілості і залишити потомство порівняно з особинами, в яких ці ознаки слабше виражені або взагалі відсутні. Успадковані ознаки, що підвищують ймовірність виживання і розмноження, за даними П. Кемпа і К. Армса (1988), у наступних поколіннях трапляються частіше від тих, які ослаблюють біологічні властивості. Отже, природний відбір є єдиним головним чинником видоутворення.



Ч. Дарвін
(1809–1882)

Іншим важливим положенням теорії еволюції є те, що адаптивна здатність організмів до умов довкілля не є досконалою. Організми в процесі природного відбору намагаються перебороти цей недолік, що спричинює їхню еволюцію. Ч. Дарвін твердив, що еволюційні зміни відбуваються поступово, через тривалі проміжки часу.

Розвиваючи теорію Ч. Дарвіна, Е. Майр і Дж. Сімпсон висловили ідею про те, що еволюція деяких видів відбувається шляхом “переривчастої рівноваги”, згідно з якою види можуть існувати, не змінюючись протягом тривалого часу. Однак зміна довкілля або генетична мутація можуть зумовити стрімкі зміни в генетичному коді й спричинити утворення нового виду всього за декілька тисячоліть, що є коротким проміжком для такої події.

Отже, еволюція може відбуватися як повільними і рівномірними змінами нащадків стосовно предків, як зазначає Ч. Дарвін, так і стрибкоподібно, руйнуючи давно існуючі стабільні системи, на що звертає увагу Д. Гулд (1986).

Еволюційне вчення Ч. Дарвіна дало змогу сформулювати декілька важливих законів, закономірностей і принципів розвитку життя на Землі:

- *закон незворотності еволюції Ч. Дарвіна і Л. Долло.* Сутність його полягає в тому, що організми, які зникли, ніколи не повертаються до попереднього стану предків, якщо вони навіть опиняться в таких же умовах середовища, у яких були їхні предки;
- *принцип дивергенції (divergentio, з лат. розходження).* Означає розбіжності ознак в організмі однієї систематичної групи в процесі еволюції, що приводить до нового видоутворення;
- *принцип конвергенції (convergentio, від convergo – з лат. сходжусь, зближаюсь).* Означає виникнення рис подібності в будові й функціях у далеких за походженням організмів унаслідок їхнього пристосування до однакових умов довкілля.

Такими загалом є сучасні погляди на проблеми походження та еволюції життя.

3.2. Розвиток життя у криптозої

За даними палеонтологів, життя на нашій планеті триває 3,5–3,7 млрд років. Цей величезний “масив” часу за ознаками життя поділяють на два великі й різні проміжки, які називають еонами (*αιών* – з грец. ера, епоха): *криптозої* (*κρυπτός* – з грец. таємний, прихований і... життя) і *фанерозої* (*φανερός* – з грец. явний і... життя) (рис. 3.1).

Палеонтологія вивчає видовий склад викопних організмів, їхню морфологію та мінливість, визначає час існування та ареал виду, з'ясовує умови життя організмів та їхнє взаємовідношення з довкіллям, вирішує питання систематичної приналежності та еволюції, відтворює напрями розвитку тварин, рослин, грибів та мікроорганізмів.

В еволюції можуть виявлятися *паралелізм* (подібність організмів, що мають спільне походження, успадковане від спільних предків) і *гомеоморфія* (*ὁμοιος* – з грец. подібний, однаковий і *μορφή* – вид, форма) – значна схожість, іноді майже цілковита подібність двох або більше груп органічного світу (видів, родів, родин), не пов'язаних між собою безпосередньою спорідненістю.

Індивідуальний розвиток *організму* називають *онтогенезом* (*ὄντας* – з грец. ество і *γεννάω* – породжую), а *групи організмів* – *філогенезом* (*φύλον* – з грец. рід, плем'я і... породжую). Закони спадковості Г. Менделя разом із вище зазначеними законами, закономірностями і принципами є основою для аналізу розвитку органічного світу на нашій планеті – *біогенезу*.

У формуванні планети Земля вчені виділяють два найбільших етапи: астрономічний і геологічний.

Астрономічний етап характеризується відсутністю атмосфери, гідросфери та магнітного поля, а також значними потоками космічної речовини й енергії, падінням метеоритів, зокрема дуже великих, місячними амплітудами температур (від +170 до -170°C).

Для *геологічного* етапу характерна диференціація планетарної речовини з утворенням ядра, мантії і кори та формуванням оболонкової структури: спочатку двохоболонкової (земна поверхня й ат-

мосфера), потім трьохоболонкової (додається гідросфера) і, нарешті, чотирьохоболонкової (виникає жива речовина – цей найбільший феномен Сонячної системи).

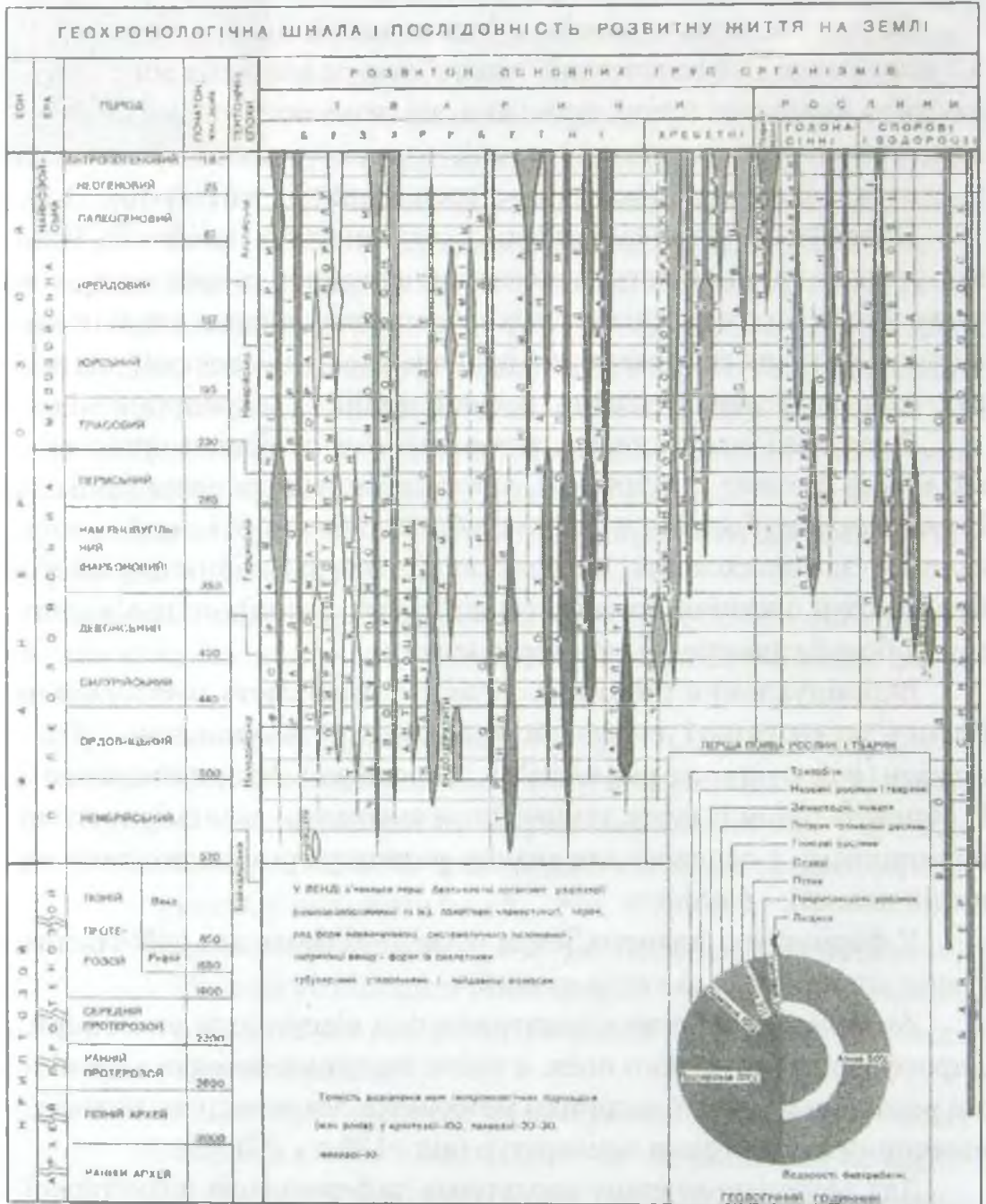


Рис. 3.1. Геохронологічна шкала і послідовність розвитку життя на Землі (ГЕУ, т. 1)

Геологічний етап триває вже понад 4 млрд років, а найпримітивніші організми існують на 200–300 млн років менше. Зазвичай, історія кожної науки передбачає її періодизацію. В історії еволюції життя на Землі виділяють два найбільших етапи, або еони: криптозой (тривав понад 3100 млн років) і фанерозой (триває 570 млн років).

Криптозой, або докембрій, об'єднує дві ери (ератеми, підео-ни): *архейську* (*ἀρχή* – з грец. початок, походження) і *протерозойську* (*πρότερο* – з грец. попередній, раніший і... життя). Учені вважають, що життя зародилося в архейській ері. Однак, зважаючи на те, що перші організми не мали ніяких скелетних утворень, від них майже не залишилося слідів. За мільярди років, що минули, породи архейського віку зазнали чималих змін, адже горотворчі метаморфічні та денудаційні процеси ніколи не призупинялися. Вони й зруйнували первинну біоту, проте не скрізь. На щастя, вченим у середині минулого століття вдалося віднайти неметаморфізовані гірські породи – так звані “кратони”, в яких виявлено рештки докембрійської біоти.

Ізотопний метод дослідження дав змогу виявити вік найдавніших слідів життя шляхом вимірювання ізотопного складу вуглецю – основного будівельного матеріалу живих істот. Американські фахівці за допомогою ізотопного методу дослідження визначили вік найдавніших слідів життя шляхом вимірювання ізотопного складу вуглецю – основного будівельного матеріалу живих істот. Американські фахівці Е. Баргхоорн, Дж. Шопф, С. Фокс, німецький палеонтолог Г. Пфлюг виявили своєрідні мікроскопічні еліпсо- та паличкоподібні тіла, яких вони вважають примітивними організмами – докембрійськими прокаріотами.

Знайдені прокаріоти, на думку І. Величка, “*мають досить складну організацію, а тому простіші організми могли виникнути близько 4,5 млрд років тому*”. Ці організми є бактеріями і синьо-зеленими водоростями. Вони жили у воді, і вода їх захищала від пагубної дії ультрафіолетових променів. Саме тому море могло стати “колискою життя”. Дж. Бернал з цього приводу зазначав, що “*життя є похідною води*”. Правда, академік М. Холодний мав іншу думку: “*... Не вода, а поверхня первісних гірських порід, вкрита тонким шаром мулу та межуюча безпосередньо з атмосферою, була колискою життя на*

Землі та першим місцем мешкання найстійкіших і здатних до подальшого розвитку архебонтів”.

В архейську еру відбулися значні події в еволюції органічного світу – ароморфозі¹ (αῖρω – з грец. піднімаю і морфоз):

- розвиваються прокаріоти (πρό – з грец. попереду, раніше і κάρυον – горіх, ядро);
- виникли автотрофні організми – зелені фотосинтезуючі рослини, які збагатили киснем атмосферу і гідросферу;
- виник озоновий горизонт в атмосфері;
- живі організми перебралися на суходіл;
- виник статевий процес і комбінативна мінливість;
- виникли багатоклітинні організми – еукаріоти (εὖ – з грец. добре, і горіх).

Між прокаріотами й еукаріотами, як зазначав О. Топчієв (1996), *“існує еволюційна пропасть, адже перші з них – “безсмертні” організми дуже просто влаштовані, розмножуються поділом і тому зберігають свої функції і структуру протягом 3,5 млрд років..., а другі смертні – вони мають здатність розмножуватися статевим шляхом і, утворюючи нові гени, таким чином, вдосконалювати свою інформацію про довкілля від покоління до покоління”.* Завдяки цим подіям підготовлено шлях для наступних прогресивних кроків еволюції життя на Землі.

У протерозойську еру життя продовжує існувати здебільшого в морі, але панівне становище займають не синьо-зелені, а багатоклітинні зелені водорості. У них з’являється диференціація тіла, що зумовило збільшення поверхні, відбувається ліпше всмоктування води і поживних речовин. Фауна протерозою малочисленна, але вже існують усі типи безхребетних.

Найсуттєвіші події цього часу:

- поява двобічної симетрії та інша диференціація тіла;
- виникнення плоских і круглих червів;
- виникнення членистоногих;

¹ *Ароморфоз* – один з напрямів еволюції організмів, який характеризується ускладненням загальної будови і функцій організмів, розвитком пристосувань, розширенням ареалу проживання. У науковий вжиток термін запровадив О. Северцов.

- виникнення голкошкірих;
- виникнення найдавніших хордових – безчерепних, представником яких в сучасній фауні є ланцетник.

У вологих місцях суходолу в цей час пристосовуються до життя бактерії, синьо-зелені водорості, найпростіші з тварин. Ці організми стали першими ґрунтотворцями – фундаторами педосфери (*πέδος* – з грец. ґрунт і... сфера). Зауважимо, що питання стосовно часу заселення живими організмами суходолу є дискусійним. Деякі вчені вважають, що це відбулося дещо пізніше – в кембрійський період.

3.3. Розвиток життя у фанерозої

Фанерозою поділяють на три ери (ератеми, підеони): палеозойську, мезозойську і кайнозойську. Палеозойська ера – найтриваліша у фанерозої (почалася 570, а закінчилася – 235 млн років тому). На початку ери – в *кембрійський* період – життя домінувало у водному середовищі. З фауни найпоширенішими були трилобіти й археоціати, а також брахіоподи, радіолярії, кишковопорожнинні, черви, молюски, голкошкірі й ракоподібні. Значного розвитку набули бурі й зелені водорості, які сягали великих розмірів.

Згодом у *силурі* (за деякими даними в *ордовіку*) в популяціях цих водоростей, що поширилися на пересихаючі наземні водойми, сформувалися тканини, характерні для наземних рослин – псилофітів (*ψιλός* – з грец. голий і... фіти). Псилофіти – збірна назва, це невеликі рослини від 0,5 до декількох метрів висоти зі стебловою наземною частиною і коренеподібними ризоїдами.

Ось як описують фахівці псилофіт *девонського* віку, знайдений на Тіманському півострові на початку 80-х років минулого століття і названий “лудоватія незвичайна”: “*Природа залишила портрет дерева, що росло 350 млн років тому на березі Баренцевого моря: діаметр ствола – близько 10 см, висота 4–5 м, по боках гілки без листків і квітів. На стеблах – горошинки – спорангії, у яких визрівали спори (листя, корінь, квітка, насіння – появилися через мільйони років)*”.

Корінь і листок формуються в девоні. Першими листостебловими були мохи. Від псилофітових утворилися вищі спорові рослини – плауни, хвощі, папоротеві, а перед ними (очевидно в *силурі*) – гриби, які

значно посилили ґрунтотворення. Раніше в *силурійських* морях поряд з грибами, моллюсками, кишковопорожнинними та іншими “довгожителлями” виникають такі хордові, як кистепері риби й акули, а також скати. Першими наземними хордовими тваринами вважають давніх земноводних, нащадків кистеперих риб – стегоцефалів (*στενός* – з грец. вузький і... *κεφαλή* – голова). *Девонський* період називають “*періодом риб*”. Серед рослин, зокрема папоротеподібних, особливо поширеним був археоптерис (не ототожнювати з першоптахом археоптериксом), тому й девонську флору називають *археоптерисовою*. Із середини девону поверхня Землі починає покриватися лісами.

Органічний світ *кам'яновугільного періоду* (карбону) розвивається активно як у морі, так і на суходолі, який покривається лісами. Ліси й болота стають середовищем для земноводних – *стегоцефалів*. За багатством болотної рослинності і за давніми земноводними цей період називають “*періодом земноводних*”. Сприятливий, тобто теплий і вологий клімат, багатство вуглекислого газу в атмосфері сприяли розвиткові древніх форм папоротеподібних, які сягали 30 м висоти, а рослинність була сприятливим середовищем для розвитку наземних членистоногих: павуків, скорпіонів, тарганів, бабок (розмах крил деяких видів сягав 1 м). Наприкінці карбону стегоцефали дали початок першим *плазунам* (*рептиліям*), які мали ліпші пристосування до життя на суходолі (роговий покрив, розмноження яйцями, тощо, що дало їм змогу поширюватися не тільки на берегах водойм (земноводні), а й проникнути в глибину континентів.

На початку *пермського періоду* стегоцефали були широко поширені, але згодом почали швидко зникати, а на їхньому місці поширювалися плазуни, травоїдні форми яких сягали 3 м висоти (перетазаври). Наприкінці пермі вимерло багато морських видів, в тому числі представників голкошкірих, останні трилобіти, багато давніх риб і хордових. Наземна флора пермі збідніла порівняно з карбоном і відрізнялася від неї хвойними видами, а також цикадовими, гінгковими та іншими голонасінними.

Отже, палеозойська ера, що тривала 335 млн років, була надзвичайно продуктивною щодо видоутворення і не менш продуктивною стосовно вимирання багатьох видів, що не змогли пристосуватися до змінених природних умов.

Мезозойська ера (ератема, підеон) тривала 169 млн років (235–66 р. до н. е. Мезозой складається з трьох періодів: триасового, юрського і крейдового. У *триасовому періоді*, який тривав 50 млн років, біота характеризується перехідними рисами від палеозойської до мезозойської. Перехід цей був поступовим, без катаклізмів. У триасі ще трапляються деякі групи палеозойської фауни – брахіоподи, амфібії, звіроподібні рептилії. Водночас починає свій розвиток, а згодом і домінує типова мезозойська фауна, найяскравішим представником якої стають *цератиди*. У розвитку цих морських тварин простежуються підйоми (наприкінці триасу налічують 450 видів) і спади, аж до цілковитого вимирання наприкінці триасу. Розвиваються справжні амоніти, продовжують розвиватися белемніти, двостулкові молюски, а також з'являються шестипроменеві корали.

Мезозой називають “*ерою плазунів*”. У морях панують іхтіозаври і плезіозаври, а наприкінці – мезозаври – морські хижаки, які сягали 20 м довжини. У прибережній зоні панують найдавніші крокодили й черепахи. Рептилії, як травоїдні, так і хижаки, в цей час досягають 5-метрової висоти. Деякі динозаври з ящеротазових завойовують не тільки суходіл, а й повітряний басейн. Так птерозаври мали розмах крил до 15–21 м. З пізнього триасу ведуть свій родовід ссавці, а з *юрського періоду* – першоптахи (Archaeopteryx) (рис. 3.2).

У *крейді* вперше з'являються змії, розвиваються риби, а наприкінці крейдового періоду ссавці набувають високоорганізованих плацентарних форм, як і птахи, що стають досконалішими і наближаються до сучасної орнітофауни.

Суттєвою ланкою у цілісному образі “дерева життя” стала одна з найпримітивніших амфібій – іхтіостега (Ichthyostega), знайдена в 1948 р. у девонських відкладах Грен-



Рис. 3.2. Археоптерикс – найдавніший з відомих птахів (реконструкція Р. Флінт)

ландії. Вона настільки подібна до девонських риб, що лише кінцівки засвідчують її приналежність до наземних тварин. Це свідчить про безпосередній еволюційний зв'язок між рибами і земноводними.

Інша зв'язувальна ланка – археоптерикс (*Archaeopteryx*) – найпримітивніший з відомих нам птахів, уперше знайдений 1861 року в юрських верствах Німеччини. Цей першоптах є проміжною ланкою між плазунами і птахами. Його вважають птахом лише тому, що покритий пір'ям.

Деякі ланки еволюційного ланцюга виявилися значно тривалішими, ніж це раніше доводили вчені. Зокрема, 1938 року рибаки в Індійському океані біля о. Мадагаскар спіймали дуже велику й дивну на вигляд рибу, яка одержала назву “целакант”. Ця риба зі своєрідними кистеперими плавниками була добре відома палеонтологам у викопному стані і траплялась у гірських верствах від девонського до крейдового періодів. Її вважали вимерлою ще до початку кайнозою. Відкриття живого целіканта (інша назва латимерія) продовжило історію цього виду ще принаймні на 70 млн років. Саме риб цього роду вважають найближчими родичами земноводних.

Флора, як і фауна, поступово змінюється від палеофітної до мезофітної. Зникають кордаїти, каламіти, насінні папоротники. На початку ери визначальними є голонасінні: хвойні, гінгкові, цикадові, а також папоротеподібні (рис. 3.3). У *крейдовому періоді* панівні позиції займають *покритонасінні*, які з'явилися на початку цього періоду.

Межа між крейдовим і палеогеновим періодами дуже різка. Вона характеризується вимиранням динозаврів. Водночас різко зменшується кількість видів фораменіфер, морських їжаків, кістисих риб, вмирає більшість коралів. З невідомих причин зникає понад 3/4 видів рослин і тварин. Причини цього наймасовішого вимирання вчені з'ясовують протягом декількох століть, висувають космічні, кліматичні, тектонічні, палеогеографічні гіпотези, які дотепер не можуть достатньо аргументувати це феноменальне явище.

Кайнозойській ері (ератема, підсона), яка триває й сьогодні, 66 млн років. Тектонічні, геологічні й кліматичні процеси сформували такі фізико-географічні умови, в яких головну роль відіграють серед тварин ссавці і птахи, а серед рослин покритонасінні або квіткові. На-



Рис. 3.3. Рослинність мезозойської ери (реконструкція Р. Флінт)

прикінці цієї ери з'явилася людина, яка тепер стала важливим (якщо не найважливішим) чинником зміни природного доквілля.

Кайнозойську еру поділяють на три періоди: палеогеновий, неогеновий і четвертинний. Палеоген і неоген до 60-х років XX ст. об'єднували в єдиний третинний період, протягом якого формувалася арктотретинна флора. Саме її вважають попередницею сучасних тропічної, субтропічної і помірної рослинностей північної півкулі.

Для кайнозойської ери характерний *альпійський орогенез*, що охопив Євразію і Америку. Гірські системи Альп, Карпат, Кавказу, Паміру, Гімалаїв зайняли акваторію теплового серединного океану Тетіс. Літосферні плити зайняли положення, близьке до сучасного, і стали фундаментом у розподілі океану і суходолу.

Протягом *палеогену* суходіл покривали тропічні й субтропічні ліси, які завдяки дослідженням українського палеоботаніка, академіка А. Криштофовича (1885–1953) названі "полтавською флорою". Полтавська палеогенова флора складалася з магнолій, пальм, вічнозелених дубів і буків, евкаліптів, фікусів, камфорних лаврів, хлібного і гранатового дерев та інших видів і родів. Північні материки в той час були з'єднані суходільними мостами, тому у флорі трапляють-

ся північноамериканські види, такі як секвоя, болотний кипарис, а також гінкго, ліквідамбар, протейні. Північніше помірних широт аж до островів Шпіцбергена і Гренландії поширилися листопадні широколистяні ліси, у яких траплялися й субтропічні види.

У фауні палеогену з мікроорганізмів широке поширення мали фораменіфери – нумуліти, раковини яких утворюють багатометрові (декілька десятків метрів) відклади. Двостулкові і червононогі молюски, морські їжаки і раки-остраподи, кісткові й хрящові риби населяють солоні й прісноводні водойми. Серед хребетних – ссавці і птахи (беззубі) зайняли панівне становище. Земноводні та плазуни були нечисленними: відомі лише гігантські саламандри, жаби, черепахи, ящірки, крокодили та гадюки (рис. 3.4).

Наприкінці палеогену почалося похолодання, яке стало причиною витіснення полтавської субтропічної флори широколистяними листопадними лісами, що одержали назву “тургайської флори”. Вона поширилася на території всього сучасного помірного поясу – від Середземномор’я до Далекого Сходу.



Рис. 3.4. Дерево життя найбільш відомих груп тварин (Р. Флінт)

В горах з’явився пояс темнохвойної тайги, який з похолоданням розширювався. У перезволожених низовинах росли “бурштинові ліси” з болотного кипариса, секвої і ліквідамбара, окам’янілу смолу яких знаходять від берегів Балтійського моря до Українського Полісся.

Стосовно морської фауни, то в *неогені* розвивалися ті ж групи, що і в палеогені. З морських ссавців трапляється кит. Примітивні форми наземних ссавців (давні хижакі, великі непарнокопитні, парнокопитні та інші) вимирають. Панівне становище займають ті родини й роди хижаків, хоботних та копитних, які продовжують існувати в наш час. Це давні ведмеді, антилопи, бики,

жирафи, слони, вівці, кози. Всі вони з'явилися на початку неогену – в ранньому міоцені. Наприкінці міоцена і в ранньому пліоцені з'являються людиноподібні мавпи, гіпопотами, олені, справжні коні, мастодонти, слони, шаблезубі тигри. Найважливішою особливістю пізнього пліоцену є виникнення представників роду *Ното* – людини.

Останній період кайнозою – *четвертинний* (Ж. Денуайс, 1829), або *антропогенний* (А. Павлов, 1922), триває за різними даними від 3,3 до 0,7 млн років (у цей час прийнято вважати 1,8 млн років). Його особливості є такі (К. Владимирська та ін., 1985):

- поява і розвиток людини та її матеріальної культури;
- різкі й багаторазові коливання клімату, що призводили до зледенінь і потеплінь великих регіонів зі всіма наслідками для живої й неживої природи;
- планетарні зміни рівня Світового океану, його трансгресії і регресії та наслідки цих змін.

Похолодання спричинили пристосування органічного світу до екстремальних умов. Флору і фауну зледеніння витісняли у південніші широти. Так було втрачено велику кількість видів, зокрема хвойних, вижили сосна (*Pinus*), ялиця (*Abies*), яловець (*Juniperus*) та ін. На Волино-Поділлі, південних схилах Східно-Європейської височини, півдні Уралу в захищених місцях-схованках, які назвали *рефугіумами* (*refugium*, лат. – сховище), збереглися від наступу максимального Дніпровського зледеніння представники арктотретинної флори.

До складу фауни в цей холодний і засушливий період належали лише пристосовані до таких умов тварини: мамонт, північний олень, шерстистий носоріг, вівцебик, песець, лемінги, біла куріпка. Південніше від прильодовикової холодної зони простяглися зони лісостепу і степу, для яких характерними були такі стадні тварини, як олені, коні, бізони, сайгаки, навіть верблюди.

Танення льодовика, спричинене глобальним потеплінням, стало причиною розселення загнаної зледенінням у рефугіуми теплолюбної флори і фауни. Арктоальпійські види зайняли гірські системи півдня Європи, а також високі широти сучасної тундри і лісотундри. Окремі види, такі як чорниця (*Vaccinium myrtillus*), буяхи або лохина (*Vuliginosum*), тирлич (*Gentiana*), жовтець (*Ranunculus*), калюжниця (*Caltna*), бедронець (*Pimpinella*), зуміли пристосуватися до нових

кліматичних умов і зайняти екологічні ніші в рівнинних і гірських ландшафтах.

У 1982 році більшість фахівців визнали, що тривалість *антропогену* – 1,8 млн років. За цей час людина “пройшла” складний шлях еволюції (рис. 3.5) від людиноподібної мавпи (рамапітека) до сучасної розумної людини (*Homo sapiens*). З початку *голоцену*, який триває 10 тис. років, панує сучасна людина, яка, на думку Р. Флінта (1978), “несе відповідальність, обов’язок не тільки за власну долю, а й за інших людей, інших живих істот і природних процесів, що відбуваються на Землі – обов’язок захистити наше довкілля від розрухи. Здатність бути відповідальним, якою з усіх живих істот наділена лише людина, може, і є головна ознака того, що ми називаємо цивілізацією”.

Розглянувши погляди на проблему виникнення життя на Землі і його тривалу еволюцію від найпримітивніших до сучасних представників, ми маємо обґрунтовані підстави ознайомитись з сучасною мегасистемою органічного світу.



Рис. 3.5. Мисливці кам'яного віку полюють на тварин за допомогою вогню (Р. Флінт, 1978)

Запитання для контролю і самоконтролю

1. Як пояснювали феномен походження життя на Землі стародавні вчені?
2. Що спростовували своїми експериментами такі вчені, як Ф. Реді, Л. Спалланцані, Л. Пастер?

3. У чому сутність гіпотез “панспермії” та “радіопанспермії”? Назвіть авторів цих гіпотез.
4. З'ясуйте обґрунтовані й необґрунтовані аспекти гіпотези Опаріна-Холдейна про походження життя на Землі.
5. У чому полягає сутність різних підходів щодо розуміння проблеми про походження життя ?
6. Який висновок можна зробити про сучасний стан вивчення проблеми виникнення життя на Землі?
7. Назвіть найважливіші механізми та віхи еволюції життя на Землі.
8. Як поділяють час, протягом якого існує життя на Землі?
9. Охарактеризуйте особливості життя в архейську та палеозойську ери.
10. В який період і які організми першими поселилися на суходолі?
11. Назвіть характерних представників мезозойської ери.
12. З якого часу ведуть свій родовід ссавці?
13. Коли виникли покритонасінні рослини?
14. Які визначні події відділяють кайнозойську еру від мезозойської?
15. У якому періоді існували “полтавська” і “тургайська” типи флор?
16. Коли виникли примати (предки людини) і сама людина (*Homo sapiens*)?

Тематична література

- Будыко М. И.* Эволюция биосферы. Л., 1984.
- Вернадський В. І.* Вибрані праці. К., 1969.
- Войткевич Г. В.* Возникновение и развитие жизни на Земле. М., 1988.
- Голубец М. А.* Актуальные вопросы экологии. К., 1982.
- Грант В.* Эволюционный процесс / Пер. с англ. М., 1991.
- Историческая геология с основами палеонтологической / *Е. В. Влади пирская, А. Х. Кагарманов, Н. Я. Спасский и др.* Л., 1985.
- Кэри У.* В поисках закономерностей развития Земли и Вселенной: История догм в науках о Земле / Пер. с англ. М., 1991.
- Мороз С. А.* Історія біосфери Землі: У 2 кн. К., 1996. Кн. 2.
- Николис Г., Пригожин И.* Познание сложного / Пер. с англ. М., 1990.
- Николов Т. Г.* Долгий путь жизни / Пер. с болг. М., 1986.
- Опарин А. И.* Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. 2-е изд., доп. М., 1968.
- Топчиев О. Г.* Геоэкология. Одесса, 1996.
- Флинт Р.* История Земли / Пер. с англ., М., 1978.
- Шкловский И. С.* Вселенная, жизнь, разум. М., 1987.

4. МЕГАСИСТЕМА ОРГАНІЧНОГО СВІТУ ЗЕМЛІ

Протягом життя людина стикається з незначною частиною величезного розмаїття живих організмів. Рослин, тварин, грибів й мікроорганізмів, що утворюють все біорізноманіття, налічують понад два мільони видів. Яким чином ця велика кількість живих організмів співвідноситься між собою, як формує філогенетичні ряди, яка їх кількість? На ці запитання шукає відповіді наука, що має назву систематика (*συστηματικός* – з грец. упорядкований). *Систематика, або біосистематика, – це наука, головним завданням якої є опис і впорядкування існуючих та вимерлих видів, їхній розподіл (класифікація) на певні систематичні групи (таксони) та обґрунтування природної системи органічного світу.*

Систематика має важливе пізнавальне, природоохоронне й прикладне значення. По-перше, кожний біологічний вид, що сформувався в процесі тривалого розвитку, є неповторним творінням природи з притаманними лише йому властивостями та хімічним складом. Вид, який зникне, ніколи не відновиться і є великою втратою для генофонду. По-друге, вченим завжди легше вивчати обмежену кількість видів, ніж усю їхню різноманітність. І по-третє, науковці одностайні в тому, що оберігати потрібно не лише ті види, які зникають, а все видове біорізноманіття. А щоб берегти, потрібно знати **що, де і як** берегти.

Отже, доцільність класифікації живих істот, виявлення родинних зв'язків між ними значно спрощує їхнє дослідження, використання й охорону.

Систематика вирішує такі найважливіші завдання:

- побудова такої системи органічного світу Землі, яка найкращим чином відображала б родинні та еволюційні зв'язки між організмами;
- вивчення нових, ще невідомих науці видів, зокрема вимерлих форм;

- з'ясування шляхів еволюції, видоутворення та вимирання живих організмів.

“Систематика є водночас і фундамент, і вінець біології, її початок і кінець. Без систематики ми ніколи не зрозуміємо життя в його дивовижній чарівності, що виникло внаслідок тривалої еволюції”. Ці слова належать відомому геоботаніку і систематику А. Тахтадж'яну.

4.1. З історії систематики живих організмів

Незаперечний факт, що систематика виникла з потреб практики. У найдавніші часи людина, збираючи ягоди і плоди, полюючи на тварин, вибирала корисні з них і уникала отруйних, шкідливих і небезпечних. Таким чином виникла потреба відрізняти одні організми від інших і давати їм певні назви. Інформацію передавали від покоління до покоління усно, тобто “з уст в уста”. Саме тому древні епоси, саги, думи багаті відомостями про живі істоти, їхні особливості, поведінку тощо.

Давньогрецький вчений Аристотель був одним з найперших дослідників, який прагнув створити наукову систему тваринного світу. Він на підставі протилежних ознак (кровоносні – безкровні, крилаті – безкрилі) виділив декілька груп тварин. Проте, наприклад, кажани, птахи і метелики, які мають суттєві морфологічні й фізіологічні відмінності, опинилися в одній групі. Ще один суттєвий недолік системи Аристотеля полягав у тому, що поряд з напрочуд точними описами тварин, які він виконував особисто, у нього знаходимо описи фантастичних істот, яких ніхто не бачив, але чув про них від інших оповідачів, очевидно, здатних фантазувати. Всього Аристотель описав 482 види тварин.

Одна з найперших спроб класифікувати рослин належить Теофрастові. Він на підставі даних про будову різноманітних органів описав понад 500 рослин. У своїх працях Теофраст наводить класифікацію середземноморської флори, в якій виділяє декілька груп рослин, зокрема, дерева, чагарники, напівчагарники, трави. У кожній з груп визрізняє листопадні й вічнозелені, культурні й дикорослі, квіткові й ті, що не утворюють квітів, харчові, лікарські та медоносні рослини. Така класифікація була штучною і не відображала при-

родної близькості між рослинами. Теофраста називають “*батьком ботаніки*”.

Багатий матеріал про рослин і тварин зібрано у період розквіту Римської імперії. Зокрема, у творах Плінія Старшого (I ст. до н. е.) описано тисячу рослин. Особлива увага приділяється лікарським і плодовим. Грецький лікар Діоскорид (I ст. після н. Христа) у праці “Про лікарські засоби” описав понад 500 видів лікарських рослин.

Протягом перших століть нової ери кількість відомих рослин значно збільшується. У середньовіччі з’являються так звані “Травники” – друковані твори, у яких поряд із зображенням рослини міститься опис її зовнішнього вигляду та властивостей, звісно, латинською мовою. Описи були великі й безсистемні, тому розібратися в них було дуже складно. Ще складніше було порівняти такі описи між собою.

Наприкінці XV і особливо в XVI ст. в епоху Великих географічних відкриттів простежується швидкий розвиток різноманітних наук, зокрема опис нових видів живих істот. З усіх кінців світу привозили невідомі рослини й тварини, для яких створювали ботанічні сади та звіринці. Вважають, що перший ботанічний сад у Європі створив Матвій Сільватік в італійському місті Салерно 1309 року. Ботанічні сади наукового значення також започатковані в таких містах Італії, як Падуя (1525) та Піза (1544).

На початку XVI ст. Л. Гіні віднайшов спосіб збереження рослин шляхом їх висушування між листками паперу і цим започаткував *гербаризацію рослин*. Це сприяло розширенню ботанічних досліджень, давало змогу порівнювати рослини, зібрані в різних країнах і в різний час, обмінюватися ними з ботанічними садами університетів, формувати гербарії, або як їх тоді називали “сухі сади”. Зібраний великий фактичний матеріал з різних континентів потребував наукового узагальнення.

Першою штучною системою рослинного світу стала система італійського ботаніка А. Чезальпіно, опублікована 1583 року у Флоренції під назвою “16 книг про рослин”. Автор описав 1000 рослин, з яких 840 квіткових. У побудові системи він використовує різні ознаки плодів, насіння, але вважав, що ознаки вегетативних органів не можуть бути підставою для класифікації тому, що вони надто мінливі. Важливо й те, що А. Чезальпіно вперше відійшов від прагматичного,

господарського підходу. Класифікуючи рослини, він спирався на об'єктивні ознаки, властиві рослинам. Отже, незважаючи на штучність цієї системи, за її допомогою вдалося виявити деякі родинні зв'язки між рослинами, зокрема, на родовому рівні.

У XVII ст. звернули увагу на необхідність складання коротких і чітких описів рослин та їхніх назв. Систематизація зібраного матеріалу потребувала саме таких описів рослин і тварин. Особлива заслуга у формуванні коротких описів належить К. Баугіну (1560–1624), який п'ятнадцятьма-двадцятьма словами охарактеризував понад 6000 видів рослин. Назва рослини складалася з двох частин, що свідчить про інтуїтивне розмежування ним роду і виду.

Поняття “виду” вперше визначив англійський вчений Джон Рей (1628–1705). Він же висловив думку про те, що види достатньо постійні, але не є незмінними. Дж. Рей вперше розділив квіткових рослин на *одно-* і *дводольні*. Поняття “роду” вперше сформулював французький вчений Ж. Турнефор (1656–1708), який також застосував бінарну назву організмів.

Завершує створення штучних систем видатний шведський вчений К. Ліней. Він, відкинувши попередній поділ рослин на дерева, чагарники і трави, будує свою систему за морфологічними ознаками статевих органів рослин (*тичинок і маточок*) і створює власну систему класифікації рослинного і тваринного світу.

Усі відомі на той час рослини К. Ліней поділяє на 24 класи. У 23 класи він об'єднує насінні рослини, які називає *явношлюбними*, а в 24-й – спорові рослини, назвавши їх *таємношлюбними*. (На той час процес запліднення цих рослин ще був невідомий). Перші 13 класів учений виділяє на підставі кількості тичинок у квітці, а саме: перший клас – *однотичинкові*, другий – *двотичинкові*, третій – *тритичинкові* – і так до 13-го класу. Наступні 14-й і 15-й класи він виділяє за відмінностями в довжині тичинок і далі для кожного класу визначає різні ознаки. До 23-го класу зачисляє так звані “багатошлюбні” рослини, в яких на одній особині є різностатеві квітки. До цього класу, зокрема, належить усім нам відомий ясен звичайний (*Fraxinus excelsior* L.).

Система К. Лінея спростила вивчення рослин. Цьому сприяли короткі й чіткі описи, побудовані за єдиним планом. Учений залгодив у науковий вжиток близько тисячі нових термінів і понять,



Карл Ліней
(1707–1778)

якими користуємося й тепер. Особисто К. Ліней описав понад 1500 нових видів рослин. Він виявив чітку підпорядкованість між такими систематичними категоріями як царство – клас – порядок – рід – вид. У 1753 р. опубліковано працю К. Лінея “Види рослин” (*Species plantarum*), у якій описано 10 тис. видів рослин. Тому літера L. досить часто “супроводжує” латинські назви живих організмів, що означає пріоритет ученого щодо введення в систематичну номенклатуру певної рослини або тварини.

Незважаючи на величезний внесок, зроблений К. Лінеєм у систематику живих організмів, його система була штучною. Така природна група рослин, як злаки, була розміщена в різних класах. А до третього класу рослин, куди було зачислено більшість злаків, належала верба (рід *Salix* L.), багато видів якої мають три тичинки.

К. Ліней усвідомлював недоліки своєї системи і наприкінці життя створив природну систему, яка, загалом, відображала зв'язок “потомків з предками”. Вона складалася з 67 порядків, більшість яких збігається з нині прийнятими родинами. Однак більшість сучасників К. Лінея не змогли належно оцінити цієї праці, тоді як його штучна система отримала всезагальне визнання й широке поширення.

Створення природних систем належить дослідникам наступних поколінь. Цей період розпочинається виходом у світ 1789 року праці французького ботаніка Антуана Жюсьє (1748–1836) “Роди рослин”. Дядько Антуана Жюсьє – Бернард Жюсьє – багато років був директором королівського ботанічного саду у Версалі. Він розсадив рослини на грядках за новою системою. Обґрунтування системи викладено в каталозі, який опубліковано вже після смерті автора. Звісно, що А. Жюсьє у своїй праці скористався досвідом і працею Б. Жюсьє. Він розподілив відомі йому 20 тис. видів рослин на 100 порядків. Виділення родин ґрунтувалося на об'єктивних ознаках квіток, суцвіть, плодів, насіння тощо. Родини об'єднані в 15 класів. Багато класів рослин виявилися штучними, але родини в абсолютній більшості залишилися природними і збереглися малозміненими в нинішніх класифікаціях. Отже, система класифікації рослин А. Жюсьє відіграла

важливу роль у розвитку наукової систематики, оскільки відображала родинні зв'язки між систематичними таксонами.

Серед інших природних класифікацій ХІХ ст. добре відома система швейцарського ботаніка О. Декандоля, опублікована в двотомній праці “Спроба природної системи” (1817–1821).

Родинні зв'язки між явно- і таємношлюбними рослинами з'ясував В. Гофмейстер. Після цього чітко визначилося й місце голонасінних між папоротеподібними й квітковими рослинами. Водночас учені щораз частіше звертаються до питання про зміну видів. Найвиразніше про це висловився Ж. Ламарк (1744–1829), який вважав, що зміну видів зумовлюють зміни природного довкілля і що ці зміни відбуваються “за законами природи, а не внаслідок втручання чуда”.

Корінний перелом у всіх галузях природознавства і насамперед у біології відбувся після опублікування праці Ч. Дарвіна “Походження видів...” (1859). Еволюційна теорія стала науковим підмурком філогенетичної системи класифікації, дала змогу обґрунтувати розвиток організмів від найпростіших до сучасних, простежити філогенез живої природи на нашій планеті.

З пізніших систем великою популярністю користується система визначного німецького систематика А. Енглера (1844–1930), вперше опублікована 1887 року. Це єдина система того часу, яка детально розроблена до родів, а в окремих випадках і до видів рослин. За цією системою розміщені рослини майже в усіх гербаріях світу. Ця праця вченого перевидавалася 12 разів.

Із сучасних систематиків варто назвати ім'я А. Тахтадж'яна (1910–1998), який розробив філогенетичну систему квіткових рослин, що отримала широке визнання як “система Тахтадж'яна”. Для побудови цієї системи вчений використав не тільки морфологічні, а й цитологічні, біохімічні, фізіологічні та інші критерії. Популярною серед учених є його праця, присвячена флористичному районуванню суходолу – “Флористичні області Землі” (1978).

Поняття про вид. З часів К. Лінея основними одиницями (таксонами) біологічної систе-



А. Тахтадж'ян
(1910–1998)

матики вважають рід (genus) і вид (species). Проте в біологічній науці досі немає чіткого однозначного поняття виду. “На жаль, – писав А. Тахтадж’ян, – вид, як і всі інші таксономічні категорії, важко піддається точному логічному визначенню. Водночас вид є основною одиницею філогенетичної класифікації і найважливішою таксономічною категорією не тільки систематики, а й всієї біології”.

Вид слід розуміти як популяцію, що розрослася в межах ареалу, в якій всі особини морфологічно подібні і фізіологічно близькі між собою, вони можуть вільно схрещуватися і давати здорове потомство. Отже, кожний вид чітко відособлений від іншого, навіть найближчого виду морфологічними і фізіологічними ознаками й ареалом. З огляду на це вирізняють три основних критерії стосовно означення виду: морфологічний, фізіологічний і географічний.

Морфологічний критерій свідчить про те, що вид є популяцією, особини якої подібні між собою так, як нащадки одних і тих же предків. Фізіологічний критерій ґрунтується на особливостях популяцій, особини яких здатні схрещуватися й обмінюватися генами, мають єдину спадкову основу, дають здорове потомство, характеризуються збігом біологічних ритмів у тварин і фенологічних фаз у рослин.

Географічний критерій засвідчує об’єднання всіх особин виду спільним геопростором – ареалом. Неоднорідність абіотичних чинників стосовно впливу на особини певної популяції зумовила формування в різних частинах ареалу внутрішньовидових категорій: *підвиди, географічні раси й екоטיפи*. Між цими категоріями наявні складні й багатовекторні зв’язки.

Зазначимо, що в рослинництві широко поширене поняття *сорт* (лат. *sortis* – частина, різновид), а в тваринництві – *порода*. Сорт (культivar) – *це виведена шляхом селекції (лат. selectio – добір) форма (різновидність) культурної рослини, якій властиві в конкретних умовах певні біологічні та господарські властивості, здатні передаватися спадково*. Порода у тваринництві – *це виведена шляхом селекції група свійських тварин одного виду, які відрізняються специфічними, здебільшого господарсько-корисними ознаками, що передаються спадково*.

Близькі між собою види, які мають спільного предка, об’єднуються в роди. Роди (за типом спільного походження) об’єднуються

в родини і т. д. Для деяких систематичних категорій виділяють проміжні одиниці.

Розміщення таксонів у складний ряд підпорядкованих форм називають *ієрархічною системою класифікації* (табл. 4.1). Основу ряду становлять особини (індивідуми), а вершину – один всеохоплюючий таксон (наприклад, царство рослин). Ієрархічна система розміщення таксонів впливає з теорії класифікації та призначена головню для запам'ятовування. Проте вона має й природну основу, оскільки можна стверджувати, що різні рівні ієрархії відображають різну ступінь еволюційної спорідненості. Кількість ієрархічних рівнів визначено довільно, внаслідок практичного досвіду вчених за останні століття. У майбутньому цілком можливе введення нових рівнів.

Класифікація і номенклатура – дві головні складові систематики. Класифікація – це процес визначення й характеристики систематичних груп, які називають *таксонами*. Номенклатура – це розподіл назв між конкретними таксонами. Такий розподіл відбувається лише тоді, коли дослідник переконаний, що досягнув найлішого варіанту класифікації об'єктів, тобто класифікація завжди має передувати назві, а не навпаки.

Назви рослин, тварин, грибів чи мікроорганізмів є не чим іншим як умовними символами або шифрами, що дають змогу посилатися на них, уникаючи громіздких описових фраз. Отже, назви спрощують процедуру спілкування між людьми. Однак таку функцію вони можуть виконувати за умови, коли їхній зміст однаково розуміють усі, хто ними користується. Цю функцію найкраще виконують назви латинською мовою. Важливо, щоб назви відображали певну особливість організму, тоді вони сприймаються однозначно.

Дуже влучні назви організмам присвоював К. Ліней, в тому числі на честь різних людей. Зокрема, у часи К. Лінея жили три брати на прізвище Комеліни: двоє з них досягли значних успіхів у науці, а третій нічим не прославився. І ось К. Ліней їх прізвищем називає рід рослин, у квітках яких є три тичинки, причому дві тичинки довші, а третя – коротша. Похідні назви від прізвищ тих людей, яких він з тих чи інших причин не любив або не поважав, присвоював непривабливим рослинам. Наприклад, одну з таких рослин Ліней назвав бюфонією – від прізвища відомого французького вченого Ж. Бюфона, котрий не

визнавав його системи. Іменем одного зі своїх критиків Пізона він назвав особливо непривабливу колючу рослину – пізонтію.

Таблиця 4.1. Категорії таксономічної ієрархії живих організмів

Латинські назви таксономічних категорій			Українські назви таксономічних категорій	
Ботаніка	Бактеріологія	Зоологія	Ботаніка і бактеорологія	Зоологія
Regnum	Regnum	Regnum	Царство	Царство Підцарство Надтип
Divisio	Divisio	Phylum Superclasis	Відділ Підвідділ	Тип Підтип Надклас
Clasis	Clasis	Clasis	Клас Підклас Надпорядок	Клас Підклас Інфраклас Надзагін
Ordo	Ordo	Ordo	Порядок Підпорядок	Загін Підзагін Інфразагін Надродина
Familia	Familia	Familia	Родина Підродина Триба (коліно) Підтриба (підколіно)	Родина Підродина Триба Підтриба
Genus	Genus	Genus	Рід Підрід Секція Підсекція Ряд Підряд	Рід Підрід
Species	Species	Species	Вид Підвид Різновидність (Варіетет) Форма Підформа	Вид Підвид Варіетет

Сучасні методи систематики. Для обґрунтування філогенетичної системи органічного світу Землі застосовують різноманітні методи, що дають змогу визначити родинні зв'язки різних систематичних груп. Окрім традиційного *порівняльно-морфологічного*, або

описового методу, який і тепер вважають головним, застосовують такі:

- *ембріональний*, що ґрунтується на вивченні зародка, зародкового мішка, ендосперми;
- *палеонтологічний* дає змогу на підставі вивчення відмерлих організмів виявити походження, поширення і розвиток певних груп тварин;
- *палінологічний* ґрунтується на дослідженні пилку, який добре зберігається в похованих ґрунтах і торфовищах, має різну форму й величину. Цей метод є одним з кращих для вивчення історії рослинного світу. Його називають ще “*пилковим аналізом*”.
- *каріологічний, або цитологічний*, ґрунтується на вивченні хромосом. На підставі цього методу вивчено генотип людини – повний набір людських хромосом, що є видатним досягненням науки. Його ще називають *генетичним*. Уся генна інженерія ґрунтується на цьому методі, результатом якого стало клонування тварин, а в майбутньому, можливо, й людського організму.

Розвиток біохімії та фізіології дали змогу залучити додаткові методи. Зокрема, щоб визначити взаємовідносини між організмами, вивчають тип фотосинтезу і характер допоміжних фотосинтетичних пігментів. Щоб з'ясувати таксономічні залежності досліджують дихальні пігменти або систему виділення у тварин.

Протягом останнього десятиріччя є змога порівнювати структуру і склад білків та інших компонентів дезоксирибонуклеїнової кислоти (ДНК) у родинних формах. Чим більше макромолекули нагадують одна одну, тим ближчі родинні зв'язки між цими організмами. Техніка порівняння ДНК (ДНК гібридизація) вдосконалилася тепер настільки, що є змога одержати вагомні докази щодо родинних зв'язків.

Отже, зусиллями вчених багатьох поколінь і за допомогою традиційних описових і новітніх методів удалося скласти узагальнене уявлення про мегасистему органічного світу Землі з поділом її на класифікаційні категорії (таксони) – від виду до (над)царства. На рис. 4.1 зображено таку мегасистему. За цією схемою стисло охарактеризуємо світ живих організмів нашої планети.

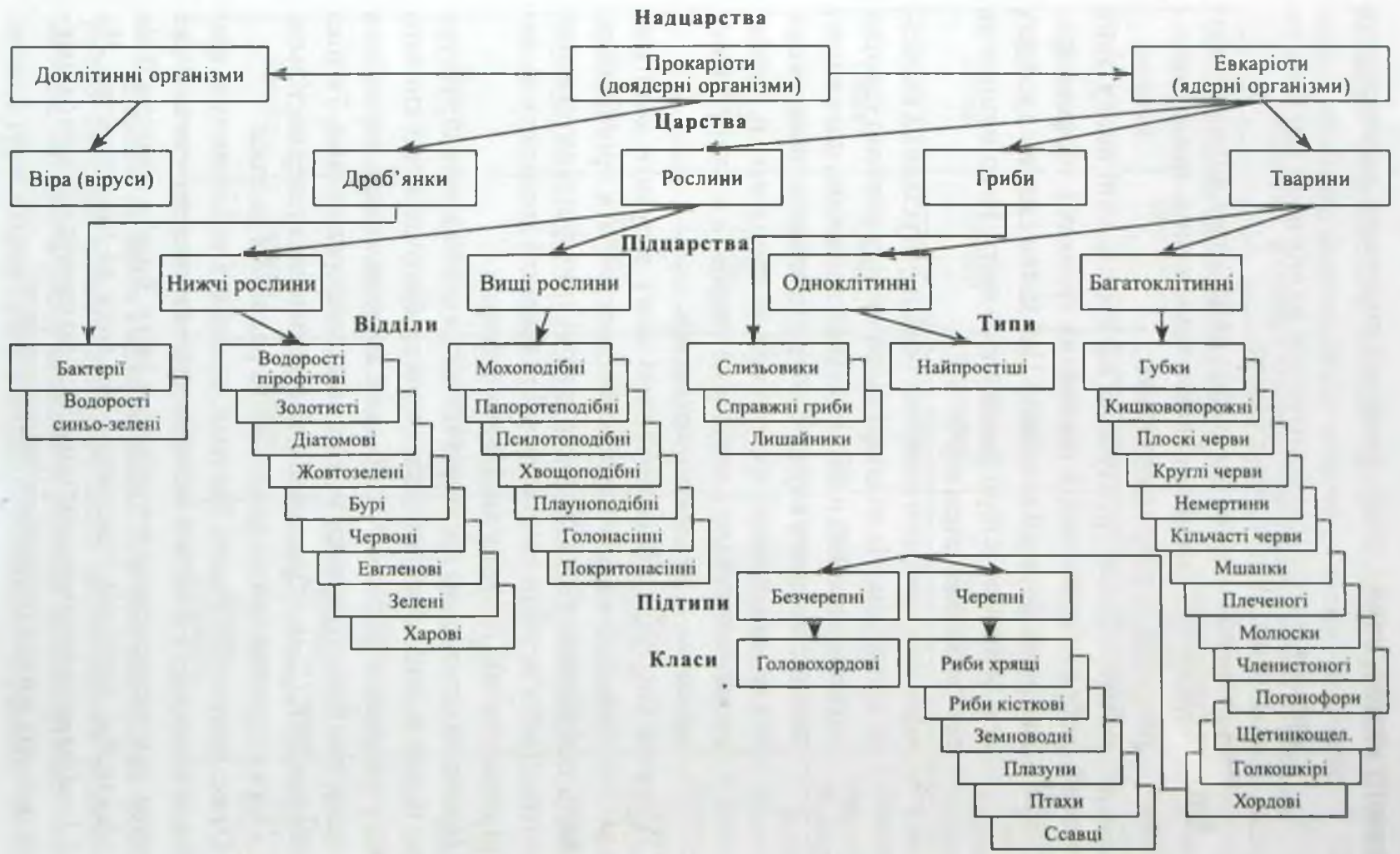


Рис. 4.1. Мегасистема органічного світу Землі

4.2. Царства вірусів і дроб'янок

Надцарство доклітинних організмів представлено єдиним царством вірусів (лат. *virus* – отрута). Віруси є облігатними (лат. *obligo* – зобов'язую), тобто обов'язковими внутрішньоклітинними паразитами і не здатні розмножуватися поза господарем – клітиною. Віруси є найдрібнішими збудниками інфекційних хвороб. Розмірами вони значно менші від бактерій і майже всі проходять крізь бактеріальні фільтри. Їх розміри сягають від 20 до 400 нм (нанометр = 1×10^{-9} м). Прості віруси складаються з нуклеїнової кислоти (НК) одного типу дезоксирибонуклеїнової (ДНК) або рибонуклеїнової кислоти (РНК) та білка. Складні віруси містять ліпіди, вуглеводи та іони металів.

Форма вірусів досить різноманітна: прямокутна, округла, округло-видовжена, паличко- та ниткоподібна. Віруси можуть мати правильну геометричну будову куба, багатокутника, спіралі. Процес розмноження складний і своєрідний, який ґрунтується на формуванні зрілих позаклітинних часток вірусів, що одержали назву *вібріонів*, з нарізно синтезованих нуклеїнових кислот і білка. Ці організми займають усі екологічні ніші біосфери. Вони всюдисущі, можуть вражати всі інші істоти (рослин, тварин, людей) та спричиняти вірусні захворювання.

Способи поширення вірусів – різноманітні: повітряно-крапельний (кашель), хвороби “брудних рук”, трансміальний (переносяться членистоногими) тощо. Віруси нечутливі до відомих медицині антибіотиків, тому розробляються інші хіміко-терапевтичні засоби проти вірусних захворювань, зокрема вакцини. Як найпростіші з відомих нині форм життя, віруси є зручним об'єктом дослідження молекулярної біології та генетики. На них розкрито генетичний код, можливість зворотної передачі генетичної інформації від РНК до ДНК.

Віруси виконують важливу редуцентну (лат. *reducens* або *reducens* – той, що повертає назад, відновлює) функцію, повертаючи в абіотичну (мінеральну) форму рештки відмерлих організмів. Є віруси рослин, віруси безхребетних тварин, віруси хребетних тварин, віруси грибів і віруси бактерій – так звані *фаги* (*φαγος* – з грец. пожирач), або бактеріофаги. Загальна кількість відомих нині вірусів становить понад 900.

Надцарство прокаріот представлене царством дроб'янок (**Schizophita**). До цього царства належать два відділи: бактерій та синьо-зелених водоростей (фікоціанів).

Бактерії (Bacteriophyta) (грец. *βακτήριον* – паличка) – мікроскопічні, здебільшого одноклітинні, дуже різноманітні за функціями і формою організми. Для них характерна наявність клітинної оболонки, цитоплазми з органелами, різних включень, але немає оформленого ядра мітохондрій і хлоропластів. Тому майже всі бактерії безбарвні. Тільки окремі з них містять в цитоплазмі пігменти, що нагадують хлорофіл (грец. *χλωρός* зелений і *φύλλον* – листок) і фікоеритрин (грец. *φίκος* – водорості та *έρυθρός* – червоний).

У клітині бактерії, зокрема бацили (лат. *bacillum* – паличка), утворюється спора, яка має захисну оболонку і таким чином захищає клітину в несприятливих умовах довкілля. Спора може витримати тривале висушування, нагрівання понад 100°C і охолодження майже до абсолютного нуля. Вони є у термальних водах з температурою до 80°C, у полярних морях, солоних водах з 20% вмістом кухонної солі.

За формою вирізняють кулясті (коки), нитчасті, звивисті та паличкоподібні бактерії. Паличкоподібні бактерії об'єднують ті з них, що не утворюють спор (власне бактерії), та спороутворювальні. Розмір бактеріальних клітин не перевищує кількох мікрометрів (мкм – 1×10^{-6}), рідко досягаючи 20 мкм, наприклад, *Thiophusa mastophusa*. Деякі бактерії можуть проходити крізь бактеріальні фільтри, зокрема мікоплазми.

Багато бактерій здатні до самостійного руху. Такі бактерії мають джгутики. Залежно від місця розташування джгутиків на клітині їх поділяють на *монотрихи* – з одним джгутиком на кінці, *лофотрихи* – з кількома джгутиками на кінці, *перетрихи* – з багатьма джгутиками на всій поверхні.

Розмножуються бактерії поперечним поділом, іноді брунькуванням; деяким бактеріям властивий примітивний статевий процес. Бактеріям, як і іншим організмам, властиві явища *мінливості* й *спадковості*. У клітині бактерії міститься від 10 до 22% ДНК. Виділяючи ДНК з клітини одного штаму і додаючи її до культури іншого, можна спричинити утворення мутантів з новими, спадково закріпленими властивостями.

За фізіологією живлення серед бактерій вирізняють гетеротрофів та автотрофів. *Гетеротрофи*, споживаючи відмерлі рештки рослин і тварин, повертають їх у мінералізованій формі в біологічний колообіг речовин. Процес розкладу білкових речовин внаслідок впливу бактерій називають гниттям, а розкладу вуглецевмісних небілкових речовин – бродінням.

Зелені й пурпурні бактерії за зразком зелених рослин є автотрофами і здатні до фотосинтезу або утворення органічної речовини за допомогою сонячної енергії. Більша частина автотрофних бактерій утворює органічну речовину за допомогою *хемосинтезу* (лат. *chemia* – хімія і грец. *σύνθεσις* – з'єднання) з вуглекислого газу внаслідок енергії окиснення неорганічних речовин. Такими є нітрифікуючі, сірчисті та залізобактерії (азотобактер, кластридій, рід *Sulfolobus*) та ін.

За типом дихання бактерії поділяють на аеробних і анаеробних. Аеробні можуть існувати за наявності вільного молекулярного кисню, анаеробні – в безповітряному середовищі, але кисень отримують внаслідок розкладу мінеральних та органічних сполук. Бактерії, як і віруси, – всюдисущі. Вони містяться у повітрі й ґрунті, воді й живих організмах, вступаючи з ними у різні взаємовідношення. Значна роль бактерій у формуванні ґрунтів. Синтезуючи власні клітини, вони нагромаджують велику кількість органічних сполук ґрунту. В одному грамі ґрунту налічують мільйони бактерій.

Особливе значення мають азотофіксуючі, зокрема бульбашкові, бактерії, що здатні нагромаджувати азот з атмосферного повітря. Окрім підвищення родючості ґрунтів і впливу на врожайність сільськогосподарських культур, бактерії використовують у процесі виготовлення вітамінів, амінокислот, антибіотиків, ферментних препаратів, деяких харчових продуктів тощо.

Також бактерії виконують надзвичайно важливу санітарну функцію, очищаючи природне довкілля від відмерлих решток організмів, частина з них, зокрема патогенні, можуть спричинювати в організмі людини різні інфекційні захворювання. Ступінь патогенності (грец. *παθος* – страждання, хвороба і *γενναω* – породжую) бактерій (як і вірусів) залежить від їхньої здатності проникати в організм, розмножуватися і поширюватися у ньому, а також виробляти отруйні продукти – токсини (грец. *τοξικόν* – отрута). Певні види бактерій є

збудниками туберкульозу, чуми, дифтерії, туляремії, холери, черевного тифу та інших інфекційних захворювань. Відомо близько трьох тисяч видів бактерій.

Природу бактерій, насамперед патогенних, вивчали такі все-світньо відомі мікробіологи як Л. Пастер, Р. Кох (1843–1910), а також українські вчені М. Гамалія (1859–1949), Д. Заболотний (1866–1929) та інші.

Синьозелені водорості (Cyanophyta) – найдавніша група організмів з примітивною внутрішньою будовою клітин, для яких характерна схильність до міксотрофного (внутрішнього) живлення. Ця ознака зближує їх з тваринним світом. Крім прокаріотичної будови клітин, вони характеризуються специфічним комплексом асиміляційних пігментів та цілковитою відсутністю джгутиків, справжніх ядер і хроматофор. За архитривалий вік свого існування ці організми майже не ускладнилися і не збільшилися, їхні розміри мікроскопічні. Вони існують як одноклітинні індивідууми (кокоїдні), так і багатоклітинні – трихомальні, або колоніальні нитчасті форми. Розмноження синьо-зелених водоростей вегетативне, рідше спорове.

Синьозелені водорості називають ще ціанобактеріями й архебактеріями. Саме ці організми відіграли суттєву роль у збагаченні первинної атмосфери Землі киснем. Вони активні учасники процесів формування й руйнування гірських порід та ґрунтів. Серед них відомі азотофіксуючі, токсичні та їстівні форми.

Середовищем життя синьозелених водоростей є здебільшого прісні водойми та перезволожені ділянки суходолу. Ті нечисленні види, що живуть у морях, за певних умов можуть масово розмножуватися і спричинювати зміну кольору води. Масове розмноження прісноводних видів зумовлює так зване “цвітіння води” і призводить до непридатності для споживання, навіть загибелі худоби, якщо вона п’є таку воду. Такі явища простежуються в евтрофних (багатих поживними речовинами) водоймах у теплу пору року, коли токсини, що виділяє представник роду *Microcystis*, набувають масового поширення. Масове розмноження синьозелених водоростей нерідко завдає значної шкоди комунальному та рибному господарствам.

Окремі види ціаней (ще одна назва синьозелених водоростей) здатні фіксувати атмосферний азот, поєднуючи цей процес з фотосин-

тезом. Тому їх можна використовувати як добриво, а також додавати до лікувальних грязей. Всього науці відомо 2000 видів. Синьо-зелені водорості є евритермними (грец. *εὐρύς* – широкий і *θερμῆ* – тепло) організмами і можуть існувати в широкому діапазоні температур: (від +84 до -80°C і нижче). Однак, як виявили дослідження, вони не є космополітами, а приурочені до місцеположень (біотопів) з певними екологічними умовами.

4.3. Царство рослин

Надцарство еукаріот поділяють на царства: рослин, грибів і тварин. Царство рослин поділяють на два підцарства: *справжніх водоростей (нижчі рослини)* і *вищих рослин*. Такий поділ, на думку багатьох систематиків, є досить умовним, незважаючи на те, що в будові представників цих підцарств є суттєві відмінності. Зокрема, вегетативне тіло нижчих рослин, яке має назву *талому*, або *слані*, не розчленоване на окремі органи. У нижчих рослин немає тканини, а клітини однакові за будовою і функціями, розмножуються спорами. Нижчі рослини – здебільшого морські організми.

Вищі рослини, на відміну від нижчих, мають складну будову тіла, яке розчленоване на стебло і листок, а в більшості таксонів – і на корінь. Характерною особливістю вищих рослин є їх пристосованість до наземного способу життя, яке вироблялося протягом усієї їхньої еволюції. Пристосування до наземного способу життя спричинило ускладнення анатомічної будови і формування адаптивних органів. Вони мають різноманітні спеціалізовані тканини: провідні, механічні, покривні та інші, які розвивалися і вдосконалювалися у процесі еволюції рослин.

Статевий процес у вищих рослин значно ускладнився: утворилися багатоклітинні статеві органи – архегоній (грец. *ἀρχή* – початок і *ὑομή* – народження, материнська утроба) й антеридій (грец. *ἀνθρῶς* – квітучий). В архегоніях розвиваються яйцеклітини, а в антеридіях формуються численні сперматозоїди. У процесі еволюції у вищих рослин відбувається поступова редукція статевих органів. Покритонасінні, як найбільш розвинуті рослинні організми, вже не мають ні архегоніїв, ні антеридіїв. Для них властивий новий статевий ор-

ган – насіння з зародком. Вищі рослини за характером розмноження поділяють на вищі спорові й насінні.

Нижчі рослини, або справжні водорості, охоплюють дев'ять відділів водоростей (деякі автори виділяють більшу кількість): пірофітові, золотисті, діатомові, бурі, червоні, жовтозелені, евгленові, зелені й харові. Отже, водорості – це велика група нижчих рослин, які у переважній більшості живуть у воді. Деякі водорості кріпляться до дна водойми або предметів і утворюють *фітобентос* (грец. *φύτον* – рослина і *βένθος* – глибина), а більшість водоростей перебувають у товщі води в завислому стані й утворюють іншу екологічну групу – *фітопланктон* (грец. *φύτον* – рослина і *πλαυκτόν* – блукаючий). Частина водоростей живе на ґрунті і в ґрунті, на деревах і чагарниках. Для деяких тварин водорості є маскувальними засобами. Наприклад, зелені водорості для трипалих лінивців.

На відміну від клітин бактерій, клітини водоростей покриті щільною целюлозною або пектиновою оболонкою, яка завжди або в окремі періоди покрита слизистою рідиною, що запобігає їх висиханню та пошкодженню. Протопласт складається з цитоплазми, одного або декількох ядер і пластид – хроматофор різної форми. У більшості водоростей хроматофори зеленого забарвлення виконують роль хлоропластів вищих рослин, а пігменти іншого кольору (бурого, червоного, жовто-зеленого) надають водоростям відповідного забарвлення. Масове розмноження таких водоростей часто забарвлює субстрат, на якому вони розвиваються у колір водоростей.

Водорості відіграють важливу роль у нагромадженні органічної речовини. Вони є кормом для риб і зоопланктону, збагачують середовище киснем. У приморських країнах їх використовують в їжу, як корм для худоби і як органічні добрива. З бурих водоростей виготовляють йод і бром, а з червоних і бурих агар-агар – продукт, що використовують для вирощування мікроорганізмів та в кондитерській промисловості. У прісноводних водоймах водорості беруть участь в утворенні сапропелів (грец. *σαπρός* – гнилий і *πηλός* – грязь, мул) – органічного мулу, який використовують для вітамінізації кормів та для грязе- або пілолікування в медичних закладах санаторного типу.

Відділ пірофітові водорості (Ryptophyta) – різноджгутикові, здебільшого одноклітинні рухливі форми. Клітини голі або вкриті

оболонкою, яка нерідко має вигляд панцира, розділеного борозенкою на дві частини. Форма клітини може бути нитчастою, амебоїдною, кокоїдною, пальмелоїдною. Більшості пірофітових водоростей характерна так звана гортань трубко-, лійко- або мішковидної форми, а також особливі структури – трихоцисти і своєрідні вакуолі – пузули. Хлоропласти мають різні відтінки – буруваті, оливкуваті, коричнево-жовті, червонуваті, навіть безбарвні.

Розмноження пірофітових водоростей здебільшого вегетативне (поділ клітини), рідше нестатеве, тобто зооспорами або автоспорами. Нерідко утворюються цисти. До відділу належить понад 1000 видів 125 родів, які поширені як в поверхневих, так і в морських водах. Вони збагачують водне середовище органічними рештками, є кормом для гідробіонтів, а деякі види є індикаторами забруднення довкілля. Серед цих водоростей відомі отруйні токсичні форми, що спричинюють захворювання, а також санітари, які активно очищають водойми від забруднювальних речовин. Деякі з пірофітових водоростей, подібно до наземних світлячків, вночі світяться і таким чином створюють явище “моря, що світиться вночі”.

Відділ золотисті водорості, або хризофітові (Chrysophyta). Це одноклітинні, колоніальні, або багатоклітинні (диско-, ниткоподібні або кущисті) здебільшого мікроскопічні організми, максимальної довжини до 2 см, які вільно плавають або прикріплені до субстрату. Хлоропласти золотисто-жовтого або зеленувато-бурого кольору, що зумовлено наявністю, крім хлорофілу, жовтих пігментів. Більшість форм має один–два джгутики, розміщені на передньому кінці клітини. В окремих видів джгутики різної довжини, іноді поряд з джгутиками утворюються псевдоподії. Клітини у багатьох форм голі, у деяких покриті панцирем. Серед золотистих водоростей є гетеротрофні форми, хоча, загалом, це автотрофні організми.

Розмножуються золотисті водорості вегетативним способом – поділом клітин у рухливому стані або в час спокою, а також брунькуванням. Статевий процес відомий лише в декількох видів. Розмноження нестатевим способом – зооспорами. Вони здатні утворювати ендогенні кременисті цисти. Нині золотистих водоростей відомо понад 1000 видів у складі близько 200 родів, які трапляються здебільшого у чистих прісних водах холодної пори року, зокрема, приурочені

до сфагнових верхових боліт. Найбільша кількість видів поширена в морях, солоних озерах і ґрунтах.

Відділ діатомові водорості (Bacillariophyta). Діатомові, діатомеї, кремнеземні або бацілярієві водорості надзвичайно різноманітні, мікроскопічно малі, у більшості одноклітинні організми. Форма клітин деяких видів діатомових водоростей буває видовжено-квадратною, еліптичною, круглою, зіркоподібною, у вигляді спіралей тощо.

Будова клітин своєрідна. Клітина покрита суцільною оболонкою, яка нагадує пектинову, студенеподібну плівку, зовні охоплену кремністим панциром, який складається з двох самостійних половинок – так званих створок. Одна з цих стулок покриває іншу, як кришка коробку. Вздовж половинок панцира з обох боків є щілини, через які цитоплазма клітини сполучається з довкіллям.

Стулки дуже міцні, їх не перетравлюють тварини і птахи, вони не розкладаються навіть під час нагрівання на вогні. Клітини містять цитоплазму, ядро та один або декілька хроматофор. Хроматофори містять пігменти жовто-бурого кольору. Як запасні речовини діатомові водорості нагромаджують олію. Тому за поживною цінністю вони переважають картоплю і хлібні злаки, їх ще називають “морськими пасовищами”.

Розмножуються головню прямим поділом. У процесі поділу кожна дочірня клітина отримує ядро, один хроматофор і лише одну із стулок оболонки, друга стулка наростає заново. Крім прямого поділу, діатомові водорості розмножуються статевим шляхом, коли зливаються дві клітини, попередньо скинувши оболонки. Відомо понад 20 000 видів.

Діатомові водорості поширені у морських і прісних водах, часто вони утворюють основну частину планктону. Стулки відмерлих клітин водоростей опускаються на дно і поступово утворюють потужні відклади – гірську муку, діатоміт, трепел. Ці породи використовують як будівельний та теплоізоляційний матеріал, для полірування і виготовлення динаміту.

Відділ жовтозелені водорості (Xanthophyta). Раніше їх називали різноджгутиковими водоростями тому, що зооспори мають два нерівних джгутики: короткий – гладкий, а довгий – перистий. Це од-

ноклітинні, багатоклітинні, зрідка ценобіальні та колоніальні форми. Деякі мають неклітинну будову тіла. Вільноплаваючі та прикріплені до субстрату організми. У багатьох видів жовтозелених водоростей оболонка клітин складається з двох ступок. Хроматофори здебільшого жовтувато-зеленого кольору. Клітини зазвичай одноядерні. Продукт асиміляції – олія, іноді хризоламінарин та ін.

Розмноження здебільшого нестатеве – поділом клітин, зооспорами, автоспорами та ін. Статеве відтворення виявлене у небагатьох видів. Відомо понад 600 видів жовтозелених водоростей, які поширені на всій земній кулі, але найчастіше у прісних чистих водоймах, рідше у морях, солонуватих водоймах та ґрунтах. Їхнє значення полягає в тому, що вони поряд з іншими фітотрофними організмами утворюють у водоймах первинну продукцію і належать до складу харчового ланцюга гідробіонтів. Водночас ці водорості належать до складу сапропелів, тобто беруть участь в нагромадженні органічної речовини водойм. Жовтозелені водорості поки що недостатньо вивчені. Їх походження ще остаточно не з'ясоване.

Відділ бурі водорості (Phaeophyta). Це багатоклітинні морські рослини. Їх характерною ознакою є буре забарвлення, зумовлене тим, що у хлоропластах, крім хлорофілу, містяться ще жовті та бурі пігменти – каротин, ксеантофіл, фукоксантин. Клітини бурих водоростей одноядерні, а клітинна оболонка має целюлозний і пектиновий шари, які надають поверхні слані слизової консистенції. Хроматофори в більшості форм мають вигляд зерен або дисків. Продукти асиміляції – ламінарин, маніт та інші, зокрема дубильні речовини.

Слань бурих водоростей має вигляд розгалуженої нитки різних розмірів і форми – від мікроскопічної до велетенської (кілька десятків метрів) з листо- і стеблподібною частинами. Розмноження вегетативне нестатеве й статеве. У більшості бурих водоростей простежується чергування (зміна) поколінь. Відомо близько 1500 видів, що утворюють майже 250 родів. Вони ростуть у літоральній зоні водойм і морів до глибини 100, рідше 200 м. У час відпливів супраліторальна зона позбавлена води. Відпливи часто зносять неприкріплені форми у відкрите море чи затоки, де вони продовжують свій розвиток. На деяких ділянках акваторії бурі водорості утворюють цілі зарості, своєрідні моря, як, наприклад, Саргасове. Такі зарості є

зручним сховищем для водних організмів, місцем відкладання ікри та пошуків кормів.

Бурі водорості використовують для отримання альгінантів – солей альгінової кислоти, зокрема, альгінату натрію, який застосовують для поліпшення якості харчових продуктів та кормів. У медицині їх використовують у складі препаратів, що попереджують згортання крові, сприяють виведенню радіоактивних речовин. Окремі види є сировиною для виготовлення ацетону, оцту, спирту, йоду, калійних солей, ліків. Таку водорість, як ламінарію, більш відому як “морську капусту”, вживають в їжу як додаток до йододефіцитних продуктів харчування.

Відділ червоні водорості, або багрянки (Rhodophyta). Ці водорості відрізняються від інших тим, що в циклі їхнього розвитку немає джгутикової стадії, а також у них своєрідний статевий процес. Слань червоних водоростей багатоклітинна, різних розмірів і форм, але найчастіше має вигляд простих або розгалужених ниток і пластинок, іноді багатопарових і розгалужених на стебло- і листоподібні органи. Червоне, рожеве, жовтувате, навіть синьо-зелене забарвлення водоростей залежить від вмісту в хроматофорах, окрім хлорофілу, додаткових пігментів, зокрема червоного фікоеретрину, фікоціану та ін. Нерідко слань червоних водоростей просякнута вапном і набуває “кам’яноподібного” стану, утворюючи коралоподібні рифи. Продукт асиміляції – позапластидний багрянковий крохмаль, близький до глікогену.

Розмножуються червоні водорості нестатево і статеву нерухомими апланоспорами, що розвиваються у спорангіях по одній (моноспорами). Статеве розмноження – оогамне (грец. *ὄον* – яйце і *γάμος* – шлюб). Антеридії – маленькі безбарвні клітини, в яких утворюються безджгутикові гамети – спермацеї. Оогонії (від грец. *ὄον* – яйце і *γενή* – народження) у червоних водоростей називають карпогонами. Антеридії та оогонії розвиваються у більшості видів на різних екземплярах, які за зовнішнім виглядом дуже схожі.

Переважає кількість червоних водоростей – мешканці морів. Амплітуда глибин, на яких вони поширені, дещо ширша, ніж у бурих водоростей. Це пояснюють тим, що червоні пігменти дають їм змогу засвоювати світло на глибинах понад 100–200 м. Зрідка ці водорості

трапляються у прісноводних водоймах. В тропічних широтах їх більше, але вони дрібніші, у помірних широтах їх менше, але вони досягають значних розмірів: від декількох десятків сантиметрів, до 1–2 м.

Науці відомо близько чотирьох тисяч видів багрянок. Вони в деяких морських біоценозах домінують, визначаючи характер рослинності, зокрема, біоти коралових рифів. Значна кількість видів цих водоростей – істівна. Зокрема, в Японії культивують одну з найцінніших харчових багрянок – порфіру. Практичне значення має агар-агар, який виготовляють з деяких видів цих водоростей і додають до рибних і м'ясних консервів.

Відділ евгленові водорості (Euglenophyta). Це рухливі одноклітинні організми, які за допомогою одного або двох джгутиків, що відходять від переднього заглибленого кінця клітини (гортані), постійно рухаються субстратом або обертаються навколо своєї осі, заглиблюючись таким чином у воду. Евгленові водорості – здебільшого автотрофні організми, але залежно від умов деякі з них можуть змінювати форму живлення на міксотрофну¹ (грец. *μίξις* – змішування і *τροφή* – їжа, живлення), водночас змінюється і їхнє забарвлення.

Целюлозної оболонки в клітин немає, а функцію оболонки виконує зовнішній шар протоплазми – перипласт. У більшості видів евгленових водоростей на перипласті є своєрідні рисочки (порисований). Це є важливою систематичною ознакою. У протопласті є ядро, зелені хроматофори і вакуолі, що мають здатність скорочуватися, та зазвичай червоне очко. Продуктом асиміляції є вуглевод парамілон.

Деякі безбарвні види здатні повзати на дні водойми, нащупуючи собі дорогу джгутиком. Ця особливість стала підставою для того, що деякі зоологи зачисляють евгленові водорості до найпростіших одноклітинних тварин. Розмножуються вони вегетативно – шляхом поздовжнього поділу навпіл. Нині відомо близько 1000 видів евгленових водоростей, які поширені здебільшого у прісноводних водоймах лісової та лісостепової зон. Завдяки здатності до мікротрофного та сапрофітного живлення, ці організми є активними учасниками процесу самоочищення водойм від органічних забруднювальних речовин.

¹ Міксотрофне живлення – змішане живлення, коли поряд з фотосинтезом організм здатний засвоювати, подібно до сапрофітів, готові органічні речовини.

Відділ зелені водорості (Chlorophyta). Їх ще називають справжніми зеленими водоростями. Це найбільший за кількістю (близько 20 тис. видів) відділ нижчих рослин. Це одно- й багатоклітинні та колоніальні (а також ценобіальні¹ – грец. *κοινός* – разом і біо) організми. Серед них є поодинокі види з так званою неклітинною будовою тіла. За забарвленням зелені водорості здебільшого схожі до вищих рослин і містять ті самі асиміляційні пігменти (хлорофіл А та В, каротин, ксантофіл). Іноді зелений колір замаскований червоним пігментом гематохромом, трапляються й безбарвні форми. Клітини зелених водоростей одно- або багатоядерні з пектиновою, целюлозною або змішаною оболонкою. Форма хромoplastів (хроматофорів) – різноманітна. Запасні речовини – крохмаль, рідше інші вуглеводи та олієподібні речовини. Зелені водорості, крім вольвоксових, у вегетативному стані нерухливі.

Розмноження зелених водоростей нестатеве і статеве. Статевий процес ізогамний (грец. *ἴσος* – рівний та *γάμος* – шлюб), гетерогамний, оогамний. Загальновизнаного поділу зелених водоростей на класи немає. Зелені водорості поширені в найрізноманітніших водоймах, на ґрунтах і деревах.

Вони відіграють значну роль у природі, нагромаджуючи органічну речовину, водночас, є кормом для тварин. Деякі види використовують в їжу (наприклад, ульва або морський салат), для виготовлення паперу, для біологічного очищення стічних вод, регенерації повітря в замкнених екосистемах – космічних кораблях, підводних човнах тощо. Хлореллу в деяких країнах Південно-Східної Азії введено в марікультуру.

Відділ харові водорості (Charophyta) є своєрідними рослинами, розміри яких сягають 20–30 см, максимальні – до 1–2 м. Багатоклітинна слань має вигляд зелених розгалужених чагарничків з верхівковим ростом, прикріплених до субстрату відростками нижньої частини талому або ризоїдами. Клітини цих водоростей бувають двох типів: однадерні дрібні – утворюють вузли, багатоядерні великі

¹ Ценобії – комплекси слабоз'єднаних клітин, що виникають в одноклітинних організмах (бактерії, водорості) внаслідок поділу клітин. Клітини з'єднані драглистим матеріалом або іншими засобами, але не утворюють функціональної єдності й можуть легко роз'єднатися.

(до кількох сантиметрів) – міжвузля. Хлоропласти численні, дрібні дископодібні.

Розмножуються харові водорості вегетативно частинами слані, що закріплюється в мулі ризоїдами або спеціальними виводковими бульбочками. Поширені вони у прісноводних озерах, ставках, водоймах, де нерідко утворюють суцільні зарості, зокрема, у так званих “твердих” водах, пом’якшуючи таку воду. Деякі види трапляються у морських затоках і солонуватих озерах, лиманах тощо. Харові водорості використовують як органічне добриво, як корм для птиці, зокрема, їх масово поїдають перелітні птахи в період осінніх міграцій. Вони є зручним об’єктом для фізіологічних, біологічних та екологічних досліджень.

Вищі рослини – це новий етап еволюційного розвитку рослинного світу. На думку деяких учених, предками вищих рослин могли бути водорості, зокрема, зелені або бурі. Ускладнення організації вищих рослин значною мірою зумовлене їхнім переходом до наземного способу життя, що відбулося в силурі. Підцарство вищих рослин налічує 250–300 тис. видів, що розподіляються у вісім відділів: риніофіти, мохоподібні, псилофітові, плавуно-, хвоще-, папоротеподібні, голо-, покритонасінні (або квіткові). Найчисленнішими серед них є квіткові, мохо- і папоротеподібні. За едифікаторною функцією в рослинному покриві суходолу та значенням для людини першорядне місце посідають голо- і покритонасінні.

Вищі рослини – це складно диференційовані багатоклітинні організми, які найліпше пристосовані до сучасних природних умов. Тіло вищих рослин (спорофіт) поділене на стебло, листя і корінь. Невеликі окремі групи (печіночні мохи) мають сланювате тіло, а мохи загалом не мають кореня. Для всіх вищих рослин характерне чергування поколінь – статевого (гаметофіта, або гаметофази) і нестатевого (спорофіта, або спорофази). Статеві органи вищих рослин називають архегоніями (жіночі) й антеридіями (чоловічі). У кожному архегонії розвивається тільки одна яйцеклітина, сперматозоїдів в антеридії утворюється два або багато. Сталою ця ознака є для мохо-, папоротеподібних і голонасінних. Але вже в окремих групах голонасінних, зокрема в гнетових, помітна редукція архегонія. Цілком він зникає у покритонасінних. Від нього в рослинах цього відділу

залишилася лише яйцеклітина, яка розвивається в зародковому мішку. Покритонасінні мають новий орган – маточку і справжню квітку, що й дало підставу називати їх водночас *квітковими*.

Відділ риніофіти (Rhyniophyta) об'єднує найдавніші й найпримітивніші вищі рослини. Він поділяється на один клас – риніопсида, в якому є два порядки: *ринісві* та *псилофітові*. Ці рослини росли наприкінці силурійського – до середини девонського періодів. Риніофіти були невеликими рослинами без листків та коренів, з дихотомічним розгалуженим спорофітом. Різні за розміром та формою спорангії з численними спорами містилися на верхівці. Риніофіти жили на вологих та болотяних місцях, деякі з них були водяними рослинами, їх вважають предками мохо-, хвоще- та папоротеподібних.

Відділ мохоподібні (Bryophyta) утворюють рослини з примітивною будовою тіла. Вегетативне тіло – гаметофіт – має вигляд слані або простого чи розгалуженого пагона, так званого стебла, позбавленого кореня. Талом з нижнього боку, а стебло здебільшого в основі (крім сфагнових мохів) вкриті ризоїдами¹ (грец. *ρίζα* – корінь і *είδος* – вигляд). Крім розмноження спорами, яке переважає, мохоподібним властиве й вегетативне – підземними пагонами, відокремленими частинами гаметофіта і за допомогою бруньок, бульбочок тощо. Часто воду і потрібні їм розчини мінеральних солей вони вбирають всією поверхнею тіла.

У переважній більшості мохоподібні – це багаторічні рослини, які поширені на всіх континентах і в різних географічних зонах, окрім пустинь з хлоридним і сульфатним засоленням. Найбільше поширені у тундрі та високогір'ях, які називають “царством мохів і лишайників”. Ростуть мохи в різних екологічних умовах, на різноманітному субстраті, створюючи нерідко суцільний покрив.

Нині відомо близько 25 тис. видів мохоподібних. Їх поділяють на три класи: антоцеротові (*Anthocerotopsida*), печіночники, або печіночні мохи (*Hepaticopsida*), і власне мохи, або листостеблові мохи (*Bryopsida*).

¹ Ризоїди – ниткоподібні одно- або багатоклітинні коренеподібні утворення, якими мохоподібні, лишайники, деякі водорості й гриби прикріплюються до субстрату.

Здатність мохів поглинати велику кількість вологи й утримувати її зумовлює заболочування й заторфовування території. Мохи переводять значну частину поверхневого стоку в підземний і, таким чином, запобігають ерозії ґрунтів, зокрема гірських територій, вони акумулюють забрудники речовини, – зокрема радіоактивні. Деякі види мохів, що мають антибіотичні властивості, використовують у медицині. Як паливо й органічне добриво використовують продукт життєдіяльності мохів та інших болотних рослин – торф. Бріологія – галузь ботанічної науки, яка вивчає мохоподібні. В Україні зведений список мохів охоплює понад 600 видів, за іншими даними (Д. Гродзинський, 2002) – майже 800 видів.

Відділ псилотоподібні (*Psilotophyta*) – це реліктові судинні рослини. Відділ містить один клас (*Psilotops*) з одним порядком (*Psilotales*). Це невеликі трав'янисті рослини, які ведуть епіфітний¹ (грец. *επί* – над і *рослина*) спосіб життя або ростуть на родючому ґрунті чи на корі дерев у вологих тропічних і субтропічних лісах. Розмножуються спорами. Більшість представників цього відділу з'явилася на початку палеозою і давно вимерла.

Відділ плавуноподібні (*Lycopodiophyta*). Сучасні представники цього відділу – це багаторічні трав'янисті рослини з розгалуженими стеблами, густо вкритими листками, що стеляться по землі. Ростуть вони у хвойних лісах, на болотах помірної зони, ще більше їх у тундрі. У силурі та карбоні палеозою росли деревоподібні форми, які наприкінці палеозою – на початку мезозою вимерли. Деякі види в тропічних широтах ведуть епіфітний спосіб життя. Є серед них водні форми. Розмножуються спорами. Плавуноподібні поділяють на два класи: плаунові (*Lycopodiopsida*) і молодильники (*Isoetopsida*). Всього в сучасній флорі є близько 450 видів, з них в Україні 9 видів, які перебувають під охороною. Деякі плавуноподібні містять паралізуючу отруту, їх використовують у медицині для лікування алкоголізму, очних та інших хвороб, але самолікування недопустиме, ліки можна вживати тільки за порадами лікаря.

¹ Епіфіти – рослини, які оселяються на інших рослинах, але використовують їх лише як субстрат. Мають пристосування для добування поживних речовин і води з довкілля.

Відділ хвощеподібні (Equisetophyta). Як і плавуноподібні, хвощеподібні з'явилися ще в палеозої. У карбоні деревоподібні форми (каламіти) утворювали лісові масиви. Сучасні хвощеподібні мають стебло, розчленоване на вузли і міжвузля, і мутовчасте розміщення на вузлах гілок і листків. Стебла порожнисті, листки дрібні, малорозвинені. Розмноження відбувається за допомогою спор і кореневищ. Висота рослин – від декількох сантиметрів до 1 м, а в тропічних видів – до 10 м, діаметр стебла – до 2 см. За новою систематикою хвощеподібні поділяють на три класи разом з викопними гієнієвими (Hyaenidae) і клинолистими (Sphenophyllales), що цілком вимерли та хвощеподібні (Equisetopsida), що нині наявні. Хвощеподібні представлені однією родиною – хвощових (Equisetaceae), що налічує 32 види. Вони поширені здебільшого в північній півкулі, найбільше в Америці, менше в Європі, зовсім їх немає в Австралії, Новій Зеландії та тропічній частині Африки. На території України зростають всього 9 видів монотипного роду хвощів. Хвощеподібні є злісними бур'янами (хвощ польовий), деякі з них отруйні для тварин (сіно не отруйне). Їх використовують у медицині, а також як барвники, для полірування дерев'яних виробів (хвощ зимовий).

Відділ папоротеподібні (Polypodiophyta, синонім Pteridophyta). Представники цього відділу були дуже поширені в девонському періоді, зокрема, їх деревоподібні форми, які тепер збереглися в тропічних широтах. У помірних широтах переважають трав'янисті форми, які ростуть у вологих, тінистих мішаних і широколистих лісах, на болотах. У сучасних трав'янистих формах листки переважають за розмірами стебло, яке часто буває повзучим, і яке називають кореневищем.

Розмножуються папоротеподібні спорами, зібраними у спорангії, які утворюються на листках. У сучасній флорі налічують понад 10 тис. видів папоротеподібних, поширених у різноманітних природних умовах суходолу. Відділ папоротеподібних поділяють на 7 класів, 4 види з яких вимерли. Три сучасні класи: вужачкові (Ophioglossopsida), маратіопсиди (Marattiopsida) і поліподіопсиди (Polypodiopsida). Клас поліподіопсиди – найчисленніший. Зокрема, орляк звичайний, чоловічу папороть вважають космополітичними видами, а водна папороть – сальвінія плаваюча – рідкісна рослина, занесена до Червоної книги України. Безщитник жіночий – отруйна рослина. Страусове перо та

чоловічу папороть використовують у медицині. В молодому віці з чоловічої папороті японці виготовляють делікатесний салат, сировину для якого здебільшого заготовляють на Далекому Сході. Значну кількість видів папоротей використовують як декоративні рослини під час озеленення поселень.

Насінні рослини, на відміну від спорових (мохоподібних, папоротеподібних та інших), розмножуються насінням, а не спорами. У циклі розвитку переважає спорофіт (гаметофіт – лише в мохоподібних). Насінні рослини завжди різноспорові, гаметофіти в них редуковані. Насіння розвивається завдяки материнській рослині. Згодом насінина падає на землю і за сприятливих умов проростає. Розмноження насінням – прогресивніший спосіб розмноження наземних рослин. Насінні рослини представлені двома відділами: голо- і покритонасінними.

Відділ голонасінні (Pinophyta або Gimnospermae). Найхарактернішою ознакою голонасінних є те, що насінні зачатки (макроспороантії) і насіння розташовані в них на плодолистках, а не замкнені в зав'язі, як у покритонасінних рослин. Усі голонасінні – різноспорові рослини. Перші з них – насінні папороті – з'явилися наприкінці девонського періоду. Багато видів, родів і навіть цілі порядки відомі винятково як викопні форми: насінні папороті, кордаїтові, кейтонієві та ін. Голонасінні провідне місце посіли в мезозойській флорі, але наприкінці крейдового періоду їх витіснили покритонасінні. До голонасінних належать дерева й кущі, серед трав їх немає. Нині відомо близько 600 видів, які поділяють на чотири класи: саговники, хвойні, гінккові, гнетові.

Саговники (Cycadopsida) – вічнозелені деревоподібні рослини з бульбовидними або циліндричним стовбуром, здебільшого невеликі. В деяких видів стовбур досягає 20 м висоти з незначним дихотомічним розгалуженням. Листки великі папоротеподібні, перисті, розміщені пучком на верхівці стовбура. Це реліктова група рослин, відома з пізнього палеозою. У сучасній флорі поширені здебільшого у тропіках і субтропіках обох півкуль. Стовбури саговників містять крохмаль, який використовують для приготування харчового продукту – саго. Сік насіння деяких видів є отрутою могутньої дії. Проростання таких видів на пасовищах спричинило на зламі ХІХ–ХХ

століть значну шкоду вівчарству Австралії. Саговники вважають видами, які вимирають. Вони потребують охорони.

Хвойні (Pinopsida) – дерева й чагарники з лускоподібними або голчастими (хвоя) листками, що живуть на рослинах декілька років. Виняток становить модрина, яка на зиму скидає хвою. Запилюються хвойні за допомогою вітру. З'явилися вони у пермському періоді, а найбільшого розвитку досягли наприкінці мезозою – на початку кайнозою. Поширені в теплих, помірних і холодних областях земної кулі. В Україні налічують 23 види хвойних: таких родів, як тис, ялиця, ялина, сосна, модрина, яловець. Найпоширенішими є сосна звичайна (*Pinus silvestris*), сосна кримська, або палласа (*Pinus pallasiana*) – в Криму, а також ялина звичайна (*Picea excelsa*) – у Карпатах. Деякі види є реліптами, зокрема, тис ягідний (*Taxus baccata*), модрина польська (*Larix polonica*) та ін. Хвойні мають важливе господарське значення, їхню деревину застосовують у будівництві, меблевій, паперовій та інших галузях промисловості, з неї виготовляють смоли, бальзами, дубильні речовини тощо.

Гінкгові (Ginkgoopsida) – монотипний клас волонасінних, що представлений одним родом (*Ginkgo*) і видом – гінгко дволопатеве (*Ginkgo biloba*). Це реліктовий вид дерева, яке скидає листя, його висота може досягати до 30–40 м. Геологічна історія цієї рослини почалася в триасі, як і десятка інших видів цього роду. Тоді вони займали великий ареал сучасної Голарктики, але згодом вимерли. Палеоботаніки вважали, що рід зник, аж поки у Внутрішньому Китаї вчені у 40-х роках ХХ ст. віднайшли гінгко дволопатеве, яке тепер поширене в багатьох дендраріях та ботанічних садах світу.

Гнетові (Gnetopsida) відомі з палеогену. Тепер їх налічують близько 100 видів. Унікальним представником гнетових є вельвічія дивна (*Welwitschia*), ареал якої – у приокеанській частині пустині Наміб. Це дерево-карлик з товстим (до 0,5 м) стеблом висотою до 1 м. На верхній частині стебла ростуть два супротивні потужні листки довжиною до п'яти–шести і більше метрів, а на окраїні ствола над основою листків – шишки (стробіла). Ця рослина – дуже своєрідний ксерофіт (грец. *ξηρος* – сухий і рослина), яка забезпечує себе вологою майже винятково з морських туманів південної Атлантики. Деякі з ягід – насінин гнетових – вживають у їжу.

Відділ покритонасінні, квіткові (Angiospermae, Magnoliophyta). Це найчисленніший відділ вищих насінних рослин і найвища ступінь в еволюції рослинного світу. Вони виникли наприкінці юрського – на початку крейдяного періодів. Найхарактернішою ознакою покритонасінних є наявність *квітки* (звідси й назва квіткові), а також *плоду*, всередині якого міститься *насіння* (звідси покритонасінні). Запилення покритонасінних відбувається за допомогою вітру, комах, птахів, води, можливе також самозапилення. Важливою ознакою покритонасінних є наявність добре розвинених справжніх судин, що проводять воду з розчиненими в ній мінеральними речовинами. Покритонасінність – важлива перевага рослин, що дає змогу ліпше зберегти насіння від несприятливих умов і насамперед від висушування.

Покритонасінні поширилися на весь суходіл земної кулі, а деякі з них проникли у прісні водойми, де до глибини 3–5 м утворюють так звані “підводні луки” (ряска мала – *Lemna minor*), а також пристосувалися до життя в морських мілководдях (понад 50 видів рослин). На гірських схилах острова Суматри є рослина з найбільшою квіткою, розміри якої сягають до одного метра в діаметрі – рефлезія. До покритонасінних належать найвищі дерева, зокрема, евкаліпт гігантський (*Eucalyptus gigantea*). Описані екземпляри евкаліпта мали висоту до 155 м, а діаметр стовбура – 25 м. Тепер таких екземплярів немає, але дерева 100-метрової висоти ще трапляються. Одні рослини цього відділу закінчують свій життєвий цикл у декілька тижнів або й днів, а інші живуть до трьох–чотирьох тисяч років: наприклад тис ягідний (*Taxus baccata*), мамонтове дерево (*Sequoiadendron giganteum*), баобаб (*Adansonia digitata*), площа поперечного перерізу ствола якого сягає 60 м².

Покритонасінні пристосувалися до найрізноманітніших природних умов. У північній півкулі 90 представників цього відділу освоїлися на широтах 78–83° (Гренландія), у південній півкулі (на широті 64°) проростає злак – молоточник антарктичний. Піщанка мохоподібна (*Arenaria bryoides*) з родини гвоздичних росте на схилах Евересту на висоті 6218 м.

Майже всі покритонасінні – автотрофні рослини. Однак близько 400 видів з них позбавлені зеленого забарвлення, тому непридатні до процесу фотосинтезу. Отже, покритонасінні, або квіткові рослини,

які займають у сучасних умовах панівне становище і відіграють архіважливу роль у продукуванні органічної речовини, характеризуються найбільшою різноманітністю.

Покритонасінні поділяють на два класи: дводольні, або магнолієподібні (*Dicotyledones*, або *Magnoliopsida*), та однодольні, або лілієподібні (*Monocotyledones*, або *Liliopsida*). Клас дводольні поділяють на підкласи – первиннопокривні і вториннопокривні, або зрослопелюсткові. А клас однодольні – на чотири підкласи. Практичне значення покритонасінних полягає в тому, що саме до них належать всі найважливіші культурні рослини. Є десяток гіпотез про походження покритонасінних рослин, але найвірогідніша з них та, що обґрунтовує їхнє походження від голонасінних.

4.4. Царство тварин

Тварини утворюють одне з найбільших царств живих організмів на Землі. Всі тварини – гетеротрофи. Більшість з них характеризується такою ознакою, як рухливість. Серед нерухливих (сидячих) форм переважають колоніальні організми. Тварин поділяють на дві головні групи (підцарства) за рівнем організації: одноклітинні (найпростіші) і багатоклітинні (всі решту типів тварин). На рівні одноклітинних немає чіткої межі між рослинами і тваринами. Зокрема, деякі джгутикові містять хлорофіл і здатні до фотосинтезу, пересуваються за допомогою джгутиків.

Будова і функції багатоклітинних тварин у процесі еволюції значно ускладнилися. Виникли тканини, органи та їхні системи, розвинулися спеціальні складні форми поведінки, пристосування, що забезпечують сталість внутрішнього середовища, наприклад, стали температуру тіла тощо. Нині відомо близько 1,5 млн видів тварин, серед них понад 1,0 млн видів належать до типу членистоногих. Усі види тварин становлять генетичний фонд нашої планети і потребують захисту як від природного вимирання, так і знищення внаслідок браконьєрства, мисливства й антропоїчного впливу на довкілля.

Тип найпростіші (Protozoa). До найпростіших належать одноклітинні організми, єдина клітина яких має досить складну будову. Це цілісний організм, який здатний вести самостійне життя. Деякі

найпростіші можуть утворювати колонії та угруповання, з яких кожний організм виконує всю сукупність функцій (живлення, виділення тощо). Якщо у багатоклітинних організмів тіло складається з комплексів клітин, тканин і органів, які виконують певні функції, то в одноклітинних і колоніальних організмів окремі функції виконують частини однієї і тієї ж клітини, які мають назву *органелл*. З найпростіших найпримітивніші *корненіжки*, які не мають постійно зафіксованої форми тіла і пересуваються (ніби переливаючись з одного місця в інше) за допомогою так званих *псевдоподій*, *джгутиків*, *війок*. Інші найпростіші мають постійну форму тіла.

Найпростіші живляться, захоплюючи найдрібніші живі організми або пилінки органічної речовини всією поверхнею тіла або ж певною його ділянкою, яку називають *гортанню*. Одні з них хижаки, інші – травоядні або всеїдні, ще інші – сапрофіти або паразити. Деякі види мають кремнієвий скелет (радіолярії) або раковинки з вуглекислого кальцію (фораменіфери), іноді з сірчаноокислого стронцію або з органічних речовин, близьких до хітину. Оскільки раковини і скелети найпростіших не розчиняються у воді, то на морських глибинах вони можуть утворювати значні верстви відкладів.

Розмножуються найпростіші безстатевим і статевим шляхами. Одні організми діляться на дві або кілька частин, другі утворюють спори, треті – відгалуження. У деяких найпростіших простежують чергування поколінь – статевого і безстатевого. Такими є більша частина споровиків і деякі форамініфери. Найпростіші широко поширені у прісних водах, морях і в ґрунтах. Вони утворюють значну частину планктону і бентосу. В одному грамі ґрунту містяться десятки і сотні тисяч особин. Деякі живуть в організмах як сапрофіти, інші – як паразити. Одні з них ростуть у водоймах, солоність яких – до 15–20 %, інші, як деякі амеби та інфузорії, трапляються у термальних джерелах з температурою 40–50°C. Більшість найпростіших – це мікроскопічні організми (2–200 мкм). Максимальні розміри окремих видів можна побачити неозброєним оком, величина яких досягає 16 мм у діаметрі.

Серед найпростіших багато *космополітичних* форм і *убіквістів*, тобто форм, які трапляються у найрізноманітніших екологічних умовах. Деякі види мають обмежений ареал. Тепер відомо понад 30 тис.

видів найпростіших, з них на території України поширено близько 1500 видів. Найпростіших поділяють на шість класів: *саркодові*, *джгутикові*, *споровики*, *кнідоспоридії*, *мікроспоридії*, *інфузорії*. Найпростіші здебільшого є кормом для тварин. Вони відіграють важливу роль у процесі самоочищення водойм, а також під час визначення віку гірських порід (фораменіфери) та формування осадових відкладів. Серед них є паразити – збудники багатьох захворювань людини. Протистологія – наука, що вивчає найпростіші типи тварин.

Походження багатоклітинних тварин. На відміну від найпростіших, тіла всіх інших тварин складаються з багатьох клітин, об'єднаних функціонально в тканини, органи й системи органів, що взаємопов'язані в цілісний організм. Видатний вчений-ембріолог і мікробіолог І. Мечников (1845–1916) обґрунтував походження багатоклітинних організмів від одноклітинних. Предка багатоклітинних організмів він назвав спочатку *паренхімелою*, а згодом *фагоцителою*. Перші багатоклітинні організми були двошаровими. Вони склалися з *ектодерми* (грец. *ектос* – зовні та *дерма* – шкіра) і *ентодерми* (грец. *єντός* – усередині та *шкіра*). Згодом в ентодермі утворилася кишка, внутрішньоклітинне травлення змінилося на позаклітинне, порожнинне. Така послідовність змін відбувається в деяких сучасних багатоклітинних організмах в процесі ембріонального розвитку їхнього зародку.

Тип губки (Porifera, синонім Sponaria). Це найпримітивніші багатоклітинні організми, тіло яких складається з двох шарів: зовнішнього і внутрішнього, між якими міститься драглиста речовина. Губки – нерухомі водні тварини, що прикріплюються до якогось субстрату. Харчуються вони шляхом пропускання через пори води, в якій містяться органічні речовини. Вони мають скелет, утворений з окремих дрібних голок (спікул) вапнякового або кремнеземистого складу, або ж з органічної речовини – спонгіту. Розміри тіла губок – від кількох міліметрів до двох метрів у діаметрі.

Губки поширені здебільшого в морських водах (туалетна губка), але трапляються і у прісних водоймах (губка-бодяга). Бодяга не має певної форми, вона схожа на подушкоподібний нарост або має вигляд гіллястих утворень жовто-бурого або зеленого кольору. Оселяючись у гідротехнічних спорудах, губки завдають шкоди водогосподарським

об'єктам. Водночас висушену губку-бодягу використовують як лікарський засіб проти ревматизму. Губки мають велику здатність до *регенерації* (лат. *regeneratio* – відродження, відновлення). Їх у світі налічують до 5 тис. видів, в Україні – 30 видів. Губки поділяють на три класи: вапнякові (*Calcarea*, синонім *Calcispongia*), скляні (*Hyalospongia*) і звичайні (*Demospongia*).

Тип кишковопорожнинні (*Coelenterata*, *Cnidaria*) – винятково водні тварини, здебільшого морські, одні з них вільно плавають (медузи), інші ведуть прикріпленій спосіб життя (поліпи). Це двошарові тварини, між стінками тіла яких наявна драглиста речовина – мезоглей. Тіло має радіально-симетричну форму діаметром від одного міліметра до одного метра, довжина щупальців деяких видів – 30 м.

У більшості кишковопорожнинних на тілі, особливо на щупальцях, є пристосування для захисту і нападу – жальні клітини кнідобласти. Багато видів мають вапняковий або роговий скелет. Перетравлення їжі відбувається в так званій гастральній порожнині. Нервова система має вигляд безладно розкиданих нервових клітин, з'єднаних між собою відростками. Таку нервову систему називають *дифузною*.

Для кишковопорожнинних характерне нестатеве (пупкування) і статеве розмноження, часто з чергуванням поколінь. Живляться тваринною їжею, захоплюючи здобич щупальцями. Живуть на різних глибинах, прикріплені види часто об'єднуються в колонії, утворюючи коралові рифи. У деяких випадках серед колоніальних форм простежується розподіл функцій між особинами колонії. Таке явище називають *функціональним поліморфізмом*. Кишковопорожнинні значною мірою здатні до регенерації. Гідру, наприклад, можна протерти через сито, і невеликі групи клітин можуть утворити новий організм.

Відомо близько 9 тис. видів кишковопорожнинних, з них 44 види – у Чорному морі. Цей тип поділяють на три класи: *гідрозої*, *коралові поліпи* і *сцифомедузи*. Реброплавів, яких раніше зачисляли до кишковопорожнинних, виокремлено в окремий тип. Коралові поліпи, наприклад, відіграють важливу роль у формуванні рифоподібних підводних і надводних форм морського рельєфу: берегових і бар'єрних рифів, а також атол. Таким рифом міоценового періоду

є, зокрема в Україні, *товтри*. Відклади товтр використовують як будівельний матеріал, а також як вапняк для цукрової промисловості, що завдає великої шкоди цьому унікальному ландшафтові. Червоні і чорні корали високо оцінюють в ювелірній справі. Корали надзвичайно вимогливі до якості довкілля, зокрема до солоності, освітленості й температури води. Солоність має бути нормальною – 35‰, освітленість – не менше ніж 50% від денної, а температура води – не нижчою ніж 20,5°C.

Тип Реброплав (*Stenophora*). На відміну від кишковопорожнинних, до яких раніше зачисляли реброплавів, вони не мають жалких клітин. Тіло в них мішкоподібне радіально-симетричне, двопрорізне, драглисте й прозоре, довжиною від 2 мм до 1,5 м. Більшість видів мають пару мацалець з клейкими клітинами, якими захоплюють їжу (дрібні організми планктону, ікру, мальки риб).

Це вільноплаваючі, рідше повзаючі або сидячі організми, які пересуваються за допомогою восьми рядів меридіонально розташованих гребних пластинок, так званих ребер (звідси й назва типу). Розмноження статеве, особинам цього типу властива двостатевість, тобто наявність чоловічих і жіночих статевих ознак – *гермафродитизм* (грец. *έρμαφρόδιτος* – Гермафродит – син Гермеса й Афродіти, двостатева особа). Тип містить один клас з 90 видами. У Чорному морі водиться один вид – *Pleurobrachia rhododactyla*.

Черви – численна група безхребетних тварин, які характеризуються великою різноманітністю. Однак деякі найзагальніші особливості властиві всім червам. Черви двобічносиметричні тварини, в яких немає кінцівок. Стінка їхнього тіла складається зі шкіри і мускулатури, яку називають шкірно-м'язовим мішком, де містяться внутрішні органи. Серед червів є багато паразитичних форм, яких крім п'явок, об'єднують під спільною назвою гельмінти. Гельмінти, так само, як і часто вживана назва глисти, – поняття збірне, а не систематичне. Всього налічують близько 20 тис. видів. Їх поділяють на плоскі та круглі черви, немертини, кільчасті черви і червоподібні, або щупальцеві.

Тип плоскі черви (*Phathelminthes, Platyodes*) – безхребетні тварини з двобічно-симетричним тілом довжиною від 0,1 мм до 15 м, суцільним або розділеним на членики *листкаподібною, пластинчаст-*

тої або стрічкоподібної форми. Органи чуття сконцентровані на передньому кінці, що дає змогу тварині обстежувати перед собою простір. Тіло покрите мерехтливим війчастим епітелієм або кутикулою (лат. *cuticula* – шкірка). Травна система складається з трубки, що сліпо закінчується, а в багатьох паразитичних форм її немає, як і кровоносної та дихальної систем. Статева система гермафродитна, а нервова складається з парного мозкового ганглія і парних поздовжніх стовбурів. Уперше в процесі еволюції з'являються органи виділення у вигляді системи каналів.

Плоскі черви трапляються у прісних водах, морях і вологому ґрунті, багато паразитичних форм, які локалізуються в різних органах тварин і людей, спричиняючи гельмінтози – хвороби, зумовлені паразитичними червами. Відомо понад 12,5 тис. видів цих тварин, які поширені на всій земній кулі. Паразити людини – свинячий солітер або ціп'як, бичачий солітер, широкий лентець, ехінокок та інші потрапляють в організм з м'ясом тварин, птиці, риби. Наприклад, свинячий ціп'як у личинковій стадії живе в м'язах свиней, а в дорослій – в кишечнику людини, досягаючи іноді декількох метрів довжини і вражаючи внутрішні органи. Людина заражається не лише тоді, коли споживає продукти, а й коли гладить свійських тварин.

Тип первиннопорожнинні черви (Круглі черви) (Nemathelminthes). Ці тварини мають витягнуте несегментоване тіло довжиною від 0,04 мм до 8,4 м. У поперечному розрізі круглої форми. В тілі є первинна порожнина (схізоцель), звідки назва типу. Ротовий отвір розміщений на передньому кінці тіла, а різні відділи кишківника спеціалізуються на виконанні послідовних етапів розкладання і всмоктування їжі. В них немає кровоносної і дихальної систем. Органами виділення є протонефридії або шкіряний покрив. Нервова система – у вигляді кільця навколо гортані.

Первиннопорожнинні поширені на всій земній кулі у морських і прісних водах, ґрунтах, багато видів паразитує в організмі тварин, людини, рослин, спричиняючи захворювання – нематодози. Всього цих тварин налічують 13 тис. видів, які об'єднані у п'ять класів: черевовійчасті черви, нематоди, кіноринхи, волосові, коловертки і пріапуліди. Один з найліпше вивчених представників паразитичних форм цього типу – аскарида.

Тип немертини (Nemertini). Тіло цих тварин переважно видовжене циліндричне і може сягати від 1 мм до 30 м. Характерною особливістю немертинів є довгий висувний хоботок. Немертини – хижаки, але й паразити. Кровоносна система добре розвинута. Органів дихання немає, роздільностатеві, запліднення зовнішнє. Живуть у морях, здебільшого у складі бентосу, зрідка в прісних водоймах та вологих місцях суходолу. Відомо близько 1000 видів, у Чорному морі водиться 35 видів. Живляться молюсками та червами. Самі вони є поживою для риб. Тип містить один клас – немертини.

Тип кільчасті черви, кільчаки, анеліди (Annelida). Це найорганізованіші представники групи червів. Їхнє тіло двобічносиметричне, видовжене, посеgmentоване іноді з рухливими виростками – параподіями, довжина яких від долі міліметра до 3 м. Травна система цього типу тварин складається з ротової порожнини, гортані, середньої та задньої кишок. Нервова система складається з нервового ганглія, що розташований навколо гортанного кільця і черевних нервових тяжів. Кровоносна система здебільшого замкнена, дихання шкірне. Органи розмноження різно- й одностатеві.

Багатьом видам кільчастих червів властива регенерація. Живуть кільчасті черви в морях і прісних водоймах, у вологому ґрунті. Серед них є хижаки, паразити та рослиноїдні форми. Належать до групи вищих червів. Тип налічує 9 тис. видів, з яких 300 видів поширені в Україні. Кільчасті черви поділяють на три класи: *багатоцетинкові (або поліхети)*, *малоцетинкові (або олігохети)* і *п'явки*. Найбільш вивчений представник цього типу – дощовий черв'як.

Тип щупальцеві. (Tentaculata). Спільними ознаками, що дали підставу об'єднати цих тварин в єдиний тип є те, що їхнє тіло не чітко розчленоване на три відділи: про-, мезо- і метасому; порожнина тіла вторинна; кишківник утворює петлю, анальний отвір розташований на передньому кінці, недалеко від ротового. Тварини цього типу роздільно- або одностатеві. Живлення відбувається за допомогою щупалець, покритих війками. Щупальцеві поширені здебільшого в морях. Їх налічують близько 4,7 тис. видів, об'єднаних у три класи: *мохуватки, плечоногі й фороніди*, яких деякі зоологи розглядають як типи. В морях України водяться понад 20 видів. З форонід у Чорному морі живе *Phoronis euxinicola*.

Тип молюски або м'якуни (Mollusca) вирізняється великою кількістю видів (понад 130 тис. видів) і великою різноманітністю. Це здебільшого морські та прісноводні, рідше наземні тварини. Розміри тіла сягають від 1 мм до 20 м, форма – двобічносиметрична, рідше асиметрична, спіралью закручена, без внутрішнього скелета (за винятком деяких головоногих). Більшість видів має захисну черепашку, здебільшого суцільну, рідше – двостулкову. Внутрішня поверхня черепашки вистелена особливою шкірою – *мантією*. Органом руху є непарний мускулистий виріст черевної частини тіла – *нога*. Між мантією і тулубом є порожнина, в якій містяться зябра, відкриваються видільні та статеві отвори.

Травна система у молюсків поділена на передню і задню кишки, в гортані є специфічний апарат для подрібнення їжі – *терка*. Кровоносна система незамкнена, серце складається зі шлуночка та пересердь. Органи дихання – в більшості видів первинні зябра, в наземних – легені. Органи виділення – нирки, що нагадують метанефридії. Нервова система розкидано-вузлового типу. Розмноження статеве. Вони ведуть різноманітний спосіб життя: прикріплений, риючий, повзаючий. Серед них є рослино- і всеїдні тварини.

Тип молюски налічує близько 130 тис. видів, поділених на сім класів: панцирні, борозенчасточеревні, моноплакофори, двостулкові, лопато-, черево- та головоногі. В Україні водиться понад 300 видів. Деякі молюски досягають вражаючих розмірів. Наприклад, тридакна (*Tridacna qiqas*) досягає 1,5 м, а її маса – 250 кг; (маса власного тіла не перевищує 30 кг, а решта – маса раковини). Вік цих гігантів – від 100 до 300 років. Довжина гігантських кальмарів деколи сягає 18 м. Окремі види молюсків використовують в їжу (каракатиці, кальмари, восьминоги), з інших видобувають (вирощують) перли. Водночас серед молюсків є шкідники сільського господарства (слимак виноградний – *Helix aspea*), а також руйнівники гідротехнічних споруд і морських суден.

Тип членистоногі (Arthropoda). За кількістю представників цей тип найбільший серед усіх тварин, налічує близько 1,5 млн видів. Їхня частка в царстві тварин наближається до 90%. За багатьма ознаками ці тварини близькі до кільчастих червів, від яких вони, на думку багатьох учених, походять. Подібно до предків, тіло члени-

тоногих поділене на сегменти. Двобічносиметричне тіло в різних систематичних групах має різну кількість сегментів, але здебільшого голову, груди й черевце. Зверху воно покрите хітиною кутикулою. Кінцівки членисті (звідки й назва), вони виконують різні функції – руху, захоплювання їжі, дихання тощо.

Травна система має форму трубки, поділеної на передню, середню і задню кишки, з якими пов'язані секреторні залози. Кровоносна система не замкнена, з центральним пульсуючим органом – *серцем*, функцію крові та целомічної рідини виконує *гемолімфа*. Органи дихання – зябра або трахеї, рідше – легеневі мішки, добре розвинуті фасеточні очі. Нервова система ланцюжкового типу, яка складається з парного головного мозку навкологортанного кільця та червеного ланцюжка.

Розмноження членистоногих статеве, серед них є роздільно- й одностатеві види. Спосіб життя членистоногих надзвичайно різноманітний, вони населяють суходіл, океан і прісноводні водойми. Членистоногі відіграли і відіграють важливу роль в еволюції життя на Землі. З ними пов'язують еволюцію квіткових рослин. Багато видів членистоногих використовують в їжу (річкові раки, омари, краби) або для отримання цінних продуктів (бджоли), інших речовин (шовкопряд) тощо. Водночас чимало видів є шкідниками сільськогосподарських культур (колорадський жук, сарана), паразити людини та свійських тварин, носії хвороб (малярійний комар, іксодові кліщі та багато інших).

Членистоногі об'єднані в такі класи: *ракоподібні*, *багатоніжки*, *комахи*, *трилобіти* (вимерли), *павукоподібні* і як доповнення до типу – *морські павуки*, *тихоходи*, *п'ятиустки*. В Україні поширено близько 25 тис. видів членистоногих.

Тип погонофори (Pogonophora). Це винятково морські тварини, тіло яких довжиною від кількох до 50 см, шириною 0,1–6 мм, червоподібне, заховане в хітинову трубку, що досягає іноді 1,5 м. Рота, кишковика і заднього прохідного отвору немає. На передньому кінці тіла міститься головна лопать і складний махальний апарат. Кровоносна система замкнена, а нервова складається з нервового скупчення (мозку), від якого відходить спинний нервовий тяж і бічні вирости. Це здебільшого глибоководні організми бентосної екологічної групи

Світового океану. Вони відомі лише з 1914 року. Всього описано близько 120 видів.

Тип щетинкощелепні (Chaetognatha). Це безхребетні морські тварини, тіло яких видовжене (довжина 0,5–10 см), напівпрозоре з хвостовим і бічними плавцями, вкрите багат шаровим епітелієм, як у хордових тварин. Кровоносною, дихальною та видільною систем немає. Особини двостатеві (гермафродити). Нервова система добре розвинута. На голові є два пучки сильних щетинок, здатних захоплювати здобич. За особливостями будови й розвитку щетинкощелепні є чітко відособленою групою тварин, положення яких в зоологічній системі ще не визначено. Це монотипний тип тварин, до якого належить один клас – щетинкощелепні (Chaetognatha) з єдиною родиною і близько 50 видами. В Чорному і Азовському морях водиться чотири види цього типу.

Тип голкошкірі (Echinodermata). Тварини цього типу дуже своєрідні. Розмір їхнього тіла становить від кількох міліметрів до 5 м, форма тіла здебільшого радіально-симетрична, куляста або дископодібна (морські їжаки), зіркоподібна (морські зірки), квіткоподібна (морські лілії), рідше видовжена червоподібна (голонтурії). Ротовий отвір розміщений на нижньому боці. Скелет складається з вапнякових пластинок, часто з шипами і голками, порожнина тіла – вторинна.

У воді голкошкірі рухаються за допомогою особливої амбулаторної системи, що виконує рухову, дихальну і дотикову функції за допомогою численних ніжок. Кровоносна система голкошкірих радіального типу, видільної система немає, особини – роздільностатеві, органи чуття розвинуті слабо. Живляться голкошкірі рослинною їжею, детритом, дрібними тваринами бентосу. Це зазвичай придонні тварини, лише офіури можуть рухатися у товщі води. Вони поширені у всіх океанах і морях, але більшість видів – у теплих водах. Деякі з них, а також ікру морських їжаків споживають люди. Морські зірки завдають значної шкоди деяким морським екосистемам, спустошуючи, наприклад, устричні популяції.

Голкошкірі існують з докембрію. З них складається дербіширський і бельгійський мармури, трахітовий вапняк та інші метаморфізовані породи. Тип налічує близько 6 тис. видів, які утворили п'ять сучасних класів: морські зірки, офіури, морські їжаки, голонтурії,

морські лілії. У морських водах України водяться голонтурії (вісім видів) і офіури (чотири види), представників інших класів немає.

Тип хордові (Chordata). Хордовими називають тварин, для яких характерна хорда або так звана спинна струна, що є опорою тіла, внутрішнім осьовим скелетом. Над хордою міститься центральна нервова система, під хордою – центральний орган кровообігу (серце). У більшості хордових у дорослому стані *хорда* більшою чи меншою мірою змінюється *хребтом*. Центральна нервова система представлена трубкою, передній відділ якої у більшості видів розростається і перетворюється в *мозок*. Під основним скелетом розміщений травний тракт. Передній відділ кишковика нижчих хордових має ряд зябрових щілин. У водних тварин вони зберігаються протягом усього життя, в наземних – тільки в ембріональному стані.

Водночас хордові мають ознаки, властиві і деяким типам безхребетних тварин. Зокрема, двобічна симетрія і метамерія (повторення одних і тих же органів – хребців, м'язових елементів, спинномозкових нервів, частково кровоносних судин) є спільною ознакою для хребетних червів і членистоногих, вторинна порожнина тіла, або целом, є також у кільчастих червів, голкошкірих; вторинний рот – ознака, спільна з голкошкірими.

Хордових відомо понад 52 тис. видів. Кількість описаних видів збільшується завдяки дослідженню Світового океану і важкодоступних регіонів суходолу, про видовий склад поки що немає повної інформації. Це стосується насамперед водних видів хордових. Тип хордових поділяють на три підтипи: *покривники*, *безчерепні* та *хребетні*.

Покривники, або *личинкохордові* (Tunicata, або Urochordata), – морські тварини, одиночні або колоніальні, невеликої довжини (0,3–50 см). Тіло покрите хітиноподібною оболонкою (тунікою). Живляться пасивно – фільтруючи велику кількість води. Відомо близько 1100 видів, з них у Чорному морі – 9 видів.

Безчерепні (Ascania) – примітивні тварини без черепа і головного мозку, тіло сегментовано. До них належать ланцетники – маленькі (1,5–8 см) веретеноподібні морські тварини з хвостовим плавцем у вигляді ланцета. У Чорному морі водиться два види.

Хребетні (Vertebrata, Craniota) – найвище організовані тварини. Тіло хребетних двобічносиметричне, осьовий скелет – хрящовий або

кістковий хребет (звідси й назва). Поширені у всіх частинах Суходолу й Океану. Саме хребетні виявилися найпрогресивнішою гілкою з трьох підтипів хордових. З 52 тис. хордових близько 50 тис. видів належать до хребетних, які розподілені на сім класів: *круглороті, хрящові риби, кісткові риби, земноводні* (всіх їх об'єднують у групу анамній), *плазуни, птахи і ссавці* (об'єднують у групу амніот).

4.5. Царство грибів (Fungi, Mycota)

Згідно із сучасною систематикою, гриби виділено в самостійне царство. Гриби, очевидно, мають поліфілотичне походження, тобто різні відділи або інші таксони виникли незалежно один від одного. Сучасні біохімічні дослідження довели спорідненість грибів з тваринами: наявність в обміні речовин сечовини, а в клітинній оболонці – хітину (азотомісний полісахарид), запасними продуктами є глікоген (тваринний крохмаль); синтез мізину (діамінокапронова кислота) здійснюється таким же шляхом, як і в тварин. Проте деякі ознаки поєднують гриби з рослинами: необмежений ріст, живлення шляхом абсорбції поживних речовин усією поверхнею гіф (грец. *υφή* – тканина, павутина). У грибів добре виражена клітинна оболонка, способи розмноження подібні до рослин. Царство грибів охоплює близько 100 тис. видів. Науку про гриби називають *мікологією*.

Відділ слизовики, або міксоміценти (Мухомycota, Мухомyceta), – це безхлорофільні грибоподібні організми, вегетативне тіло яких складається з плазмодію – безбарвної або яскраво забарвленої маси багатоядерної протоплазми, позбавленої оболонки. Величина плазмодія може сягати від мікроскопічних розмірів до метра квадратного. З часом він вкривається оболонкою і перетворюється на плодові тіла із спорами, їм властивий гетеротрофний спосіб живлення – вони сапрофіти (грец. *σαπρός* – гнилий і рослина), тобто живляться органічними сполуками решток мертвих рослин і тварин, або виділенням живих.

Слизовики мають здатність рухатися зі швидкістю до 0,1 мм за хвилину амебоподібним способом, що наближає їх до царства тварин. Тому їх іноді називають *Mycetozoa*. Це свідчить, що вони є проміжними організмами між рослинами і тваринами. Налічують слизовиків

близько 500 видів. Вони поширені в тінистих лісах, лісовій підстилці, гнилих рослинах, у тріщинах пнів, між корою і деревиною. Деякі з них є збудниками захворювань культурних рослин: гила капусти, порошиста парша картоплі та ін. Походження слизовиків пов'язують з пристосуванням найпростіших джгутикових до наземного способу життя.

Відділ справжні гриби (Mycota, Fungi). Всі справжні гриби – гетеротрофні організми, котрі позбавлені хлорофілу. Вегетативне тіло грибів називають *міцелієм* (грец. *μυκήσ* – гриб), або грибноцею. Розмноження в них вегетативне або спорове. Тіло грибноці складається із системи тонких ниток-гіф, які мають верхівковий ріст, можуть бути розгалуженими або нерозгалуженими. Прямі сонячні промені негативно впливають на ріст і спороношення більшості з них, а світло не є обов'язковим чинником для розвитку міцелію. Міцелій розвивається здебільшого протягом кількох діб, але деякі групи грибів (трутовики, іржасті, деякі шапкові) мають багаторічний міцелій.

Справжні гриби мають широке поширення, багато з них є космополітами. Вони відіграють важливу роль в колообігу речовин у природі, розкладаючи рештки організмів і формуючи гумусовий горизонт ґрунтів. Препарат пеніцилін є продуктом життєдіяльності роду грибів пеніцил. Його використовують як антибіотичний засіб у медицині. За допомогою інших грибів отримують лимонну кислоту. Багато вищих грибів використовують як продукт харчування.

Усього налічують понад 10 тис. вищих грибів, з них в Україні відомо понад 2 тис. видів. У сучасній системі грибів виділяють такі класи: хітридіоміцети, ооміцети, зигоміцети – нижчі гриби й аскоміцети, або сумчасті гриби, базидіоміцети і дейтеромицети – вищі гриби.

Треба пам'ятати, що гриби мають не тільки позитивне, а й негативне значення. Багато з них є паразитами (іржисті гриби), що зумовлюють хвороби рослин і недобір урожаю, а також псують дерев'яні будівлі тощо. Серед грибів є чимало видів, шкідливих для здоров'я людини і тварин. Зокрема, деякі з них спричиняють захворювання легенів, нігтів, шкіри, волосся та інших органів. Особливо небезпечними є отруйні гриби, яких лише в межах Українських Карпат з ранньої весни до пізньої осені росте 26 видів.

Відділ лишайники (Lichenophyta). Лишайники є своєрідною групою нижчих рослин, що складаються з двох інших організмів – гриба (мікобіонта) і водорості (фікобіонта). Досі вважали, що ці організми мають у складі лишайника симбіотичні (натуралістичні) відношення, тобто фотосинтезуюча водорість постачає гриб органічними речовинами, а гриб своїми гіфами захищає водорість від перегрівання й надмірного освітлення, забезпечує водою й мінеральним живленням. Проте внаслідок спеціальних досліджень виявлено, що і водорість, і особливо гриб, поводяться так, як паразити.

Стосовно виникнення лишайників є погляд, що ліхелізовані гриби, які виникли поліфілетично (полі і грец. *φύλον* – рід, плем'я), тобто внаслідок конвергенції багатьох предкових груп. Ці організми росли поряд з водоростями й утворили нову групу рослин. Це стало підставою для того, щоб лишайники були віднесені до царства грибів. За зовнішнім виглядом і формою лишайники поділяють на накипні, або кіркові, листуваті та кущисті. Найпримітивніші з них *накипні* (вони становлять до 80% видового складу), організованішими є *листуваті*, наприклад ісландський мох (*Cetragia*), а найскладнішу будову мають *кущисті* лишайники, в яких слань має форму чагарника (всього 30 видів). До кущистих лишайників належать кладонія (*Cladonia*), евернія (*Evernia*), уснея, або бородач (*Usnea*), та ін.

Щодо субстрату та інших едафічних умов вирізняють *епілітні* (ростуть на виходах гірських порід); *епіфітні* (на корі дерев і чагарників); *епіфільні* (на листках і хвої вічнозелених рослин); *епіксилні* (на гнилій деревині) та ін. Характерною особливістю лишайників є їхня невибагливість до умов існування. Вони можуть тривалий час (до п'яти років) жити без вологи, витримувати низькі (до -50°C) і високі (до 60°C) температури, дію сонячних і радіоактивних променів тощо. Вони дуже повільно ростуть (3–5 мм/рік) і дуже чутливі до чистоти повітря, зокрема, до забруднення його сполуками сірки і важкими металами.

Лишайники першими заселяють безплідні місця, тому їх називають рослинами-піонерами у процесі формування біоценозів. Вони є кормом для північних оленів (ягель). Їх використовують для виготовлення лікарських препаратів та в парфюмерній промисловості. Високу чутливість лишайників до забруднення природного довкілля

і, насамперед, атмосферного повітря використовують як індикатор його екологічного стану. Вважають, що ліхоіндикація – надзвичайно перспективний метод, який ґрунтується на кількісних показниках вмісту речовин-забрудників у тілі лишайника.

Запитання для контролю і самоконтролю

1. Що вивчає біосистематика? Які її основні завдання?
2. Хто з античних учених започаткував класифікацію живих організмів і за якими ознаками?
3. Хто вперше розробив штучну класифікацію рослин?
4. Охарактеризуйте систему рослин, запропоновану К. Лінеєм.
5. Хто вперше розробив природну (філогенетичну) класифікацію рослин?
6. Назвіть учених, які зробили найбільший внесок в розробку сучасної системи органічного світу.
7. Назвіть таксони (категорії) сучасної системи органічного світу для рослин і тварин. Охарактеризуйте вид як головне поняття біології й систематики.
8. Якими сучасними методами користується систематика для уточнення родинних зв'язків між різними видами, родами тощо організмів?
9. Що таке віруси і де їхнє місце в метасистемі органічного світу?
10. Охарактеризуйте царство дроб'янок.
11. Нижчі рослини. Характерні ознаки, класифікація, поширення і використання.
12. Вищі рослини. Характерні ознаки і класифікація.
13. Охарактеризуйте відділи голо- і покритонасінних рослин.
14. Царство грибів. Характерні ознаки, класифікація, значення для природи і людини.
15. Роль і значення найпростіших у біосфері.
16. Безхребетні тварини. Класифікація і характеристика найчисленніших типів.
17. Хордові тварини. Характерні ознаки, класифікація, поширення.
18. Підтип черепних тварин. Характерні ознаки, класифікація, кількість, поширення.

Список літератури

- Аллен Р. Ф. Наука о жизни / Пер. с англ. М., 1981.
Біологічний словник. 2-ге вид. К., 1986.

Боговик І. В. Нижчі рослини. Львів, 1963.

Джеффри Ч. Биологическая номенклатура / Пер. с англ. М, 1980.

Жизнь животных: В 7 т. 2-е изд, перераб. М., 1987–1989.

Жизнь растений. В 6 т. М., 1974–1982.

Систематика вищих рослин: Лабораторний практикум / За ред. проф. В. І. Чопика і проф. О. Л. Липи. К., 1989.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966.

5. ВЧЕННЯ ПРО БІОЦЕНОЗИ, БІОГЕОЦЕНОЗИ, ЕКОСИСТЕМИ

Праці видатних натуралістів ХІХ ст. О. Гумбольдта, Ч. Дарвіна, В. Докучаєва та інших дали небувалий поштовх для розвитку багатьох нових напрямів природничої науки. Одним з таких прогресивних напрямів дослідження живої й неживої природи виявилось вчення про угруповання живих організмів та їх природне довкілля. Розвиток цього напрямку розпочався наприкінці ХІХ ст., коли ботаніки, зоологи та біогеографи зробили рішучий крок від вивчення *ареалів* систематичних груп рослин і тварин (видів, родів, родин тощо) до дослідження їхніх *угруповань* в межах більш-менш однорідних природних умов. Такі угруповання згодом одержали назву *біоценозів*, а наука яка їх досліджує, – *біоценологія*.

Біоценоз складається з представників усіх царств живих організмів – рослин, тварин, грибів та мікроорганізмів. Частина біоценозу, яка сформована рослинами, має назву *фітоценоз*, відповідно, тваринами – *зооценоз*, грибами – *мікоценоз*, і мікроорганізмами – *мікробоценоз*. Вся сукупність живих організмів певної ділянки суходолу чи океану одержала назву *біоценозу* (в науку запровадив К. Мьобіус, 1877).

Інші вчені досліджували взаємовідношення не тільки між живими організмами, а й між біоценозами й абіотичними компонентами природного довкілля (*біотопом*), і об'єкт свого дослідження назвали *біогеоценозом*, а науку, що його досліджує, – *біогеоценологією*.

5.1. З історії виникнення біоценології

Дослідження угруповань живих організмів розпочалося з дослідження фітоценозів. Пріоритет таких досліджень належить відомому польському й українському досліднику Й. Пачоському, який народився на Рівненщині й до 1923 р. вивчав рослинність головно на теренах України. З приводу зародження фітоценології росій-

ський геоботанік В. Альохін (1944) зазначав: *“...що стосується історії фітоценології, то її виникнення відноситься до самого кінця минулого століття. Особливо багато в цьому відношенні зробив Й. Пачоський, який в 1891 році вказав на те, що розділ ботаніки, який вивчає поєднання рослин, є особливою дисципліною і має окремий об'єкт дослідження, а саме – рослинну формацію. Цю нову науку він назвав “флорологією”. Згодом Й. Пачоський (1896) змінив назву запропонованої ним науки на “фітосоціологію”, а з часом і цю назву змінив швейцарський ботанік Х. Гамс (1918) на нову – “фітоценологія”.*



Й. Пачоський
(1864–1942)

Російські ботаніки І. Коржинський і П. Крилов, поряд з вивченням окремих видів рослин, їхніх видів, родів, родин тощо, пропонували досліджувати угруповання рослин та зв'язки між ними. Значний внесок у розвиток фітоценології на початковому етапі її розвитку зробив відомий лісознавець Г. Морозов (1867–1920), який розробив вчення про типи лісу, закономірності зміни деревних порід, розглянув ліс як єдність. У 1914 р. він опублікував ґрунтовну статтю “Ліс як явище географічне”, у якій йдеться про те, що різні форми рельєфу, освітлення, зволоження, ґрунти спричиняють географічну диференціацію лісу, роблять його “явищем географічним”. Оцінюючи роль географічного середовища, Г. Морозов у своїй головній праці “Вчення про ліс” (1920) писав, що *“ліс і його територія мають змикатися в єдине ціле, в географічний індивідуум, біоценозу”* і що найхарактернішим для лісу *“є елемент взаємодії між деревною рослинністю, з одного боку, між нею і довкіллям – з іншого”*.

На початку ХХ ст., зокрема після III Міжнародного ботанічного конгресу, що відбувся в 1910 р. у м. Брюсселі, в Західній Європі сформувалися дві школи геоботаніків: франко-швейцарська (Цюріх – Монтел'є), яку очолили Ж. Браун-Бланке, Г. Брокман-Єрош і Е. Рюбель, та шведська (Упсальська), до якої належали Г. Дю-Ріє та Г. Освальд. Франко-швейцарська школа більше уваги приділяла флористичному вивченню рослинних угруповань і життєвих форм рослин, а шведська зосередила увагу на структурі угруповань, домінантах і едифікаторах

кожного ярусу угруповання. Представники обох шкіл вживали в своїх працях термін “фітосоціологія” (Е. Рюбель, 1920; Г. Дю-Ріє, 1921) у тому розумінні, яке запропонував Й. Пачоський.

Праці Й. Пачоського мали значний вплив на багатьох учених, у тому числі, як зазначає Г. Наумов (1969), і на В. Сукачова (1880–1967), який розробив поняття про біогеоценоз. Під цим поняттям він розумів “...сукупність однорідних природних явищ (атмосфери, гірських порід, рослинності, тваринного світу і мікроорганізмів, ґрунтів і гідрологічних умов) на певному протязі земної поверхні, що має свою особливу специфіку взаємодії цих складових компонентів і певний тип обміну речовиною та енергією між собою та іншими явищами природи і є внутрішньо суперечливою єдністю, що перебуває в постійному русі й розвитку” (1964). Основи вчення про біогеоценоз, започаткував В. Станчинський (1933), згодом його розвинули й поглибили В. Сукачов (1940), П. Погребняк (1952), В. Диліс (1978), М. Голубець (1997, 2000) та інші вчені. Структуру біогеоценозу зображено на рис. 5.1.

Водночас з поняттям “біогеоценоз” на заході обґрунтували поняття “екосистема”, введене в науковий вжиток А. Тенслі (1935). Незважаючи на невизначеність обсягу цього терміна (Г. Григора, В. Соломаха, 2000), він набув широкого визнання й застосування. Багато вчених вважають його синонімом “біогеоценозу” й розуміють під ним “функціональну єдність угруповання організмів з природним довкіллям”, а головними ознаками – “цілісність та відносну стійкість до зовнішніх впливів, що виявляється у здатності до саморегуляції й самопоновлення”.

М. Голубець (2000) з приводу поняття “екосистема” та науки, що досліджує цей об’єкт, зазначає: “Незважаючи на те, що поняття про екосистему сформульоване майже сім десятиліть тому, що майже півстоліття тому Л. Бергаланфі та інші дослідники опрацювали теорію систем і стільки ж часу розвивається “новий кількісний напрям – екологія екосистем” (Одум, 1986), ще й дотепер існують сумніви щодо того, чи екосистеми підпоряд-

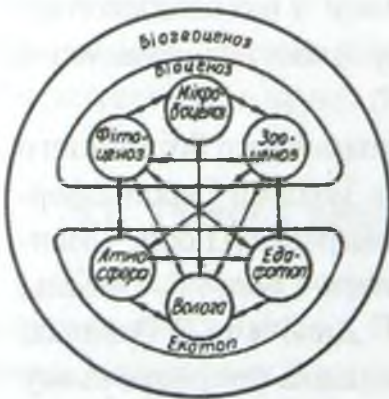


Рис. 5.1. Структура біогеоценозу

ковуються законам існування цілісних систем і чи їм властиві риси самоорганізації і саморегуляції". Своїми працями М. Голубець (1997, 2000) деталізував атрибути цієї науки, її термінологічний апарат та світоглядне значення і, таким чином, поглибив чимало положень, започаткованих Д. Хатчінсоном (1948), Ю. Одумом (1977, 1986), Р. Ріклефсом (1979) та іншими вченими.

5.2. Головні ознаки біоценозу

Біогеографія головну увагу зосереджує на закономірностях і особливостях розселення та розміщення угруповань живих організмів (біоценозів) у природному довкіллі (біотопах), котрі в своїй суперечливій єдності формують біологічне та ландшафтне різноманіття (розмаїття). Первинними ланками ієрархічних систем такого розмаїття є біогеоценози, екосистеми, ландшафтні системи, геореали рівня асоціацій біоценозів, мікроекосистеми, фації, варіанти геореалів.

Сутнісні та картографічні польові дослідження геопросторових систем за задалегідь заданою програмою розпочинаються здебільшого з фіксацій *видового складу, структури та місцеположення біоценозу*. Саме ці ознаки біоценозу вважають головними. Основу будь-якого як суходільного, так і водного біоценозу становить фітоценоз. Зооценоз, мікоценоз, мікробоценоз зазвичай є похідними від фітоценозу. З огляду на це головна увага у процесі дослідження біоценозу приділяється видовому складу, структурі та місцю розташування фітоценотичного покриву, який є комплексним індикатором не лише біоценозу, а й біогеоценозу та ландшафтної системи загалом.

Склад і будова біоценозів, їхній аспект, характер взаємозв'язків між компонентами змінюються залежно від екологічних чинників: літологічного складу порід, рельєфу, ґрунтів, гідрокліматичних умов тощо. З огляду на це набір біоценозів, їхні особливості змінюються не тільки в межах кліматичних зон та регіональних утворень, а також у межах окремих ландшафтів. Завдяки поєднанню біологічних і географічних закономірностей біоценоз є *біологічним і географічним поняттям*.

Виникає запитання: яку за розмірами територію, заселену живими організмами, можна вважати біоценозом? На думку А. Вороньова, найменшою категорією, яку можна вважати біоценозом, є сукупність

рослин, тварин і мікроорганізмів, які заселяють найменшу морфологічну частину ландшафту – фацію (Н. Солнцев, 1948), або біогеоценоз (В. Сукачев, 1950).

Отже, в територіальному плані межі біоценозу збігаються з межами фації – найменшого за площею фізико-географічного об'єкта, який водночас є найбільш однорідним за фізико-географічними умовами. Сукупність фізико-географічних умов (або природних чинників довкілля) утворюють біотоп, або місцеположення. Стосовно наземних тварин, як синонім терміна “місцеположення”, найчастіше застосовують термін “стація” – ділянка геопростору із сукупністю фізико-географічних умов, необхідних для існування тваринного виду, наприклад, стація білки, стація лисиці тощо.

Біотопи територіально об'єднані у більші підрозділи, які називають *біохори* (грец. *διο* і *χωρα* – простір). Зокрема, біотопи зандрових і алювіальних рівнин, еолових і льодовикових форм рельєфу з виходами корінних порід утворюють поліську біохору. Однак частіше біохору ототожнюють з природною зоною. Зокрема, біотопи піщаних, глинистих, кам'янистих та інших пустель утворюють біохору пустель. Найбільші підрозділи географічної оболонки – суходіл, океан, внутрішні моря та водойми з відповідним набором абіотичних чинників утворюють життєві області, які поділяють на біохори (природні області).

Дослідження будь-якого біоценозу починають з визначення: а) видового складу; б) структури; в) біотопу. Під *видовим складом* розуміють *весь набір видів рослин, тварин, грибів і мікроорганізмів, які трапляються в межах певного біотопу*. Видовий склад фітоценозу, порівняно із зооценозом, є переважно стабільним. Тварини рухливі й можуть мігрувати з місця на місце. Тому визначити їхню кількість досить складно. Ще складніше визначити видовий склад грибів та мікроорганізмів.

Найбільшим видовим багатством характеризуються біоценози, що утворюють біом екваторіальних і тропічних вологих лісів, найменшим, відповідно, біоценози, що утворюють біом полярних льодових пустель. Серед наземних біоценозів найбільшим видовим багатством характеризуються квіткові рослини, дещо меншим – гриби; серед тварин – комахи, а найменшим – птахи і ссавці. Біоценози тундри мають найбільше видове багатство мохів і лишайників.

Кожний біоценоз характеризується певною кількістю видів. Для зручності порівняння різних біоценозів користуються поняттям *видова рясність*, яка визначається на підставі підрахунку кількості видів на одиницю площі – 1 м², 100 м², 1 га і т. д. Сукупність особин певного виду в біоценозі має назву *популяції*.

Отже, біоценоз складається з популяцій різних видів – популяція бука європейського, популяція зайця-русака тощо.

Види, що утворюють біоценоз, відіграють у ньому неоднакову роль. Кількісні співвідношення між видами можна охарактеризувати двома методами. Розрізняють метод *абсолютного обліку*, коли визначають кількість особин виду без співвідношення до кількості особин інших видів, і метод *відносного обліку*, коли визначають співвідношення між кількістю різних видів, що належать до складу біоценозу. Звісно, що методи абсолютного обліку точніші. Проте вони надзвичайно трудомісткі і, як не парадоксально, не дають правильного уявлення про сутнісні ознаки біоценозу. Адже особини бука і яглиці, лося і полівки різняться за своїм впливом одне на одного і на довкілля. Для рухливих тварин і тих, що ведуть потайний спосіб життя, метод абсолютного обліку важко застосувати.

Щоб визначити видову рясність, найчастіше застосовують *бальний метод* оцінювання рослин і тварин, який значно простіший і придатніший для таких потреб. За його допомогою можна одержати уявлення про значення і роль окремих видів для біоценозу загалом. Найчастіше для визначення рясності рослин користуються шкалою Друде (в дужках зазначено приблизний відсоток кількості або покриття території):

Un (unicum) – дуже рідко

Sol (solitariae) – одинично (до 0,16);

Sp (sparsae) – мало або рідко(0,68);

Cop₁ (copiosae) – досить багато (4);

Cop₂ (copiosae) – багато (20);

Cop₃ (copiosae) – дуже багато (100);

Soc (sociales) – рясно (понад 100)

На рис. 5.2 зображено порівняння рясності в балах за шкалою Друде.

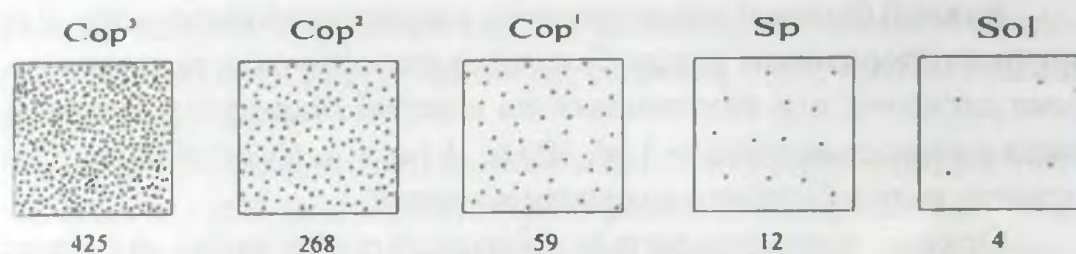


Рис. 5.2. Порівняння рясності в балах за шкалою Друде. Зверху написані позначення за Друде, знизу – кількість екземплярів рослин на пробному майданчику.

• – точка, яка відповідає одному екземпляру рослин

Кількість тварин визначають здебільшого за трибальною системою: 1) Sol (одинично); 2) Sp (мало); 3) Cop (багато).

Проективне покриття, тобто відношення суми проєкцій наземних частин рослин до загальної площі біоценозу (ділянки), вираженого у відсотках, застосовують окремо для кожного яруса і всього покриття. В такому випадку сума відсотків може перевищувати 100.

Щодо вивчення кількості і складу тварин останніми роками застосовують такі новітні методи, як аерофотознімання і космічне знімання. Це дає змогу на фотографіях та інших носіях інформації досить точно дешифрувати кількість наземних або морських тварин, наприклад, великі стада сайгаків чи великі косяки риби.

Унаслідок застосування різних методів щодо оцінювання рясності та ролі рослин і тварин у житті біоценозу виділяють чотири категорії організмів: домінанти, субдомінанти, другорядні й третьорядні.

Домінантами (лат. *dominantis* – пануючий) називають види, що переважають у біоценозі кількісно. Цей вид може бути не домінуючим у біоценозі. Домінантів, зазвичай, виділяють серед видів, подібних у біологічному й екологічному відношеннях. Неправильно виділяти спільні домінанти для рослин і тварин, вищих і нижчих рослин. Домінанти виділяють серед дерев, чагарників, трав, мохів, лишайників, а також окремо серед великих і малих ссавців, птахів тощо.

Серед домінуючих видів виділяють види-едифікатори. **Едифікаторами** (лат. *aedificator* – будівник) називають види, що впливають на умови існування інших видів біоценозу, зокрема, на ступінь затінення біотопу, умови росту інших видів рослин тощо. Найчастіше едифікаторами є види, які утворюють зімкнутий покрив – дерева, рідше –

мохи. В деяких біоценозах едифікаторами можуть бути тварини, наприклад, ховрахи (*Citulus suslicus*) або бабаки (*Marmota bobas*), які риють глибокі нори, чим змінюють хімізм ґрунтів, підгризають рослини тощо, а також копитні на територіях, де вони випасаються і цим визначають видовий склад рослинного покриву.

Рослини у фітоценозі і в біоценозі відіграють неоднакову роль ще й тому, що серед них є як багаторічні, так і однорічні. Багаторічні – постійні мешканці біоценозу, однорічні – тимчасові. Ще складнішим є питання про роль тварин в зооценозі, а також у біоценозі. Тут наперед варто брати до уваги характер перебування тварини в межах біоценозу (протягом усього життєвого циклу, сезону, в час перельоту тощо). Зазначимо, що серед організмів біоценозу є види, які не впливають або майже не впливають на інші види угруповання. Такі види мають назву *асектатори* (лат. *assectator* – вірний супутник). Їх зачисляють до друго- і третьорядних видів.

Структура біоценозу передбачає поділ на вертикальні й горизонтальні геопросторові частини. *Ярусність біоценозів* – перша і головна ознака вертикального поділу. До горизонтальних ярусів приурочені види, життєдіяльність яких пов'язана з повітряним середовищем, водою, ґрунтом.

Розрізняють наземні і підземні яруси. Наземні яруси – наслідок відбору видів, здатних проростати спільно, використовуючи простір з різним ступенем освітленості у різний період вегетаційного розвитку.

Для лісових і лучних фітоценозів характерні позаярусні види – ліани і епіфіти. Ліани використовують інші види як опору, епіфіти – як субстрат. Кількість ярусів у різних біоценозах може бути різною. Зокрема, у широколистяних лісах на темно-сірих опідзолених ґрунтах виділяють такі яруси (підррахунок завжди ведеться зверху вниз):

перший деревний – з дуба європейського, клена гостролистого;

другий підлісковий – з клена татарського (*Acer tataricum*);

третій трав'янистий – з яглиці звичайної (*Aegopodium podagraria*), зірочника ланцетоподібного (*Stellaria holostea*), осоки трясучкоподібної (*Carex bryzoides*);

четвертий – мохово-лишайниковий з низькорослими травами, зокрема, копитняком європейським (*Asarum europaicum*). У лучних та

степових фітоценозах переважно виділяють два-три яруси (рис. 5.3). У вологих тропічних лісах деякі дослідники налічують шість-вісім ярусів, хоча й простежують їх недостатню вираженість, а тому й умовність (рис. 5.4).

Коренева система рослин формує підземні яруси, які профільно віддзеркалюють наземну структуру фітоценозу. Тож чим більше ярусів виділяється у надземній частині біоценозу, тим складнішою є підземна ярусність, і навпаки. Зокрема, у степових фітоценозах здебільшого можна простежувати три підземні яруси:

- верхній – коріння однорічних трав, бульб і цибулин;
- середній – коріння злаків (ковила українська);
- глибокий – стрижнево-кореневі трав'янисті та чагарничкові рослини (полін, пижмо).

Ярусність – дуже важливий, але не єдиний прояв пристосованості фітоценозу в геопросторі й часі. Часовим проявом фітоценозу є його зовнішній вигляд у певний період вегетації рослин, який називають *аспектом* (лат. *aspectus* – вигляд). Аспект фітоценозу змінюється протягом року відповідно до чергування сезонних фаз розвитку рослин і залежить від видового складу рослин, частоти трапляння видів,



Рис. 5.3. Ярусність степового фітоценозу (Г. Вальтер, 1968)

їхньої феностадії (фенофази) та ярусної будови угруповання. Зокрема, аспект темнохвойного лісу протягом року є майже незмінним (постійним), а на луках і в степу він змінюється за цей час від 5–6 до 12 разів, тобто є тимчасовим.

Здатність великої кількості видів розміщуватися на невеликій території є однією з причин зміни аспекту в часі. Види рослин, що визначають аспект, називають *аспективними*. Тривалість того чи іншого аспекту залежить від тривалості фенологічної фази аспективного виду й екологічних умов. Фенологічні фази рослин, тварин та сезонні явища неживої природи вивчає наука *фенологія* (грец. *φαινω* – показую, виявляю).

Фенологічні фази позначають значками або буквами. В. Альохін запропонував фенофази позначати таким чином:

- veg_1 – рослина починає вегетувати, не утворюючи генеративних органів;
- veg_2^{\wedge} – пуп. – рослина утворює стебло, бруньки, пуп'янки;
- $цв_1$) – зацв. – рослина зацвітає;
- $цв_2$ – O – цв. – рослина в повному цвітінні;
- $цв_3$ – (– відц. – рослина відцвітає;

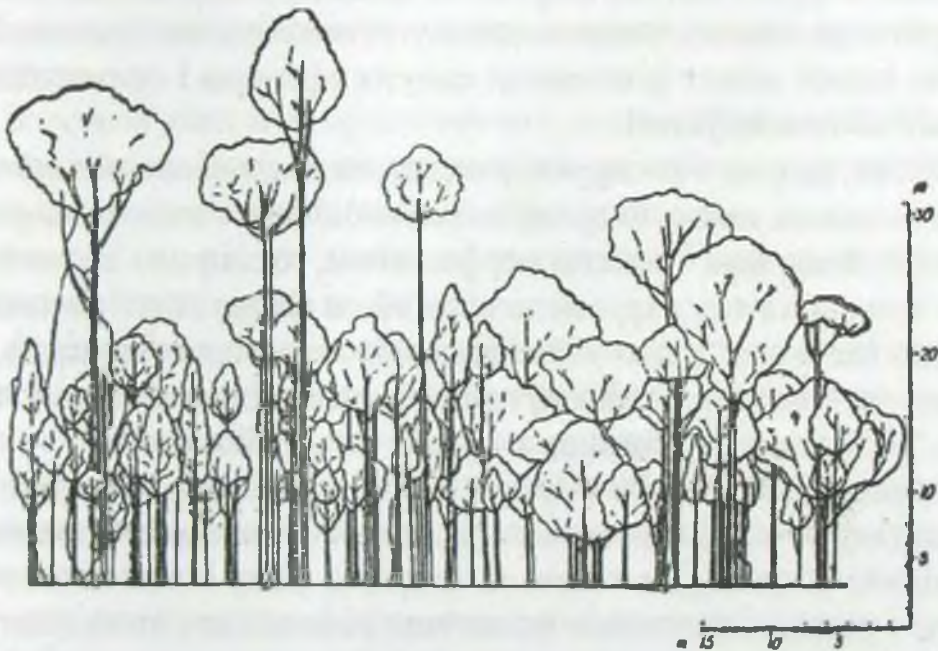


Рис. 5.4. Профільна діаграма тропічного лісу на острові Калімантан (П. Річардс, 1960)

- пл₁ – + – плод. – рослина плодоносить;
- пл₂ – # – пл. вис. – плоди висипалися;
- пл₃ – ∞ – вег. після цв. – рослина вегетує після плодоношення.

У тварин також протягом їхнього життя простежуються сезонні явища. У безхребетних тварин виділяють такі періоди: 1) час парування; 2) час відкладання яєць; 3) час вилуплення молодих тварин або личинок з яєць. У птахів виокремлюють такі періоди: 1) будівництва гнізд; 2) парування; 3) відкладання яєць; 4) виведення пташенят; 5) виліт пташенят з гнізд; 6) збирання у зграї перед відльотом перелітних птахів; 7) (приліт, відліт). А у ссавців такі: 1) парування; 2) виношування малят; 3) народження дітей. У тих ссавців, які впадають у сплячку, такі: 1) вихід з нір (берлог); 2) розселення молодняку; в кочівних видів – 1) відкочування; 2) прикочування.

Горизонтальна структура біоценозу відображається в синузях. *Синузія* (грец. *συνουία* – сумісне перебування, угруповання) – екологічно і просторово відокремлена частина фітоценозу. Складається з рослин однієї або кількох екологічно близьких життєвих форм. Синузю може утворювати одна популяція. У лісах помірної зони виділяють *ярусні* синузії (дерев, чагарників, чагарничків, мохів). Синузією називають також сезонні угруповання, що зумовлюють той чи інший аспект фітоценозу: синузія ефемерів і ефемероїдів у пустелі або напівпустелі.

Отже, *синузія* – це структурна, переважно горизонтальна частина біоценозу, утворена організмами, подібними в екологічному відношенні. Якщо ярус – поняття морфологічне, то синузія – екологічне. Вона може збігатись з ярусом загалом або ж тільки з його частиною. Синузія часто відображає різноманітність екологічних чинників, які формують біоценоз. Едафічні, орографічні та гідрокліматичні чинники “розподіляють” біотопи, а також і синузії біоценозів.

Синузії можуть бути *епіфітні* (мохи, лишайники і водорості на деревах), *грунтові* (мікроорганізми); *постійні й тимчасові* (залежно від ритмів розвитку), а також об’єднувати різну кількість особин (рясно і рідко), стосуватися екологічно рівноцінних видів (синузія сосни і ялини у шпильковому лісі) або нерівноцінних життєвих форм (деревного і трав’яного покриву в мішаному лісі).

З поняттям синузії тісно пов'язане поняття консорції. **Консорція** (лат. *consortio* – спільність) – структурно-функціональна одиниця біоценозу, яка об'єднує групу видів рослин і тварин, більш-менш тісно пов'язаних з будь-якою самотійно існуючою автотрофною рослиною чи твариною (ядром консорції). Види, зв'язані з ядром консорції, називають **консортами**. Консортами можуть бути паразити й напівпаразити, ліани, птахи, комахи, тварини-фітофаги, за винятком хижаків.

Виділяють **індивідуальні** (однієї рослини), **ценопопуляційні** (популяції виду в біоценозі), **регіональні** та **видові** типи консорцій. Прикладом індивідуальних типів консорцій може бути окреме дерево (рис. 5.5) у широколистяному лісі (дуб, бук, липа) зі всіма мохами, лишайниками, короїдами, птахами, гризунами. Водночас консорція є поняттям, яке відображає первинний поділ біоценозу на геопросторіві вертикальні структури.

Взаємозв'язки між організмами є надзвичайно складними й різноманітними. Всю цю різноманітність зв'язків між організмами можна звести до чотирьох типів (А. Воронов):

топічні (гр. *τόπος* – місце), коли один вид є місцем поселення для іншого (гніздо птаха на дереві);

форичні (італ. *fora* – вперед), коли організми одного виду сприяють переміщенню організмів іншого виду (білка ховає горіхи на зиму в різних схованках і цим сприяє їх розселенню);

фабричні (лат. *fabrica* – майстерня), коли один вид застосовує інший вид для будівництва гнізд, житла, схованок (птахи вимощують гнізда мохом);

трофічні (грец. *τροφή* – їжа, живлення), коли організми пов'язані між собою кормовими зв'язками, які забезпечують їм необхідний рівень життєвих процесів (рослини – травоядні, тварини – хижаки).

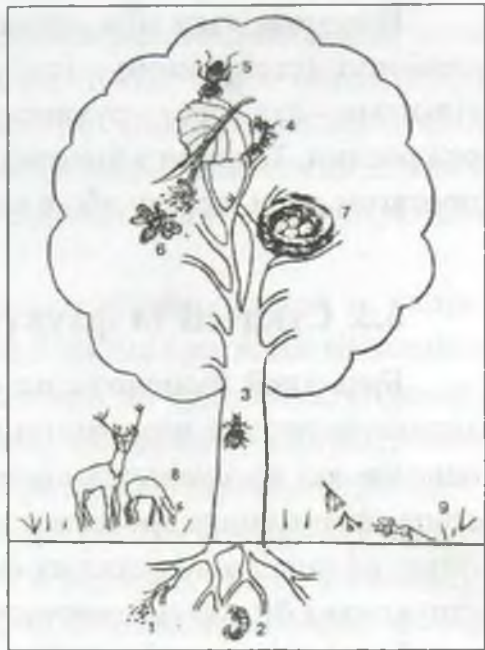


Рис. 5.5. Дерево як приклад консорції

Взаємозв'язки між організмами в біоценозі можуть бути *постійними* (сесильними – ісп. *sisal* – жорсткий) і *тимчасовими* (вагільними – лат. *vagus* – рухливий). Постійність характеризує насамперед рослин. Тварини в біоценозі переважно перебувають тимчасово, протягом доби, сезону або в короткий період міграції.

5.3. Сукцесії та флуктуації біоценозів

Будь-який біоценоз слід розглядати як динамічне явище, яке характеризується мінливістю в часі і просторі. Зрозуміло, що біоценозів, які не змінюють своїх параметрів, немає. Проте на різних етапах формування простежується різна інтенсивність змін біоценозу. Якщо на початкових стадіях формування біоценозу видовий склад, структура і біотоп змінюються досить швидко, то на завершальній стадії такі зміни сповільнюються і біоценоз переходить у стабільний стан розвитку.

За часовими термінами зміни біоценозів характеризуються добовою, сезонною (річною) та багаторічною динамікою. *Добова динаміка* спричинена темною і світлою частиною доби. Її наслідками у рослин є різна інтенсивність фотосинтезу, дихання, розкривання і закривання квіток, у тварин – різна активність окремих видів упродовж дня, присмерків, ночі. Тварини досить часто змінюють біотоп у тому чи іншому біоценозі. Це стосуються, наприклад, диких бджіл, які поселяються в лісі, а мед збирають на луках, чапля живиться у мілководних водоймах, а ночує на деревах.

Сезонна динаміка біоценозу залежить від фенологічного стану (фенофази) біоценозу, видового складу і кількості видів, з яких він складається. Кожен вид рослин має свій “графік” вегетації, який може збігатися з графіками іншого виду, а може суттєво відрізнятись, утворюючи своєрідний аспект. Переважно аспект з року в рік повторюється, відображаючи послідовність змін забарвлення біоценозу від початку до завершення вегетації. Така послідовність сезонної ритміки зумовлена сезонними змінами освітлення, температури й зволоження. Тому в кожному біоценозі добираються види, які у певних кліматичних умовах здатні найповніше використати потенціал життєвого середовища впродовж окремих сезонів. Зокрема, в діброві

навесні в нижньому ярусі яскраво виражені ранньоцвітні види, коли листя дуба та його супутників ще не розпустилися, а температура повітря і ґрунту позитивна. Згодом зеленіє ліщина, викидаючи свої квіти-сережки, і тільки після цього зеленіє діброва. Листя на деревах дуба тримається від пізньої осені до весни, створюючи своєрідний аспект діброви впродовж усієї зими.

Калейдоскопічно швидко змінюється аспект пустині та напівпустині, коли за короткий період (1–1,5 місяці) рослини проходять усі фенофази – від перших ознак вегетації до засихання. Відомий геоботанік В. Альохін (1938) описав таку послідовну зміну аспектів Стрелецького степу на Луганщині (І. Григор і В. Соломаха, 2000):

1. *Початок січня*. Аспект бурий від торішніх відмерлих рослин.
2. *Середина квітня*. На бурому тлі торішніх трав з'являються бузкові квітки сон-трави широколистої (*Pulsatilla latifolia*), осоки низької (*Carex humilis*).
3. *Друга половина квітня*. Аспект створюють золотаво-жовті квітки горицвіту весняного (*Adonis vernalis*) і ніжно-голубі – гіацинтка білого (*Hyacinthella leucophaea*). Зелений килим трав ще малопомітний.
4. *Перша половина травня*. На зеленому тлі численних трав, що з'явилися на поверхні землі, блідо-жовтий аспект створюють квітки первоцвіту лікарського (*Primula officinalis*).
5. *Друга половина травня*. Аспект створюють білі квітки анемони лісової (*Anemone silvestris*), чини різнобарвної (*Lathyrus variegatum*) та лілові квітки півників угорських (*Iris hungarica*).
6. *Кінець травня*. Степ рясно покритий густою травою. На зеленому тлі степу купинами розкидані блакитні квітки незабудки лісової (*Myosotis silvatica*) та жовті плями жовтозілля лучного (*Senecio jacobaea*).
7. *Перша половина червня*. Ліловий аспект степу створюють квітки шавлії лучної (*Salvia pratensis*) і ясно-жовті квітки козельців східних (*Tragopogon orientalis*).
8. *Друга половина червня*. Аспект переважно білий від квіток конюшини гірської (*Trifolium montanum*), королиці звичайної (*Leucanthemum vulgare*), гадючника шестипелюсткового (*Filipendula hexapetala*).

9. *Початок липня*. Рожево-жовтий аспект степу створюють рожеві квітки еспарцету піщаного (*Onobrychis arenaria*) і жовті – підмаренника справжнього (*Galium verum*).

10. *Середина липня*. Барвистість степу блякне. На загальному буруватому тлі з'являються сині суцвіття дельфініума клиноподібного (*Delphinium cuneatum*).

11. *Кінець липня*. Аспект ще більше блякне і буріє. Тільки де-не-де виділяються темно-червоні квітки чемериці чорної (*Veratrum nigrum*).

12. Від серпня і до снігопаду. Наземні органи трав засихають і буріють. У цей час аспект степу одноманітний – бурий.

Тваринам біоценозу також властива сезонна динаміка, яка виражається через розмноження, життєву активність, міграції тощо. Весняний приліт птахів, парування, відкладання яєць, висиджування малят, гуртування у стаї, відлітання – усе це приклади сезонної динаміки. Залежно від періодичності чинника, що спричиняє сезонність явищ, виділяють декілька категорій змін біоценозів: кліматогенні, гідрогенні, ценотичні, випадкові.

Багаторічна мінливість біоценозів зумовлена змінами, що повторюються протягом декількох років у разі відсутності різкої зміни видового складу. Такі зміни останнім часом називають *флуктуаціями*, тобто незначними відхиленнями від “середньостатистичного” розвитку. Флуктуації можуть спричинятися різними чинниками абіотичного і біотичного характеру. Їхнім наслідком є насамперед зміна кількості домінантів та едифікаторів біоценозу, масове розмноження певних видів тварин або патогенних мікроорганізмів. В окремих випадках може відбутися зміна домінантних видів, а деякі організми можуть мати пригнічений стан. Отже, згідно з визначенням Т. Работнова (1983), флуктуації фітоценозів (біоценозів) – це “*ненаправлені, по-різному зорієнтовані або циклічні зміни, які простежуються з року в рік або протягом короткочасних кліматичних циклів, що завершуються поверненням до вихідного... стану*”.

Сукцесії. Зміни одного біоценозу іншим одержали назву *сукцесії*. Реакція біоценозу на послідовну зміну життєвого середовища є його особливо важливою властивістю. Під впливом масштабної осушувальної меліорації Українського Полісся відбулося пониження

рівня ґрунтових вод, умов аерації, що відобразилося на кореневій системі насамперед вологолюбних рослин. Це спричинило ценотичні зміни в біоценозі, кількість одних (здебільшого гідрофільних) видів зменшується аж до їх зникнення, натомість відбувається поступове проникнення нових мезофільних, а в окремих місцях і ксерофільних видів, що згодом веде до виникнення нового біоценозу (рис. 5.6).

Направлена й безперервна поява і зникнення популяцій різних видів, зміна видового складу біоценозу і є сукцесією, а окремі біоценози,

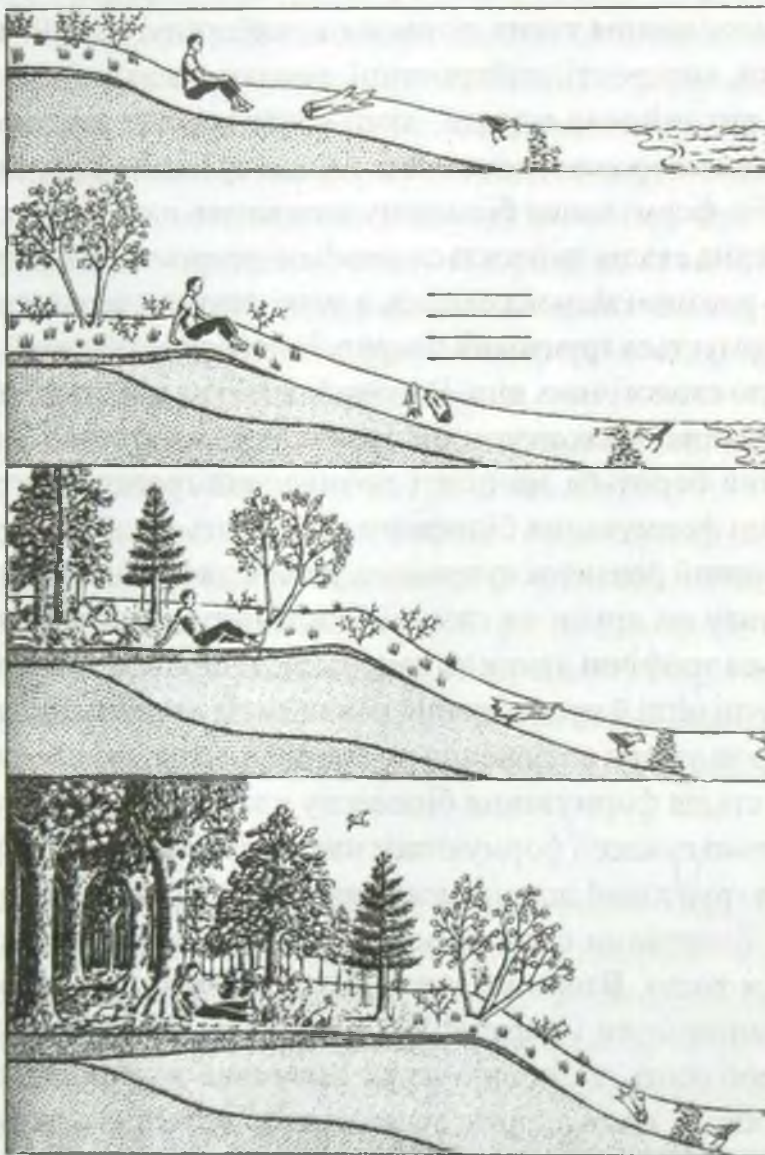


Рис. 5.6. Серія сукцесій на дюні поблизу оз. Мічиган
(Ralph and Mildred Buchsbaum)

що відповідають різним періодам розвитку, називають *стадіями* або *серіями сукцесій*.

Розрізняють первинні і вторинні сукцесії. *Первинні* – це такі, які розвиваються на субстратах, позбавлених життя (місця, звільнені від льодовикового покриву, побережжя озер і морів, на яких понизився рівень води тощо). Заселення таких біотопів починається з випадкового занесення вітром, водою чи іншим живим організмом насіння з натуралізованої території. Вільна ділянка для занесеного насіння може бути сприятливою або несприятливою для розмноження. Тому піонерами заселення таких ділянок є невибагливі організми – мохи, лишайники, водорості, найпростіші, комахи. Згодом, коли нагромаджується рихлий шар породи, який слугує ґрунтоутворювальною, материнською породою, поселяються інші судинні рослини. Цю первину стадію формування біоценозу називають *піонерною*.

Піонерна стадія змінюється *стадією ненасиченого угруповання*, коли деякі рослини відновлюються, а деякі гинуть, тварини розмножуються і формується ґрунтовий покрив. У ненасиченій стадії вільними є ще чимало екологічних ніш. Видовий склад на цій стадії нестійкий, нові види майже без конкуренції проникають у біоценоз. Але згодом конкурентна боротьба зростає і починає відігравати суттєву роль. Таку стадію формування біоценозу називають *стадією групування*.

Наступний розвиток супроводжується диференціацією рослинного покриву на яруси та синузії, постійним стає видовий склад, формуються трофічні ланки та консорції. Наприкінці заповнюються всі екологічні ніші й проникнення нових видів організмів стає неможливим (або за умови витіснення чи знищення тих, які заселилися раніше). Ця стадія формування біоценозу одержала назву *насиченої*.

Вторинні сукцесії формуються на місці зруйнованих угруповань, де зберігся ґрунтовий покрив, насіння, спори й деякі живі організми. Руйнацію біоценозів спричинюють урагани, паводки, зсуви, тривалі засухи тощо. Вторинні сукцесії характерні для деградованих пасовищ, вигорілого і вирубаного лісу, орних земель, які тривалий час не обробляють, та інших угідь. Вивчення вторинних сукцесій і чинників, які їх зумовлюють, має важливе значення для раціонального використання природних ресурсів і охорони ландшафтного й біотичного різноманіття.

За умови поступового природного розвитку як первинні, так і вторинні сукцесії підводять біоценоз до відносно стійкого стану, в якому підтримується рівновага між організмами та між організмами і життєвим середовищем. Такий стан американські вчені, автори теорії сукцесій – Г. Коулс і Ф. Клементс – назвали *клімаксовим*. Згідно з теорією Ф. Клементса, *клімакс* – *термінальна стадія еволюції угруповань, якій характерний відповідний стан ґрунту – педоклімакс*. Сукцесії, що наближають біоценоз до цієї стадії, називають *прогресивними*, а ті, що віддаляють його від цієї стадії, – *регресивними*. Досягнення біоценозом клімаксового стану не означає припинення розвитку. Розвиток продовжується, але темпи його дещо сповільнюються, а “траєкторія” стає більш прогнозованою. Клімакс є завершальною стадією сукцесії, яка формує “зріле” угруповання.

Зруйновані біоценози можуть у своєму розвитку через певний час повертатися до попереднього стану. Наприклад, на місці вирубаного смереково-квасеницевого лісу спочатку виростає березово-осиковий, який згодом поступається тому ж смереково-квасеницевому лісостану. Такі ліси називають *корінними*.

Глибше трансформовані біоценози не можуть повернутися до попереднього стану. Зокрема, осушені й використані під сільськогосподарські посіви низовинні болота після спрацювання торфового покриву, виходу з ладу меліоративної мережі та припинення розорювання розвиваються в напрямку формування дрібнолистого березово-вільхового лісу. Відповідно змінюється і тваринне населення – від лучно-трав’янистого до лісового зооценозу. Такі біоценози називають *похідними*, або *антропічно трансформованими*.

5.4. Класифікація біоценозів

Завданням будь-якої класифікації є підведення до певної системи різноманіття об’єктів дослідження за допомогою таксономічних категорій. Про це детальніше йшлося у підрозділі “З історії систематики живих організмів”. Стосовно класифікації біоценозів, то їхнє різноманіття групується в таксони з певним ступенем подібності окремих ознак і властивостей, а також структури та генезису.

Які ж головні вимоги до будь-яких класифікацій? Найперша вимога полягає в тому, щоб в одній і тій же класифікації на всіх рівнях

застосовувалася одна й та ж основа поділу певного об'єму поняття. Друга вимога – за основу поділу необхідно брати найсуттєвіші ознаки. Третя – сума виділених частин повинна дорівнювати цілому.

Основу біоценозу, як відомо, формує фітоценоз. Тому в основу класифікації біоценозів покладено класифікацію фітоценозів, яка ґрунтується на виділенні домінантів і едифікаторів рослинного покриву. До уваги беруть як розміри (площу), так і складність організації угруповань, а також характер меж (континуальність, дискретність).

Таксономічна система біоценозів побудована за домінантними і едифікаторними ознаками, складається з таких таксонів: асоціація біоценозів, група асоціацій біоценозів, – формація біоценозів – група формацій біоценозів – клас формацій біоценозів – тип формацій біоценозів (тип рослинності, тип біому) – біоценотичний покрив.

Елементарною таксономічною категорією рослинного угруповання є *асоціація*, а біоценотичного – *асоціація біоценозів*. Вона є сукупністю однорідних мікробіоценозів з однаковим видовим складом, структурою та відношеннями як між організмами, так і між ними та їхнім життєвим середовищем. У польових умовах головними ознаками виділення асоціації є однорідність біотопу, ярусної будови, подібної мозаїки (плямиста, розпорошена), домінантних та едифікаторних видів.

Назва асоціації для багатоярусних угруповань складається з родових назв, домінантних видів панівного ярусу (кондомінанти) та едифікаторів тих ярусів, які утворюють здебільшого суцільний покрив. Наприклад, сосняк зелено-моховий, ялиник чорницево-моховий тощо. Назву складених лучних асоціацій утворюють назви домінантних і субдомінантних видів. Домінантний вид називають останнім, наприклад, їдкожовтецево-лучнотонконіжна асоціація. Лучні асоціації зазвичай позначають латинською мовою: *Ranunculus – Poa pratensis*.

Групу асоціацій біоценозів утворюють асоціації, що відрізняються складом одного з ярусів. Сосняк чорницевий, наприклад, об'єднує асоціацію з ярусом підліску з ялівцю, крушини і підліску осики. Група злаково-дрібноосоково-різнотравних асоціацій охоплює лучні угруповання з набором названих груп трав (злаки, дрібні осоки, різнотрав'я).

Біоценотична формація складається з груп асоціацій. Формацію виділяють за домінантою, за якою її і називають: формація смереки європейської, вільхи чорної, дуба європейського, ялиці білої, ялівцю козачого, костриці червоної. Це головна одиниця середнього рангу. Її широко використовують у процесі картографування, зокрема лісової рослинності.

Група формацій біоценозів – це всі формації, домінанти якої належать до однієї і тієї ж життєвої форми. Оскільки життєві форми рослин надзвичайно різноманітні, об'єм груп формацій дуже неоднорідний: темно-, світло- хвойні, листопадні, вічнозелені, широко-, дрібнолистяні ліси; крупно-, дрібно-, низькозлакові, дрібнорізотравні та інші групи лучних формацій.

Клас формацій біоценозів об'єднує всі групи формацій, домінанти яких мають екологічно близькі життєві форми, наприклад, хвойні ліси (шпилькові ліси), листяні ліси тощо.

Тип формацій біоценозів (тип рослинності) називають *типом біому*, або *біоценотичний тип*, розуміючи під ним біоценоз рангу, який територіально збігається з природно-кліматичною зоною, наприклад, біом вологих екваторіальних і тропічних лісів або біом трав'янистих степів, прерій, пампи.

Біоценотичний покрив є найвищою таксономічною одиницею, яка об'єднує всі типи біомів суходолу. Для водного середовища, у якому роль рослинності обмежена, виділення таксономічних категорій біоценозів ґрунтується на тваринному населенні.

У ботаніко-географічній та фітоценотичній літературі застосовують й інші класифікації фітоценозів, зокрема, класифікацію рослинності за методом Браун-Бланке, який донедавна в Україні мало застосовувався, але протягом останніх десятиріч набув значного поширення завдяки працям В. Соломахи (1995), С. Стойка, Л. Мілкіної, Л. Тасенкевич, П. Яценка (1998), І. Григора і В. Соломахи (2000) та ін.

Метод класифікації рослинності за Браун-Бланке має досить давню історію. За цим методом розроблено синтаксономічні схеми для більшості країн усіх континентів нашої планети (Миркин, 1989). Досить значну поширеність цього варіанта систематизації фітоценозів пояснюють тим, що він ґрунтується на використанні головної ознаки фітоценозу – флористичного складу. Є різні модифікації цього

методу, які полягають у тому, що, крім цієї ознаки, використовують і домінування видів, але все це тільки допомагає дослідникові у процесі класифікації екологічно та ценотично специфічних угруповань, поширених у всьому спектрі екологічних умов.

Цей метод дає змогу класифікувати різні за наповненістю видами угруповання – від флористично багатих угруповань тропічних лісів до занадто збіднених ценозів пустельної рослинності, або монодомінантних та моновидових угруповань водної рослинності. У випадках, коли в угрупованнях багато або дуже мало видів, класифікаційна процедура значно ускладнюється.

Оптимальні умови опрацювання описів наявні у разі створення синтаксономічних схем лучної та степової рослинності. По-перше, в ній є флористично заповнені фітоценози, які досить чітко відображають наявну екологічну ситуацію, і немає значного антропогенного впливу. По-друге, для цих типів рослинності розроблені досить повні та екологічні схеми їх класифікації для сусідніх з Україною країн Західної та Східної Європи. Досить екологічно близькі режими заплавлі річок України та перезволожених територій сприяють створенню близьких синтаксономічних схем лучної рослинності.

Угруповання степів формуються на рівнині України на різних відмінах чорноземів, яких немає у Західній Європі. З огляду на це, синтаксономічна схема степової рослинності України досить своєрідна і містить у своєму складі значну частину нових синтаксонів. Це відбулося також унаслідок того, що степи поширені й на кам'янистих та крейдяних субстратах, а також карбонатних ґрунтах (Соломаха, 1996). Найбільш північні з них описані на півдні Волинського Полісся (Я. Дідух, 1974).

Синтаксономічні схеми лісової рослинності розробляють досить ефективно завдяки повноті флористичного складу та наявності в складі цих ценозів значної кількості індикаторних видів. Зважаючи на це, екологічно специфічні синтаксони лісів класифікують відповідно до наявних схем, хоча для деяких з них потрібно виділяти і нові союзи, а також значну частину нових асоціацій. Загальна своєрідність ґрунтово-гідрологічних та зонально-екологічних умов України порівняно з прилеглими країнами Західної Європи і є основою для подібного виділення.

У процесі класифікації досить своєрідного типу рослинності, до якого можна віднести галофільні угруповання, виділяють значну кількість нових синтаксонів у ранзі асоціації та союзу, що пояснюють екологічною специфікою засолених ґрунтів Східної Європи. Під час створення синтаксономічної схеми псамофільної рослинності необхідно брати до уваги, що ці угруповання формуються у різних за зволоженістю субстратів умовах, а також під дією чинника перерозподілу піщаних мас. Водну рослинність класифікують за головними видами, які переважають. Унаслідок близькості умов водних субстратів утворюються подібні до західноєвропейських класифікаційні схеми.

До досить специфічних об'єктів належать також угруповання високогірної рослинності Українських Карпат, але завдяки єдності всієї гірської карпатської системи можливо побудувати єдину синтаксономічну схему.

Одиниці класифікації. Незважаючи на досить давню історію розвитку і становлення методу Браун-Бланке, його головні синтаксономічні рівні майже не змінювалися. Метод класифікації рослинності має головний та додаткові рівні, аналогічно до чіткого визначення рівнів у систематиці рослин. У синтаксономії рослинності є кодекс фітосоціологічної номенклатури, який визначає головні правила виділення та назви синтаксонів (Баркман та ін., 1988). До головних належать такі одиниці з відображенням їхніх закінчень та ієрархічної підпорядкованості:

- *клас* – *etea*;
- *порядок* – *etalia*; *підпорядок* – *enaria*;
- *союз* – *ion*; *підсоюз* – *enion*;
- *асоціація* – *etum*. *Субасоціація* – *etosum* або *typicum* для типової субасоціації;
- *варіант* – за назвою виду в називному відмінку або *typica* для типового варіанта;
- *фація* – *osum*.

Позитивним у методі Браун-Бланке є використання на рівні основних класифікаційних одиниць (від субасоціації до класу) авторства цих синтаксонів. Різні синтаксономічні рівні класифікації Браун-Бланке мають неоднакове флористичне, екологічне та географічне обґрунтування.

Клас можна визначити як еколого-фізіономічну категорію, що має певну, досить значну сукупність видів, які відображають екологічну та флористичну специфічність цього синтаксону. До деяких класів рослинності України може належати й незначна сукупність видів, але екологічно досить інформативних та специфічних. Наприклад, клас *Salicornietea fruticosae* (Br.-Bl. et R.Tx. 1943) "fa.Tx. et Oberd". 1958, який об'єднує угруповання багаторічних сукулентних облігатних галофітів на місцезростаннях з погано доступною для рослин вологою (сухі солончаки), діагностується наявністю одного виду – *Halocnemum strobilaceum*. Навпаки, клас лучної рослинності *Molinio-Arrhenatheretea* R.Tx. 1937 характеризується наявністю значної кількості видів, комбінація яких до того ж значно варіює залежно від того, для лучної рослинності якої території наводиться характеризуюча комбінація видів.

У складі рослинного покриву України виявлено поширення 55 класів за системою Браун-Бланке (Соломаха, 1996). Подальші дослідження рослинних угруповань України постійно поповнюють цей перелік класів завдяки виявленню поширення на території України нових синтаксонів у складі відомих класів.

На відміну від класу, порядок виділяється на підставі наявної комбінації діагностичних видів, тому якраз порядок є більшою мірою екологічно специфічною одиницею (порівняно з класом). Зокрема, в різних класах, залежно від тієї екологічної різноманітності, яку характеризує клас, може бути різна кількість порядків. Наприклад, клас *Quercu-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger 1937, який об'єднує синтаксони листяних лісів неморального типу, поширені в мезо- та мезоксерофільних умовах, різних за багатством ґрунтів екотопах, має на території України п'ять порядків, а клас *Juncetea maritimi* Br.-Bl. et al 1952 et *Beefstink* 1965, який охоплює угруповання приморських вологих лук на слабо- та середньозасолених ґрунтах Північного Причорномор'я, – один порядок.

Союзи в системі Браун-Бланке визначають як регіональні одиниці, які можна розглядати як екологічні та географічні варіанти в межах порядку. До класу *Quercetea ilicis* належить *Corylus quercionilis*. Кількість союзів у межах порядку також може варіювати в значних межах, що визначається різноманітністю екологічних та зональних умов.

Головна одиниця в системі Браун-Бланке – асоціація, яка є як екологічною, так і фізіономічною категорією, до того ж і географічно визначеною одиницею. Зокрема, якщо в складі рослинного покриву раніше наводилося 520 асоціацій, то в складі класів їх може бути різна кількість. Найбільшою кількістю асоціацій вирізняється степова рослинність класу *Festuco-Brometea Br.-Bl. et R.Tx. 1943*, який охоплює всю їх різноманітність як в умовах рівнинної частини України, так і в Гірському Криму, а також на різних екологічно специфічних локалітетах (граніт, крейда, вапняк тощо), за винятком тих синтаксонів, які увійшли до складу класу *Helianthemo-Thymetea Romaschenko, Didukh et V. Solomakha 1996*.

Також у системі класифікації рослинності за методом Браун-Бланке значна кількість інших підпорядкованих основним одиницям рівнів, які використовують значно рідше. Досить суттєвою перевагою методу Браун-Бланке є існування синтаксономічного та ієрархічного континууму його одиниць. Синтаксономічний континуум визначають можливістю відтворення певних рядів синтаксонів вищого рангу або синтаксонів у їхньому складі (залежно від зміни екологічних умов та ареалу їх поширення).

Ієрархічний континуум полягає у можливості постійної синтаксономічної корекції рангу синтаксону, залежно від поповнення інформації з флористичного складу та екологічних особливостей певних синтаксонів. Досить ілюстративним може бути синтаксономічна корекція синтаксонів у класі *Helianthemo-Thymetea*, який охоплює синтаксони степової рослинності на крейдяних субстратах. Щодо цих синтаксонів спочатку було визначено декілька синтаксонів рангу асоціації, віднесених до одного союзу та порядку, потім тих, які були підвищені в ранзі до ряду союзів та порядків у складі нового класу. Отже, є постійна можливість синтаксономічної корекції на всіх рівнях класифікації Браун-Бланке. Подібна лабільність у зміні синтаксономічних рангів є досить суттєвою перевагою цього методу класифікації рослинності.

Особливості застосування кількісних методів класифікації рослинного покриву. Є різні підходи використання кількісних показників класифікації фітоценозів за методом Браун-Бланке (Александрова, 1969; Трасе, 1973; Westgoff.van der Maarel, 1973; Mueller-

Doğrbois, Ellenberg, 1974; Миркин, 1989). Більшість з них комп'ютеризовано завдяки застосуванню пакетів програм. Вони досить близькі, оскільки в їх основу покладено аналіз флористичного складу з побудовою матриці геоботанічних описів з певною структурою. Необхідної структури досягають завдяки механічному перерозподілу стовпчиків (описів) та рядків (видів), опрацювання на ЕОМ або, як це виконують останніми роками, за допомогою комп'ютера.

Одним з них є запропонований метод перетворення фітоценотичних таблиць (Косман та ін., 1991), який останнім часом є головним методом у процесі класифікації рослинного покриву України. Особливістю застосування цього методу є використання всіх наявних видів угруповань з аналізом їх подібності в межах аналізованої фітоценотичної таблиці. Одержаним сукупностям видів-описів потрібно надати певний синтаксономічний статус. Перевагою цього методу є можливість аналізувати фітоценотичні таблиці будь-якої величини.

Дієвість певного методу класифікації залежить від наявності сталого методичного апарату. Якщо еколого-фітоценотична класифікація оперує насамперед ознакою домінування, а також різними біоморфологічними та екологічними ознаками головних видів, то для сколого-флористичної потрібно мати досить ефективну методику опрацювання описів фітоценозів, оскільки використання повного флористичного складу потребує наявності чіткого набору методик, які дають змогу визначати певні сукупності видів та описів, котрим буде надано певний синтаксономічний ранг. Наявність такої методики дає змогу значно уніфікувати особливості підходу дослідника незалежно від класифікації. Одержання певних сукупностей фітоценозів дає змогу визначити їхній статус з використанням наявних діагностичних видів та близьких синтаксономічних схем.

Для цього визначено діагностичний статус частини видів флори України із загальної кількості понад 5000 видів. З цією метою виявлено їхні діагностичні значення в опрацьованих фітоценотичних таблицях, а також за допомогою аналізу їх поширення. Введення цих значень стосовно видів, які беруть участь у певному опрацюванні, допоможе визначити синтаксономічний статус фітоценона з високою точністю. Визначити цілі та головні напрями його створення повинен спеціаліст – фіто- або біоценолог.

Значне поширення класифікації рослинності за методом Браун-Бланке в Україні зумовило потребу в створенні програмного забезпечення для побудови синтаксономічних схем. В основу цього методу покладено спеціальне опрацювання валової таблиці описів. Пропонований підхід (Косман та ін., 1991; Sirenko, 1996) ґрунтується на математичній формалізації табличного методу, сутність якого полягає в зведенні задач упорядкування валової таблиці описів до відомої задачі дискретної оптимізації.

Задача дискретної оптимізації реалізується на комп'ютері, відрізняючись від наявних програм, котрі застосовують з аналогічною метою у фітоценології. Цей метод дає змогу аналізувати всю валову таблицю описів, а не тільки її активну частину. Це дає змогу використовувати для опрацювання всю вихідну інформацію (геоботанічні описи, введені в валову таблицю), виділяти синтаксони за системою Браун-Бланке довільного обсягу достатньо великої кількості підсумкових таблиць.

Щоб повніше зрозуміти метод Браун-Бланке, потрібно відтворити особливості вищих одиниць класифікації стосовно рослинного покриву, а також навести кілька прикладів із синтаксономії рослинності України, які допоможуть отримати повнішу інформацію щодо класифікації рослинних угруповань.

Синтаксони рослинності України за методом Браун-Бланке. Як зазначалося, протягом двох останніх десятиріч унаслідок розробки синтаксонів рослинних угруповань України за методом Браун-Бланке отримано синтаксони, виділені в різних типах рослинності. Їх згруповано в певну систему класифікаційних одиниць. Розроблені синтаксономічні схеми охоплюють фітоценотичні таблиці, тому ці матеріали придатні для подальшого використання. Одержані фітоценотичні матеріали можна застосовувати для створення прикладних типологій та зонувань, використовувати з ресурсною метою.

Як зазначають автори підручника з основ фітоценології І. Григора і В. Соломаха (2000), розробка повної класифікаційної системи рослинного покриву України за методом Браун-Бланке є досить складним завданням з огляду на об'єктивні та суб'єктивні причини. По-перше, системи рослинних угруповань створюють протягом останніх десятиріч, що для вирішення такого завдання є досить

малим терміном. По-друге, в основу синтаксономічних схем, що розробляються, покладено різноманітний фітоценотичний матеріал, зібраний вітчизняними вченими протягом усього періоду розвитку української фітоценології. По-третє, геоботанічні матеріали є також неоднорідними тому, що їх виконують різні дослідники. Уніфікація методичних підходів до опису рослинних угруповань дасть змогу отримати логічно обґрунтовану й достатньо повну систему рослинних, а згодом і біотичних таксонів.

Залитання для контролю та самоконтролю

1. Хто з учених запропонував у науковий ужиток поняття “біоценоз”, “біогеоценоз”, “екосистема”. Дайте визначення цих понять.
2. Охарактеризуйте шлях становлення біоценології як науки.
3. Назвіть і розкрийте головні ознаки біоценозу.
4. Що таке видова рясність і як її визначають?
5. Які види називають домінантами, едифікаторами, асектаторами?
6. Розкрийте поняття вертикальної структури біоценозів.
7. Які види рослин називають аспективними?
8. Що вивчає наука фенологія?
9. Розкрийте сутність понять “синузія” й “консорція”.
10. Які типи динаміки біоценозів ви знаєте?
11. Розкрийте сутність понять “сукцесія” та “флуктуація”.
12. Охарактеризуйте стадії сукцесії біоценозу.
13. Назвіть таксономічні категорії класифікації біоценозів за домінантно-едифікаторними ознаками та охарактеризуйте їх.
14. З'ясуйте сутність класифікації рослинності за методом Браун-Бланке та охарактеризуйте її.
15. Назвіть головні проблеми складання синтаксонів рослинності території України за методом Браун-Бланке.

Список літератури

- Биогеография: Учеб. для студ. вузов / Г. М. Абдурахманов, Д. А. Криволицкий, Е. Г. Мяло, Г. Н. Огуреева. М., 2003.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика / Под ред. П. Вишпера. М., 1968.
- Голубець М. А. Екосистемологія. Львів, 2000.
- Григора І. М., Соломаха В. А. Основи фітоценології. К., 2000.

- Дедю И. И. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев, 1989.
- Дідух Я. П. Популяційна екологія. К., 1998.
- Дылис А. В. Основы биогеоценологии. М., 1978.
- Злобін Ю. А. Основы екології. К., 1998.
- Киселев В. Н. Биогеография с основами экологии. Учеб. пособие. Минск, 1995.
- Кучерявий В. П. Екологія. Львів, 2001.
- Лемме Ж. Основы биогеографии. М., 1976.
- Одум Ю. Экология: В 2 т. / Пер. с англ. М., 1986. Т. 1.
- Работнов Т. А. Фитоценология. 2-е изд. М., 1983.
- Словарь ботанических терминов / Под ред. И. Дудки. К., 1984.
- Стойко С. М., Мілкіна Л. І., Яценко П. Т. та ін. Раритетні фітоценози західних регіонів України (регіональна "Зелена книга"). Львів, 1998.
- Ricklefs R. E. Ecology. N. Y., 1990.

6. ВЧЕННЯ ПРО БІОСФЕРУ, АБО БІОСФЕРОЛОГІЯ

Загальне уявлення про біосферу як оболонку існування живих організмів подано у шкільних курсах біології й географії. Це свідчить про важливість правильного розуміння цього вчення і виняткове значення живої речовини для існування людства. Водночас внаслідок науково-технічного прогресу антропогенний вплив на біосферу набув таких масштабів, що загрожує її існуванню. Щоб не збулося передбачення, залишене древніми єгиптянами на піраміді Хеопса про те, що *“людство загине від невміння користуватися силами Природи і від незнання справжнього світу”*, потрібно досконало вивчати склад, структуру, еволюцію й енергетику біосфери, а також глобальні, регіональні й локальні процеси природного й антропоїчного характеру. Знання сутності таких процесів та відповідний вплив на них дають змогу зменшити або, принаймні, пом’якшити деструктивні наслідки цього впливу. Тільки ціною величезних зусиль людство зможе зберегти ландшафтне та біотичне різноманіття і, таким чином, забезпечити власне існування.

6.1. Виникнення біосферології як науки

Біосфера Землі існує з часу зародження життя. Протягом цього тривалого часу внаслідок дії космічних і земних чинників безперервно змінювалося абіотичне довкілля, яке безупинно “диктувало” зміни морфологічної й функціональної будови живих організмів аж до їхніх сучасних форм. Водночас зміни довкілля майже зовсім не спричинили морфологічних і фізіологічних змін представників таких царств, як віруси і дроб’янки, яких вважають вічними видами. Наука, зокрема генетика, має з’ясувати, чому на ці організми не вплинули ті катаклізми, що відбувалися на нашій планеті.

Сферу існування сучасних живих організмів та їхніх відмерлих предків, що охоплює верхню товщу літосфери, гідросферу і нижню

частину атмосфери тропосферу, називають *біосферою*. Біосфера є об'єктом дослідження багатьох наук – біології, геології, географії та ін. Останнім часом на стику цих наук виник новий науковий напрям – *біосферологія*, тобто наука про біосферу.

Біосферологія, на думку академіка М. Будико (1984), покликана розв'язувати цілу низку наукових проблем. Головні з них:

- вивчати складові біосфери з метою їх детального кількісного опису. Це ж стосується всіх регіонів земної кулі;
- вивчати колообіг головних видів мінеральних, органічних речовин та енергії для різних географічних областей і біосфери загалом;
- будувати числові моделі для кожного компонента біосфери. Такі моделі будуть фундаментом для обґрунтування комплексної числової моделі всієї біосфери;
- отримувати емпіричні матеріали, що характеризують стан біосфери в геологічному минулому з метою з'ясування закономірностей еволюції біосфери;
- застосовувати числові моделі для прогнозування антропогенних змін біосфери, а також прогнозувати її зміни внаслідок дії природних чинників для обґрунтування оптимальних шляхів господарювання;
- розглядати методи впливу на великомасштабні процеси в біосфері з метою створення глобальної системи регулювання в інтересах світової спільноти.

Звісно, що ці проблеми не вичерпують усієї багатоманітності завдань, які стоять перед біосферологією. Однак позитивне вирішення хоча б кількох з них дасть змогу зменшити негативний антропічний вплив на біосферу, що є актуальним завданням сучасної науки.

Витоки біосферології варто шукати серед учень китайських філософів (конфуціанство) та індійських жерців (брахманізм), що беруть початок у першому тисячолітті до народження Христа. Ці вчення проповідували гармонію Людини з Космосом, пов'язували життєдіяльність особи із зовнішнім світом. Велику увагу взаєминам Людини і Всесвіту приділяли і давньогрецькі вчені.

Християнське вчення ґрунтується на догмах про тимчасовість земного і вічність посмертного життя, зокрема, людської душі, й за-

лежить від поведінки і віри в Бога-людину. Цим ученням тривалий час заперечували вплив Космосу на людський організм. Італійський поет і філософ Д. Бруно (1548–1600) відкинув попередні уявлення про християнське світосприйняття і висловив думку “*про безконечність Природи і безконечну кількість світів у Космосі*”. Він твердив “про єдиний початок” і “світову душу”, які стали рушіями Всесвіту, підтримав геліоцентричну систему М. Коперника та вчення про всезагальну одухотвореність матерії (гілозоїзм – грец. *ὄλη* – речовина і життя), за що був публічно страчений.

Згідно з поглядами іншого італійського вченого Г. Галілея (1564–1642) “*світ безконечний, тобто ніщо в ньому не виникає і не зникає*”. Вчені наступних поколінь І. Кант, П. Лаплас, Г. Гегель утвердили ідею про вічність матерії й руху.

Наступним кроком щодо пізнання біосфери була думка французького лікаря Ф. Вік де Азіра (1748–1794), який стверджував, що “*життя охоплює зовнішню оболонку Землі й знаходиться у взаємодії з природним докільлям*”. Розвиток цієї думки простежується у працях багатьох природодослідників ХІХ ст. (Ж. Ламарк, А. Гумбольдт, Ж. Кюв'є, Ч. Дарвін, А. Уоллес), які обґрунтували ідею взаємодії живої й неживої матерії й підвели до необхідності виділення специфічної оболонки Землі, в якій зосереджене життя. Цю оболонку австрійський гідрогеолог Е. Зюсс (1831–1914) 1875 року назвав *біосферою*, розуміючи під нею “*обмежену в часі і просторі сукупність організмів на поверхні Землі*”.

Вчення про біосферу найтісніше пов'язане з іменем видатного вченого, першого президента Всеукраїнської академії наук В. Вернадського. Під біосферою він розумів “*приземний простір життя організмів, який охоплює нижню частину атмосфери, всю гідросферу і верхню частину літосфери*”. В цьому розумінні вчення про біосферу збігається з поняттям “географічної оболонки”. В. Вернадський розглядав біосферу і життя як нерозривну єдність живої та неживої речовини. З цього приводу він писав, що “*живі організми є функцією біосфери і найтіснішим чином матеріально й енергетично з нею пов'язані*”.

Вивчаючи роль живих організмів у геологічному процесі, зокрема у вивітрянні гірських порід, В. Вернадський у своїх пра-

цях “Історія мінералів земної кори” (1923–1933), “Біосфера” (1926), “Хімічна будова біосфери Землі та її довкілля” (1965) виклав головні висновки вчення про біосферу:

- живу речовину не можна розглядати у відриві від біосфери, геологічною функцією якої вона є. Жива речовина або її сліди наявні в осадових і метаморфізованих гірських породах, природних водах і атмосферному повітрі. Сучасні компоненти біосфери є “продуктом” життєдіяльності організмів;
- біосферу слід розглядати як оболонку перетворення космічної енергії всіх небесних тіл і, насамперед, сонячного випромінювання;
- біосфера є планетарним явищем космічного характеру.

Зауважимо, що сучасники вченого не відразу оцінили його погляди стосовно біосфери. Лише після публікації праць ученого у 50-х роках минулого століття у США їхнє видання і перевидання розпочалося в колишньому Радянському Союзі. Саме тому праця “Хімічна будова біосфери Землі та її довкілля”, яку він називав “книгою свого життя”, була опублікована вперше через 20 років після смерті вченого.

Згідно із сучасними поглядами *біосфера – це своєрідна оболонка Землі, яка містить всю сукупність живих організмів і ту частину речовини планети, що перебуває у безперервному обміні з цими організмами*. Вона значною мірою змінена людиною. Стан біосфери, у якому людська діяльність відіграє головну роль, В. Вернадський називав *ноосферою* (грец. *νόος* – розум).



В. Вернадський
(1863–1945)

Щодо поняття “ноосфера”, то його в науковий вжиток запровадили французькі вчені Е. Леруа (1927) і П. Теяр де Шарден (1930). Палеонтолог, філософ і теолог П. Теяр де Шарден уявляв ноосферу як *“ідеальну, духовно-матеріальну оболонку планети, яка формується внаслідок продуманих свідомих дій людини”*. Ноосферу він розглядав *“як колективну свідомість, що почне контролювати напрям майбутньої еволюції планети і зіллється з природою в ідеальній точці*

“Омега”, подібно до того, як раніше утворилися такі цілісності, як молекули, клітини, організми”.

В. Вернадський поняття ноосфера трактував “як нову силу, наукову думку, планетарне явище, що може трансформувати біосферу в таку стадію свого розвитку, рушійною силою формування якої стане людський розум і людська праця”. На жаль, В. Вернадський встиг лише в загальних рисах окреслити засади вчення про ноосферу. Його застереження: “У геологічній історії біосфери перед людиною відкривається величезне майбутнє, якщо вона зрозуміє це і не буде використовувати свій розум і свою працю на самознищення” надзвичайно актуальне і дивним чином пов’язане із застереженнями древніх єгиптян, залишеними на піраміді Хеопса.

Академік М. Мойсеев вважає, що формування нової цивілізації можливе через коеволюцію (об’єднання, спільну еволюцію) людського суспільства та біосфери. На його думку, “коеволюція – це узгодження “стратегії природи” і “стратегії розуму”, вона може відбуватися шляхом зміни ставлення людської спільноти до природи, підпорядкування людства “екологічному імперативу”. Цю вимогу вчений-математик вважав обов’язковою стосовно будь-яких прогнозів та впливів на природне довкілля. Адже існують певні гранично-допустимі стани не тільки окремих ландшафтних систем чи екосистем, а всієї біосфери, які ніхто й ніколи не повинен переступати. На жаль, антропічний вплив на біосферу не завжди є глибоко продуманим, швидше навпаки – більшість дій людини стосовно біосфери мають не творчо-захисний, а деструктивний характер.



П’єр Тєяр де Шарден
(1881–1955)

Учені другої половини ХХ – початку ХХІ ст. є авторами гіпотез і концепцій, пов’язаних з тим, щоб вплив людини на біосферу спрямувати у контрольоване розумом річище. Серед них “глобальне бачення світу і відмова від конфронтації” (Маніфест Рассела-Ейнштейна), “трансформація системи егоїстичних держав у єдину світову спільноту” (А. Печчеї), “екологічна концепція розвитку економіки” (Лі. Браун), “екологічна Конституція Землі” (Ю. Туниця) та ін. Теоретичні й технічні можливості для роз-

роблення стратегії спільних дій щодо сталого розвитку є, і вони реальні. Для цього потрібна політична воля, адже, незважаючи на політичні, економічні, етнічні й релігійні розбіжності, маємо єдину планету Земля і мусимо спільно на ній жити. Однак поки що твердити про ноосферу в розумінні П. Теяра де Шардена і В. Вернадського, очевидно, завчасно.

6.2. Структура біосфери

В. Вернадський та його послідовники визначають біосферу як планетарну оболонку Землі, склад і будова якої зумовлені минулою і сучасною життєдіяльністю організмів. До складу біосфери належать: а) сучасні живі організми; б) відмерлі тіла організмів, які у взаємодії з абіотичними компонентами – гірськими породами, водою і повітрям (або без нього) – утворили біогенну речовину, зокрема каустобіоліти (грец. *καυστός* – горючий, *βίος* – життя і *λίθος* – камінь) – вугілля, горючі сланці, нафту, торф, а також вапняки, доломіти, залізні та інші руди біогенного походження; в) напівбіогенна або органо-мінеральна речовина (грунти, мули, сапропелі), які утворилися внаслідок взаємодії живої речовини з гірськими породами (біокосна речовина за В. Вернадським); г) абіотичні компоненти, які є середовищем для живих істот і беруть безпосередню участь в обміні з ними речовиною, енергією та інформацією (косна речовина за В. Вернадським).

Теоретичні межі біосфери, на думку М. Реймерса, значно ширші, оскільки в гідротермах дна Світового океану на глибинах близько трьох кілометрів знайдено організми при температурі 250°C (!). При тиску 300 атмосфер вода тут не кипить (межа життя лімітується точками перетворення води в пару і згортанням білків). На глибинах 25 км, як стверджують вчені, має бути температура 460°C, при якій за будь-якого тиску вода перетворюється в пару і життя є неможливе.

Поняття структури передбачає поділ системи на ієрархічні структурні рівні, тобто на горизонтальні й вертикальні ієрархічні підсистеми. Біосфера є саме такою складною функціонально активною геопросторовою мегасистемою.

Ієрархічна будова біосфери. Відомий російський еколог М. Реймерс (1990) виділяє вісім ієрархічних рівнів у структурі біосфери:

біогеоценоз – біокомплекс – біолокус – біозона – біорбіс – царство – террабіосфера – біосфера. В. Кучерявий (2001), критично аналізуючи ієрархічну систему біосфери М. Реймерса, вказує на два підходи в її виділенні (фізико-географічний і біотичний), які утворюють єдиний “*екологічний стрижень ієрархії екосистеми біосфери*”. Доцільність саме такого підходу обґрунтовував відомий вітчизняний вчений, академік П. Погребняк (1975), а деякі вчені (К. Геренчук, С. Кукурудза, 1977) намагалися об’єднати ці два підходи і розробити узгоджену систему таксономічних одиниць фізико-географічних, геолого-геоморфологічних, гідро-кліматичних та біотичних систем, виділивши сім ієрархічних рівнів у структурі географічної оболонки.

Вертикальна структура біосфери визначається існуванням автохтонних організмів (рис. 6.1). Якщо за точку відліку взяти рівень Світового океану, то верхня межа біосфери збігатиметься з нижньою межею найбільшої концентрації озонного горизонту, яка розташована на висоті 22–24 км. Звісно, що на такій висоті постійних мешканців немає, але висхідні повітряні потоки заносять сюди велику кількість мікроорганізмів, які “заселяють” частинки пилу, котрі водночас є ядрами конденсації вологи. Віруси, пилок, спори досить часто трапляються на значних висотах.

Всю товщу повітряної маси від поверхні океану і суходолу до найбільшої концентрації озону М. Реймерс назвав *аеробіосферою*. Аеробіосферу можна розділити на три частини: нижню частину тропосфери до висоти 50–300 м – *хамеаеробіосферу* (грец. *χαίται* – низько, повітря, біосфера), яка найбільше насичена життям; середню і верхню частину тропосфери, де життя розріджене – *мезоаеробіосферу* до висоти 8–18 км тропосфери, і нижню частину стратосфери (до озонного горизонту) – *екзоаеробіосферу*. В екзоаеробіосфері, як і у верхній частині мезоаеробіосфери, організми можуть існувати лише в стані анабіозу. Цю частину аеробіосфери з екстремальними (лат. *extremus* – крайній) життєвими умовами називають *парабіосферою* (Дж. Хатчінсон, 1972).

Висоти суходолу над рівнем моря аж до найвищої вершини Землі – Евересту (8 848 м) – з відповідними біогеоценозами диференціюють на підставі фізико-географічного поділу на *рівнини* (низовини 0–200 м н. р. м. й височини 200–500 м н. р. м.) та *гори* (низькі – до

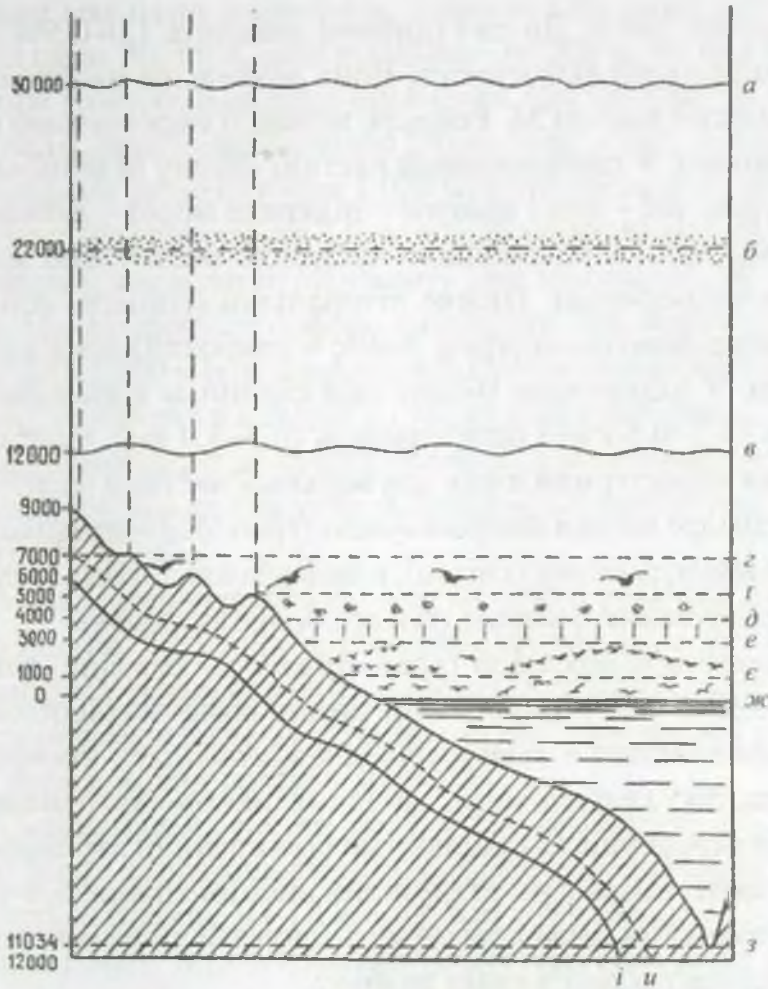


Рис. 6.1. Вертикальна структура біосфери:

а – верхня межа стратосфери (межа життя); б – верхня межа існування спор бактерій та інших зародків; в – верхня межа тропосфери; г – верхня межа польоту орлів; і – верхня межа польоту комах; д – верхня межа існування грибків; е – верхня межа міграції птахів; є – верхня межа польоту птахів; ж – рівень моря; з – нижня межа життя в біосфері; и – нижня межа існування організмів у підземних водах (2600 м); і – нижня межа життя в літосфері (3 000 м, 100°C) (Calinescu, Bunesku, Patroescu)

1000 м, середні – до 2 000 м і високі – понад 2 000 м) з відповідними рівнинними та гірськими біоценозами.

Від нульового рівня океану аж до його максимальних глибин (Маріанський жолоб – 11 022 м) розміщена *океанобіосфера*. (Водні об'єкти суходолу з відповідними організмами називають *аквабіосферою*. Океанобіосфера поділяється за глибинами і рівнем освітленості на чотири частини: *літоральну* (лат. *litoralis* – прибережний) з

глибинами до 200 м. До цієї глибини доходить 1,0–0,5% сонячного світла і можливий фотосинтез. Вона найбільше насичена життям. За рівнем освітленості М. Реймерс назвав її *евфотичною* (грец. *εὖ* – добре і світло). У глибоководній частині океану їй відповідає *епіпелагіаль* (грец. *ἐπί* – над і *πέλαγος* – відкрите море) – двохсотметрова товща води над глибоководною частиною океану. Цю зону можна назвати *епібіосферою*. Нижче літоральної (епіпелагіальної) зони розташована *батіальна* (грец. *βαθύς* – глибокий) зона з глибинами 0,2–3,0 км. У відкритому океані цим глибинам відповідають мезопелагіаль (0,2–0,5 км) і батіпелагіаль (0,5–3,0 км). Слабкий рівень освітлення характерний лише для верхньої частини батіальної зони, яку М. Реймерс назвав *дисфотичною* (грец. *δυσ* – префікс, що означає утруднення, розклад і світло), в якій обмаль світла. За сукупністю глибин і освітлення її можна назвати *батібіосферою*.

За аналогією абісальні (грец. *ἄβυσσος* – безодня) глибини (3–6 км), де немає світла (афотичні), можна назвати абісобіосферою, а понад 6 км глибини – *ультраабісобіосферою*, або *екстремобіосферою*. Адже такі глибоководні западини мають екстремальні умови життєвого середовища і суцільно не поширені. Екстремобіосферою можна назвати також гірські вершини висотою понад 6,0–6,5 км, покриті льодовиками, адже там можуть існувати лише мікроорганізми, спори, насіння рослин у стані анабіозу.

До всіх глибин дна Світового океану приурочені бентосні (грец. *βένθος* – дно, глибини) організми, які утворюють своєрідну оболонку – *бентособіосферу*. Це головно океанічний мул, до десятків метрів “нашпигований” глибоководними організмами: губками (Porifera), морськими зірками (Asteroidea), офіурами (Ophiuroidea), голотуріями (Holothuroidea) та ін.

Земна кора на суходолі має найбільшу потужність під гірськими системами – до 70 км. Анаеробні мікроорганізми знайдено найглибше у нафтоносних водах на глибинах близько 4,5 км. Глибше можуть залягати осадові породи, які утворились за сприяння живих організмів у минулі геологічні епохи. У сучасних умовах на цих глибинах ознак життя не виявлено.

Найщільніше заселений приповерхневий п’ятиметровий горизонт, до якого приурочені ґрунти й підґрунтя (материнські породи).

Цей горизонт має назву *педосфери*. Загалом кора вивітрювання гірських порід сягає 30–50 м, максимально – до 200 м. На цих глибинах значно рідше трапляються живі організми. Цю частину земної кори можна назвати *гіпобіопедосферою* (грец. *ύπό* – під, вниз). Нижче гіпобіопедосфери аж до глибини 1 000 м поширюється ґрунтове повітря, або “підземна тропосфера”. Сюди випадково можуть потрапляти деякі організми, але вони перебувають там тимчасово, бо не дають потомства. Цю частину літосфери називають *гіпогеобіосферою*. На глибинах 1 000–5 000 м розташована *теллуробіосфера* (лат *tellus (telluris)* – Земля). Ґрунтового повітря на таких глибинах немає, тому там можуть траплятися лише анаеробні бактерії. Лімітуючим чинником на цих глибинах є не тільки відсутність повітря, а й високі температури, які сягають 80–105°C.

Нижче *теллуробіосфери* (5–6 км) виділяють *гіпобіосферу*, куди випадково можуть потрапляти анаеробні організми, а ще нижче (6–11 км) розміщена *метабіосфера* – горизонт літосфери, перетворений живими організмами (живою речовиною або біогенними речовинами), але в ньому живих організмів немає.

Отже, максимальна висота біосфери не перевищує 22–24 км над поверхнею Землі, де розташований найщільніший озоновий горизонт, і не опускається глибше 10–12 км, що в сумі становить 32–36 км.

Закономірності горизонтальної структури біосфери розглядаються в регіональній частині підручника (розділи 8–12).

6.3. Роль живих організмів у формуванні біосфери

Для дослідження живої речовини планети В. Вернадський запропонував такі категорії, як “вага” і “об’єм”, що дало можливість надалі досить точно визначити параметри біомаси, а також продуктивність біосфери та її складових: суходолу та Світового океану. Завдяки працям В. Богорова (1969), М. Базилевича, Л. Родіна і М. Розова (1970), О. Рябчикова (1972), В. Степанова (1983) нині маємо хоч і розбіжні, але в межах одного порядку дані про біомасу та продуктивність живих організмів нашої планети (табл. 6.1).

Найбільшу біомасу має рослинність суходолу завдяки фітомасі лісів. Продуктивність фітомаси суходолу більше як удвічі перевищує

продуктивність океану. І це за умови, що морські рослини не мають механічних тканин, деревини, а лише фотосинтезуючі клітини. Можна зробити висновок про те, що їхня геохімічна робота (фотосинтез) значно продуктивніша, ніж наземних.

Таблиця 6.1. Жива маса біосфери та її щорічна продуктивність сухої речовини, млрд т (О. Рябчиков, 1972)

Компоненти біосфери	Біомаса					
	Суходолу		Океану		Землі (загалом)	
	Загальна маса	Продуктивність	Загальна маса	Продуктивність	Загальна маса	Продуктивність
Фітомаса	1770	121,6	0,17	55	1770	176,6
В тому числі фітомаса лісів	1509	70	–	–	–	–
Зоомаса	16,5	66	3,3	5,6	19,8	71,6
Біомаса	1786,5	187,6	3,47	60,6	1789,8	248,2

Загалом зоомаса суходолу у п'ять, а продуктивність у десять разів вища, ніж океану. В океані біомаса тварин приблизно у 20 разів перевищує біомасу рослин. Здавалося б, парадокс, адже рослини є кормом для тварин і як так може бути, що їхня маса менша від маси тварин. Проте, виявляється, що основну масу рослин в океані становлять фітопланктонні організми – мікроскопічні водорості, які пасивно переміщуються у приповерхневій товщі води і надзвичайно швидко розмножуються, даючи десятки-сотні тисяч “урожаїв” протягом року.

Р. Уїттекер (1980) підрахував, що біомаса зелених рослин *на одиницю площі* в океані в 400 разів менша, ніж на суходолі, а їхня загальна щорічна продуктивність (щорічний приріст) тільки удвічі менша.

Організми протягом року використовують близько 55 ккал/см² енергії видимої частини сонячного спектра. *Здатність нагромаджувати (акумулявати) енергію сонячного світла в органічній речовині називають продуктивністю живих організмів.*

Незалежно від методів та авторів підрахунку, виявлено деякі загальні закономірності розподілу біомаси організмів на суходолі та в океані:

- в океані загальна біомаса організмів значно нижча, ніж на суходолі;
- основна біомаса рослин зосереджена на суходолі;
- біомаса тварин в океані менша від біомаси тварин суходолу;
- на суходолі біомаса рослин на декілька порядків перевищує біомасу тварин;
- в океані біомаса тварин значно перевищує біомасу рослин.

У географічній оболонці біомаса становить дуже малу частку від її загальної маси. Норвезький геохімік В. Гольдшмідт (1889–1945) так порівнював співвідношення компонентів географічної оболонки: *якщо уявити літосферу у вигляді кам'яної чаші вагою 10,5 фунтів (≈ 5 кг), то вода в ній вагою 1 фунт ($\approx 0,5$ кг) буде еквівалентна гідросфері Землі, вага мідної монети – вазі атмосфери, а вага поштової марки – вазі біосфери.*

Незважаючи на таку мізерну вагу біосфери, організми в географічній оболонці виконують надзвичайно продуктивну роботу. Насамперед вони акумулюють енергію сонячних променів, котру перетворюють у *хімічну, електричну, теплову* та інші види. Біогенна міграція речовини й енергії також здійснюється завдяки життєдіяльності організмів. Така міграція відбувається внаслідок розмноження і розселення живих істот та проникнення життя в найвіддаленіші екологічні ніші.

Живі організми вирізняються різними швидкостями передачі життя. Найбільша швидкість розмноження, що наближається до швидкості звуку в атмосфері (330 м/с), характерна для найменших організмів (мікро- та ультрамікроорганізмів). Найменша швидкість розмноження, тобто передача геохімічної енергії, простежується в найбільших організмів. Із суходільних істот це є слони, з морських – кити. У них найбільша тривалість вагітності, що становить від 12 до 18 місяців.

Мікроорганізми мають необмежені можливості у збільшенні біомаси за сприятливих умов. Зокрема, водорість діатомеї, розмножуючись за ідеальних умов, може дати кількість біомаси, еквівалентну нашій планеті, протягом восьми діб, а за наступну годину її подвоїти. Інфузорія за 30 діб здатна дати потомство, біомаса якого перевищу-

вала б масу Сонця в мільйон разів. Академік В. Вернадський (1934) з цього приводу зазначав: “...якщо бактерія холери може покрити суцільним покривом поверхню планети за одну з четвертю доби, то слон, який розмножується найповільніше, може зробити це за 3–3,5 тис. років. Але в безмірності геологічної тривалості земного життя геохімічний ефект обох морфологічних форм – слона і бактерії – практично буде однаковим. Організм, який розмножується в біосфері найповільніше, буде величезною силою, що змінює природне докільля так, як і той, що розмножується найшвидше. Але ця величезна сила організмів не проявляється тому, що немає стільки поживи й повітря, а також багато організмів гинуть, не досягнувши статевої зрілості. На земній поверхні немає більшої хімічної сили, що постійно діє, а тому й могутнішої за своїми кінцевими наслідками, ніж живі організми разом взяті”.

Наука стверджує, що життя на Землі виникло понад 3,5 млрд років тому. За біогенний період розвитку нашої планети живі організми значно змінили її поверхню (“обличчя”), створили сучасну географічну оболонку, або біосферу, в широкому її розумінні. Сучасні літосфера, гідросфера, атмосфера, педосфера утворилися завдяки активній дії живих організмів протягом мільярдів років.

Сучасна *літосфера* містить багато порід, у складі яких є вуглець. Усі ці породи мають біогенне походження. Таке ж походження мають залізні руди, діатоміти, сапропелі тощо. Вся сучасна кора вивітрювання утворилася внаслідок вивітрювання первинних кристалічних та магматичних порід. Найактивнішу участь у цьому процесі беруть живі організми. Вони виділяють органічні кислоти, сприяючи швидкому руйнуванню кристалів, утворенню вторинних мінералів, зокрема, глинистих, а також гідратів окислів заліза, алюмінію, кремнію. Такі ж органічні речовини виділяють нижчі рослини, тварини, гриби й мікроорганізми. Велику роль у процесі руйнування гірських порід відіграють бактерії, зокрема анаеробні, які наявні на значних глибинах без доступу кисню.

Гідросфера Землі також зазнала значного впливу живих істот. З часу виникнення життя на Землі обсяг води в Світовому океані збільшився приблизно на порядок. Ця вода зазнала впливу морських організмів, які змінили її сольовий склад і насиченість газами. Це на-

самперед стосується кисню і вуглекислого газу. Насиченість кисню збільшилась, а вуглекислого газу – зменшилася. Щодо збільшення об'єму води, то ця вода піднялась з глибин Землі внаслідок виверження вулканів та гейзерів, але найбільше її утворилося в процесі звітрювання первинних кристалів гірських порід і виділення атомів водню і кисню.

Сучасна *атмосфера* має такий парціальний газовий склад: 78,2% – азоту, 20,8% – кисню, 1% – інертні гази і 0,03–0,033% – вуглекислий газ. До виникнення життя на Землі атмосфера майже не містила кисню. Вона складалася з вуглекислого газу, метану, сірководню та інших газів. Значно менше в ній було й азоту. Після виникнення життя атмосфера збагатилась киснем, а зелені рослини засвоїли велику кількість вуглекислого газу, акумулювавши його в покладах вугілля, нафти, газу, сланців, вапняків, крейди та інших гірських порід. Вуглекислий газ, що міститься в атмосфері та морській воді, є лише тим робочим запасом, який необхідний для забезпечення колообігу вуглецю в природі.

Унаслідок життєдіяльності організмів утворилося нове природно-історичне тіло – *грунт*, якого до появи життя на Землі не існувало. Утворення ґрунтів пов'язано з ігратьма ґрунтоутворювальними чинниками, але головним у цьому процесі, безумовно, є біотичний. Засновник генетичного ґрунтознавства В. Докучаєв писав, що “...*грунт* – це ті денні або близькі до них горизонти гірських порід (однаково яких), які більш або менш природно змінені впливом води, повітря та різного роду організмів”. Особливо важливу роль у ґрунтоутворенні відіграють ґрунтові мікроорганізми, яких в одному грамі може бути мільйони особин. Вони беруть участь у вивітрюванні гірських порід та синтезі вторинних мінералів, мінералізації решток рослин і тварин та утворенні гумусу, фіксації атмосферного азоту та синтезі доступних для рослин азотовмісних сполук, в окисно-відновних процесах та біохімічній міграції речовини й енергії.

6.4. Колообіг речовин у біосфері

Організми біосфери загалом складаються з тих же хімічних елементів, що й неживі компоненти географічної оболонки. Але роль

кожного хімічного елемента, зокрема, в будові, життєдіяльності та біогеохімічних процесах живих організмів різна. Хімічні елементи за їхньою участю в будові та функціонуванні живої речовини поділяють на декілька груп:

- *благородні або інертні гази*, які не належать до складу живої речовини (всього шість);
- *благородні метали*, які не утворюють сполук в земній корі (сім);
- *органогенні або циклічні елементи*. Вони вступають у численні реакції і процеси, утворюючи живу речовину (сорок чотири);
- *розсіяні елементи*, що характеризуються переважанням вільних атомів, вступають у хімічні реакції, але їхні сполуки рідко трапляються у земній корі (одинадцять);
- *сильно радіоактивні елементи*, що існують в земній корі (одинадцять), або в космічному просторі (п'ять), а також отримані штучно (сім);
- *рідкоземельні елементи* (п'ятнадцять).

У ваговому відношенні на групу *органогенних елементів* припадає 99,7% земної кори, решту 0,3% ваги становлять інші п'ять груп елементів. Органогенні елементи називають ще *елементами-мігрантами*. Вони постійно перебувають у колообігу, який здійснюється двома шляхами – водним і повітряним. До повітряних мігрантів, зокрема, належать кисень, водень, азот і йод, для інших елементів типовішою є водна міграція. Деякі з елементів повітряних мігрантів належать до складу солей, що можуть мігрувати й водним шляхом, але повітряна міграція для них типовіша.

Чотири з елементів – кисень, вуглець, водень, азот – наявні у всіх без винятку ландшафтних системах. Їхній вміст у живих організмах перевищує 98% вагового складу. Кисень і водень утворюють воду, яка в складі живих організмів може становити 99%.

Елементи, з яких складаються живі організми, за ваговим складом поділяють на *макроелементи*, вміст яких не нижче $1 \times 10^{-2}\%$, *мікроелементи*, вміст яких не нижче 1×10^{-3} до $1 \times 10^{-5}\%$, та *ультрамикроелементи*, вміст яких не перевищує $1 \times 10^{-6}\%$ (табл. 6.2). Зрозуміло, що все це узагальнені дані про елементарний склад живих організмів. Кож-

ний вид має свій хімічний склад, який його виділяє серед інших, так само як морфологічна будова, фізіологічні особливості, ареал тощо.

Серед рослин, тварин, грибів та мікроорганізмів є види, які нагромаджують окремі елементи в кількостях, значно більших, ніж сусідні види. Зокрема, багато видів бурих водоростей нагромаджують йод з повітря, води, ґрунту в кількостях, що перевищують його вміст у природному довікллі на два-три порядки. Водночас, певні живі організми пристосовуються до середовища, в якому деякі хімічні елементи містяться у значних концентраціях. Підвищений вміст окремих елементів у довікллі стає причиною отруєння живих організмів. Це стосується насамперед ртуті, кадмію, радію та інших токсичних елементів, що, зазвичай, наявні у земній корі в ультранизьких концентраціях.

Отже, як зазначає П. Второв, *організми в біосфері здійснюють перерозподіл хімічних елементів, нагромаджуючи ті, які необхідні їм для існування, і не вступаючи в реакції з тими, що не впливають на їхню життєдіяльність.*

Колообіг речовин відбувається внаслідок об'єднання колообігів окремих елементів за допомогою двох джерел енергії: космічної (99%) та внутрішньої енергії Землі (1%). Важливу роль у процесах колообігу відіграють водний стан, атмосферні перенесення, розмноження, розселення та дихання організмів.

Вирізняють великий (геологічний) і малий (біотичний) колообіги. *Геологічний* колообіг речовин відбувається між суходолом і океаном, *біотичний* – між рослинами і ґрунтом. У першому випадку міграція має здебільшого горизонтальний, у другому – вертикальний напрями. На початковому етапі геологічного розвитку, завдяки великому колообігу речовин, формувалися континенти, океани і сфери Землі. Це відбувалося шляхом переміщення повітряних мас, поверхневих і підземних вод та продуктів вивітрювання гірських порід. Після виникнення життя на Землі та становлення біосфери в процесі колообігу беруть участь продукти життєдіяльності організмів і організми. Протягом останніх століть “індустріального” та “постіндустріального” розвитку людської спільноти додалися речовини-забрудники (оксиди сірки, азоту, пил, мінеральні добрива, отрутохімікати, радіоактивні ізотопи), які переносяться повітрям і водою на великі відстані.

Таблиця 6.2. Середній елементарний склад організмів у вагових відсотках

Елементи	Вага, %	Елементи	Вага, %
Макроелементи			
Кисень	70,0	Магній	$4 \cdot 10^{-2}$
Вуглець	18,0	Фосфор	$7 \cdot 10^{-2}$
Водень	10,5	Сірка	$5 \cdot 10^{-2}$
Калій	$5 \cdot 10^{-1}$	Натрій	$2 \cdot 10^{-2}$
Азот	$3 \cdot 10^{-1}$	Хлор	$2 \cdot 10^{-2}$
Кремній	$2 \cdot 10^{-1}$	Залізо	$1 \cdot 10^{-1}$
Мікроелементи			
Алюміній	$5 \cdot 10^{-3}$	Хром	$n \cdot 10^{-4}$
Барій	$3 \cdot 10^{-3}$	Бром	$1,5 \cdot 10^{-4}$
Стронцій	$2 \cdot 10^{-3}$	Германій	$n \cdot 10^{-4}$
Марганець	$1 \cdot 10^{-3}$	Нікель	$5 \cdot 10^{-5}$
Бор	$1 \cdot 10^{-3}$	Свинець	$5 \cdot 10^{-5}$
Торій	$n \cdot 10^{-3}$	Олово	$5 \cdot 10^{-5}$
Титан	$8 \cdot 10^{-4}$	Миш'як	$3 \cdot 10^{-5}$
Фтор	$5 \cdot 10^{-4}$	Кобальт	$2 \cdot 10^{-5}$
Цинк	$5 \cdot 10^{-4}$	Літій	$1 \cdot 10^{-5}$
Рубідій	$5 \cdot 10^{-4}$	Молибден	$1 \cdot 10^{-5}$
Мідь	$2 \cdot 10^{-4}$	Йод	$1 \cdot 10^{-5}$
Ванадій	$n \cdot 10^{-4}$	Цезій	близько $1 \cdot 10^{-5}$
Ультрамикроелементи			
Селен	10^{-6}	Ртуть	$n \cdot 10^{-7}$
Уран	10^{-6}	Радій	$n \cdot 10^{-12}$

Міграція речовин у біотичному колообігу визначається двома тісно пов'язаними і взаємозумовленими процесами: синтезом живої речовини зеленими рослинами з елементів неживої природи, з одного боку, та мінералізацією органічних решток рослин і тварин, за якої виділяється енергія, з іншого. Рослини, які засвоюють речовини з ґрунту, повітря й води, витрачають їх на побудову своїх організмів, а також організмів тварин, які ними живляться. Мінералізуючись, організми або їхні рештки поповнюють продуктами розкладу абіотичне довкілля. Цей процес не замкнений. Частина речовин кожного циклу колообігу поповнює геологічний колообіг, через річковий стік потрапляючи в річки й моря, і там, відклавшись на дні на тривалий час, вилучається з біотичного колообігу. На їхнє місце залучаються

нові речовини. Кожний наступний цикл колообігу має свій склад, параметри та тривалість, цим відрізняється від попереднього.

Колообіг речовин складається з колообігу певних елементів. Для кожного елемента характерна своя швидкість міграції у малих і великих колообігах. Дослідники вважають, що весь кисень атмосфери проходить через живі організми протягом двох тисяч років, а вуглекислий газ через триста років. Локальні колообіги мають значно меншу тривалість. Найважливішу роль у біологічному колообігу відіграють біогенні елементи, а саме вуглець, азот і фосфор. Детальніше розглянемо колообіги цих елементів.

Колообіг вуглецю. Вуглець є головним будівельним матеріалом усіх живих організмів, а тому його колообіг найбільше поширений у природі. Колообіг вуглецю здійснюється за допомогою трьох груп організмів: *продуцентів* – зелених рослин і деяких бактерій, що шляхом фотосинтезу та хемосинтезу нагромаджують первинну органічну речовину з неорганічної; *консументів* – організмів, які споживають первинну органічну речовину і переводять її в інші форми (тварини, паразитичні рослини); *редуцентів* або *деструкторів* – організмів, що живуть завдяки мертвим органічним речовинам, розкладаючи їх до мінеральних форм (бактерії, гриби, найпростіші).

Групу організмів-консументів поділяють на три підгрупи: *консументи першого порядку* – травоядні тварини, або фітофаги, тобто споживачі органічної речовини, утвореної рослинами та хемосинтезуючими бактеріями; *консументи другого порядку* – хижаки і паразити, що живуть завдяки травоядним тваринам; *консументи третього порядку* – хижаки і паразити, що поїдають хижих тварин і паразитів. Тварини другого і третього порядків утворюють групу *зоофагів*.

Органічну речовину синтезують зелені рослини з вуглекислого газу атмосфери, вміст якого коливається від 0,03 до 0,033%. Запаси вуглекислого газу в атмосфері такі, що якби надходження його припинилося, то вони, за даними різних авторів, вичерпалися б протягом 4–35 років (табл. 6.3).

Які ж джерела надходження вуглекислого газу в атмосферу? Підраховано, що людська популяція щорічно видихає $1,08 \times 10^{12}$ кг CO_2 , рослини і тварини виділяють на один-два порядки більше, тобто $1,08 \times 10^{13} - 10^{14}$ кг, теплоенергетика, промисловість та транспорт

унаслідок спалювання вуглеводнів викидають близько $1,25 \times 10^{12}$ кг, і ця кількість постійно зростає. Підвищення вмісту вуглекислого газу в атмосфері може спричинити так званий “парниковий ефект”, наслідком якого може стати глобальне потепління. Ця тенденція є нині пріоритетною. За сто останніх років температура повітря на Землі (за різними даними) підвищилася на $0,6-0,7^\circ\text{C}$. Деякі вчені твердять про можливе глобальне похолодання, наслідком якого може бути чергове покривне зледеніння. Обидві тенденції матимуть негативні наслідки для людської спільноти і всього органічного світу Землі.

Таблиця 6.3. Запаси вуглекислого газу в атмосфері, кг

Показник	За М. Будико	За Ю. Саксом	За Г. Шредером
Вміст вуглекислого газу в атмосфері	$2\,300 \cdot 10^{12}$	$2\,500 \cdot 10^{12}$	$2\,100 \cdot 10^{12}$
Засвоюється рослинами протягом року	$300 \cdot 10^{12}$ кг	$648 \cdot 10^{12}$ кг	$60 \cdot 10^{12}$
Кількість років, протягом яких рослини вичерпали б запаси CO_2 в атмосфері за умови припинення його надходження	8	4	35

Природний шлях надходження вуглекислого газу в атмосферу – виверження вулканів та викиди джерел, зокрема гейзерів, з яких надходить збагачена вуглекислим газом вода.

Зелені рослини синтезують органічні речовини за допомогою сонячної енергії з вуглекислого газу та води. Цей процес має назву фотосинтезу. Вивчення і розкриття механізму фотосинтезу триває вже понад 235 років. Англієць Д. Прістлі (1733–1804) 1771 року відкрив явище, згідно з яким рослини вдень виділяють кисень, очищаючи повітря, зіпсуте диханням і горінням. Досконаліше процес фотосинтезу вивчив російський вчений К. Тімірязев (1843–1920). Серед багатьох дослідників фотосинтезу варто назвати американця М. Келвіна, якому за детальне розкриття механізму фотосинтезу присуджено Нобелівську премію.

За М. Келвіним, процес фотосинтезу відбувається в такій послідовності: вуглекислий газ, потрапляючи в клітину зеленого листка, приєднується до акцептора (лат. *acceptor* – одержувач), з яким продовжує подальший рух і перетворення. Завдяки ферменту альдолази (лат. *aldolaza* – закваска), спеціальної білкової речовини, що

зумовлює перетворення, утворюється простий цукор-глюкоза, а з нього – сахароза і крохмал. Частина синтезованої речовини знову переходить в акцептор і таким чином функціонує циклічний процес. Циклічним процесам характерна саморегуляція. Фотосинтез є саме саморегульованим процесом. За участю інших ферментів цукри перетворюються в білки, жири та інші органічні речовини, потрібні для життя рослин.

Протягом року рослини Суходолу та Океану засвоюють близько 5×10^{13} кг вуглецю, розкладають $1,3 \times 10^{14}$ кг води, виділяють $1,2 \times 10^{14}$ кг молекулярного кисню і запасують 4×10^{17} ккал сонячної енергії. Зауважимо, що цей обсяг сонячної енергії на два порядки перевищує виробництво електроенергії всіма електростанціями світу.

Реакцію фотосинтезу в узагальненому вигляді можна записати таким рівнянням:



Процес фотосинтезу є системою складних реакцій. У корисних копалинах органічного походження, так званих каустобіолітах, сонячна енергія тривалий час зберігається в законсервованому стані. Проникаючи з космосу в біосферу, енергія Сонця нагромаджується за допомогою рослин не лише в рослинах, але й у тваринах, ґрунтах, приземному шарі повітря, водах. Завдяки цьому в біосфері відбувається процес поступового нагромадження енергії та сповільнюється процес ентропії (грец. *έν* – в і *τροπή* – зміна, перетворення), тобто випромінювання Землею в космічний простір.

Деякі бактерії, використовуючи енергію хімічних екзотермічних реакцій окиснення, також синтезують органічні речовини. Цей процес називають *хемосинтезом* (лат.

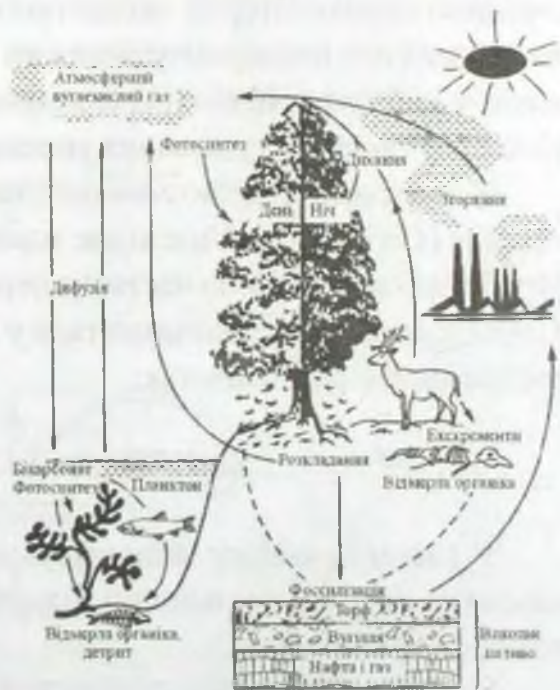
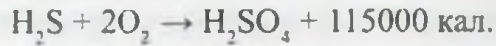


Рис. 6.2. Колообіг вуглецю (Д. Сміт, 1971)

chemia – хімія і синтез). Окиснення, наприклад, пурпурними бактеріями сірководню, заміняє їм процес дихання. Цей процес можна записати таким рівнянням:

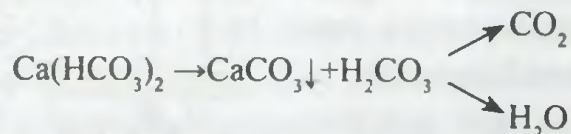


Зауважимо, що таким шляхом синтезується близько одного відсотка органічної речовини від її загального обсягу. Це означає, що близько 99% утворюються шляхом фотосинтезу.

Органічну речовину використовують організми, які не здатні самі її синтезувати. Рослинами живляться травоядні тварини. Їхню речовину вживають паразити, нею живляться хижаки, а їхніми рештками – сапрофіти, зокрема, гриби, актиноміцети, слизьовики та деякі бактерії. Отже, вуглець, мандрує від організму до організму, від продуцентів до консументів, а далі до редуцентів, які в кінцевому підсумку мінералізують органічні рештки рослинних і тваринних організмів. У процесі тління, горіння та бродіння, що спричиняють редуценти, одним з кінцевих продуктів є вуглекислий газ, який знову повертається в атмосферу, завершуючи колообіг вуглецю в біосфері.

Важливу роль у регулюванні вмісту вуглекислого газу в атмосфері відіграє Світовий океан. Обміну вуглекислого газу між атмосферою і океаном сприяє вітер та океанічні течії. Його вміст у верхніх шарах оксаничних вод перебуває у рівновазі з вмістом в атмосфері. Світовий океан у цьому процесі є регулятором концентрації CO_2 в біосфері. Механізм такого регулювання можна описати так.

У морській воді розчинені бікарбонати, зокрема, бікарбонат кальцію ($\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$). Унаслідок зниження концентрації CO_2 в атмосфері бікарбонат кальцію частково перетворюється в карбонат кальцію (CaCO_3), який гірше розчиняється у воді і тому випадає в осад. Цей процес можна записати так:



У такому випадку збільшується, зокрема, потужність раковин морських тварин. Звільнений внаслідок цього вуглекислий газ поповнює атмосферу.

Із збільшенням вмісту діоксиду вуглецю в атмосфері його надлишок розчиняється в морській воді, що спричиняє зворотне пере-

творення карбонату кальцію в бікарбонат і перехід його в розчинний стан. Усього в гідросфері, за даними М. Будико (1977), міститься близько $130\,000 \times 10^{12}$ кг розчинного вуглекислого газу, тобто майже в 60 разів більше, ніж в атмосфері.

Колообіг азоту. Азот, як і вуглець, належить до складу білкових речовин усіх організмів. Його міграція в біологічному колообігу тісно пов'язана з цими речовинами (рис. 6.3).

Атмосфера, як відомо, містить понад 78% молекулярного азоту. Однак в такій формі він не доступний для живлення зелених рослин. Для живлення рослини можуть використовувати лише солі азотної та азотистої кислот, дещо гірше вони засвоюють аміачний азот. Ці сполуки утворюються в ґрунті з аміаку з допомогою нітрифікуючих бактерій. Аміак надходить у ґрунт з атмосфери, а також унаслідок розкладу азотовмісних сполук органічних решток рослин і тварин, утворюючи продукт цього розкладу – детрит (лат. *detritus* – стертий).

В атмосфері міститься від 0,02 до 0,05 мг/м³ азоту. В теплий період року завдяки дії грозових розрядів його міститься більше, ніж в холодний. Протягом року на 1 га поверхні випадає в різних частинах планети від 3 до 15 кг азоту. Біля великих підприємств, що викидають сполуки азоту, його випадає у ґрунт значно більше від середніх показників. Зважаючи на це, навколо таких підприємств у радіусі до 10–20 км азотні добрива вносити немає потреби.

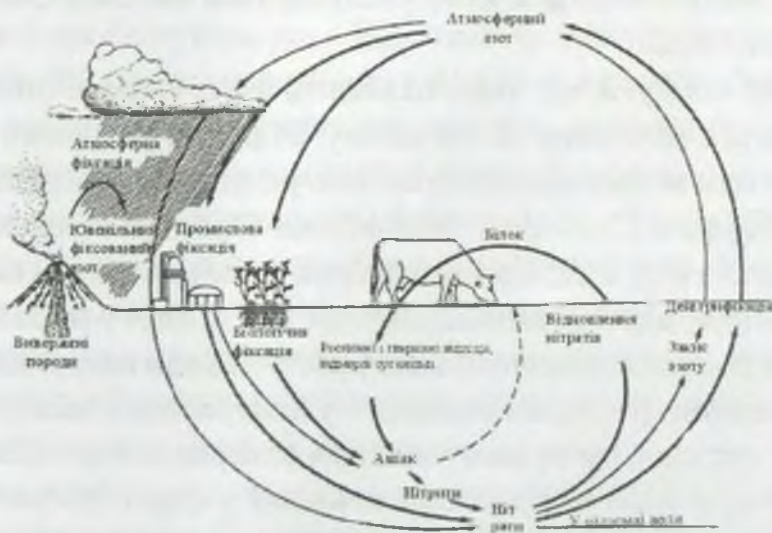


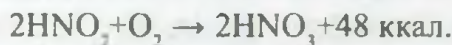
Рис. 6.3. Колообіг азоту (П. Дювіньо, М. Танг, 1968)

У ґрунті живуть азотофіксуючі бактерії, що здатні засвоювати молекулярний азот з повітря. Вони збагачують ґрунт сполуками азоту, отже, мають дуже важливе значення для підвищення родючості ґрунтів. До таких бактерій належать аеробні азотобактерії (*Asotobacter*), анаеробні клостридіуми (*Clostridium*) Пастера, бульбочкові бактерії, що живуть зазвичай на коріннях бобових рослин (*Rhizobium*). Усі ці азотофіксуючі бактерії протягом року можуть нагромаджувати у ґрунті в доступній для інших рослин формі від 20 до 300 кг азоту на одному гектарі.

Колообіг азоту відбувається за участю багатьох бактерій. Зокрема, групи нітрифікуючих бактерій перетворюють аміак в солі азотистої й азотної кислот, а денітрифікуючі розкладають ці солі, перетворюючи їх в аміак і молекулярний азот. Процеси перетворення аміаку в солі азотистої й азотної кислот збагачують ґрунт доступними для рослин формами азоту, а процеси розкладання збіднюють його. Процес нітрифікації можна виразити такими рівняннями (нітритні бактерії окиснюють аміак до азотистої кислоти):



(нітратні бактерії доокиснюють азотисту кислоту до азотної).



Азотна й азотиста кислоти вступають у ґрунтовому розчині в обмінні реакції, внаслідок яких утворюються азотисті солі, які засвоюють рослини.

Білкові сполуки, до яких належить азот, у трофічних ланках переходять від організму до організму. Відмерлі рослини і тварини або їхні рештки за допомогою організмів-редуцентів мінералізуються, внаслідок цього в атмосферу виділяється аміачний і молекулярний азот. Частина азоту в складі його сполук поповнює великий (геологічний) колообіг шляхом винесення річковим стоком у моря й океани. З огляду на це максимальна кількість азоту завжди нагромаджується у гирлах великих річок, мінімальна – у центральних частинах океанів. Океан регулює вміст азоту шляхом використання частини його водоростями, а інша частина осідає на дні у формі детриту. Отже, винесення азоту із суходолу не збільшує його концентрації у водах Світового океану.

Як зазначає В. Ковда (1979), нормальний колообіг азоту в природі (без втручання людини) є порівняно простий. Земна кора, магма, вулкани були й є природними постачальниками азоту в атмосфері. Після того, як на нашій планеті з'явилися різні форми життя, азот почали фіксувати біотичним шляхом. До втручання людини в перебіг природних процесів був головний механізм постачання зв'язаного азоту в біосферу в обсягах до 30–40 млн т на Суходолі та стільки ж – в Океані. Електричні, фотохімічні та інші механізми утворення сполук азоту в атмосфері давали ще десяток мільйонів тон азоту. Так у біосферу щороку надходило близько 100 млн т. азоту. Природні родовища азоту в світі невідомі (за винятком чилійської селітри).

Протягом останніх століть людина порушила природну збалансованість колообігу азоту в біосфері. Біомаса лісів зменшилася на 2/3 від доісторичної площі. Також значно зменшилася площа степів та їхніх аналогів (пушта, прерії, пампа). Правда, це не суттєво порушило загальний баланс азоту. Однак мінеральні добрива стали важливим чинником, який змінив природний колообіг азоту. Тепер кількість усіх форм азоту, що виробляється промисловим шляхом, прирівнюють до кількості, яку фіксують біогенним шляхом. Сумарна кількість азоту, що міститься в мінеральних добривах сягає понад 50 млн т. Стільки ж, а можливо й більше азоту потрапляє в атмосферу внаслідок спалювання викопного палива. Це також біогенний азот, законсервовний у відкладах минулих біосфер, але він спалюється тепер.

Учені прогнозують, що в ХХІ столітті виробництво добрив досягне 300–400 млн т у перерахунку на діючу речовину. Виробництво азотних добрив буде пріоритетним, оскільки наявний прямий зв'язок між врожайністю та вмістом азоту в ґрунті. Без добрив важко обійтися, але водночас варто вживати ефективні заходи щодо витрат азоту та зниження процесів денітрифікації, застосовуючи нові форми добрив, зокрема, капсули з оболонкою, сполуки азоту з лігніном тощо, а також зменшити підкиснення ґрунтів і вод, ослабити дію так званих “кільцевих зон” навколо теплоелектростанцій, де щорічно на один гектар випадає від 10 до 18 кг азоту.

Яких глобальних наслідків можна очікувати від підвищення вмісту азоту в довкіллі? Найбільшою небезпекою є руйнування озонового горизонту. Проте думки вчених не є однозначними. Деякі вчені

вважають, що ґрунти мають властивість фіксувати, сорбувати оксиди, зокрема й азоту, і відновлювати їх до молекулярних форм. Шведські вчені підвищення концентрації нітратів у ґрунтового доквіллі пов'язують з онкологічними захворюваннями шлункового тракту та інших органів, вони вважають, що це спричиняє *метгемоглобію* – розпадання гемоглобіну. Звідси виникають нові непередбачені проблеми. З огляду на це процес зростання вмісту всіх форм азоту в біосфері потребує постійного моніторингу як на регіональному, так і на глобальному рівнях.

Колообіг фосфору. В колообігах вуглецю і азоту простежено головні риси руху біогенних елементів у біосфері. Проте в житті кожної ландшафтної системи чи екосистеми важливу роль відіграють такі елементи, як фосфор, калій, кальцій, натрій, сірка, магній і залізо. Очевидно, що на динаміку біоценозів впливають кобальт, алюміній, марганець. Проте характер цього впливу поки що вивчений недостатньо.

Особливо активно вивчають роль фосфору, який необхідний живим організмам у достатньо великих обсягах – близько 10% від кількості азоту. Фосфор є одним з головних компонентів нуклеїнових кислот, клітинних мембран, систем переносу енергії, кісткових тканин. Фосфор має важливе значення для продуктивності водних екосистем. Його нестача у водному середовищі різко знижує продуктивність водних рослин. Правда, в місцях, куди надходить надмірна кількість фосфорних сполук, зокрема, детергентів, з полів, а також у складі стічних вод, продуктивність водойм досягає небажаних результатів, виражених в інтенсивній *евтрофікації вод* озер, річок, водосховищ, ставків тощо.

Вивчення колообігу фосфору полегшується тим, що його концентрацію і переміщення легко визначити і простежити, використовуючи один з ізотопів як радіоактивну мітку. Колообіг фосфору (рис. 6.4) складається з меншої кількості етапів, ніж колообіг вуглецю чи азоту. Рослини асимілюють фосфор у вигляді фосфат-іону (PO_4) безпосередньо з ґрунту або води. У тварин (у разі надлишку органічного фосфору в кормах) фосфор виводиться з організму разом із сечею. Деякі групи бактерій перетворюють органічний фосфор у фосфат. Фосфор надходить в атмосферу в єдиній формі – у вигляді пилу. З огляду на це до колообігу фосфору належить лише ґрунт і вода.

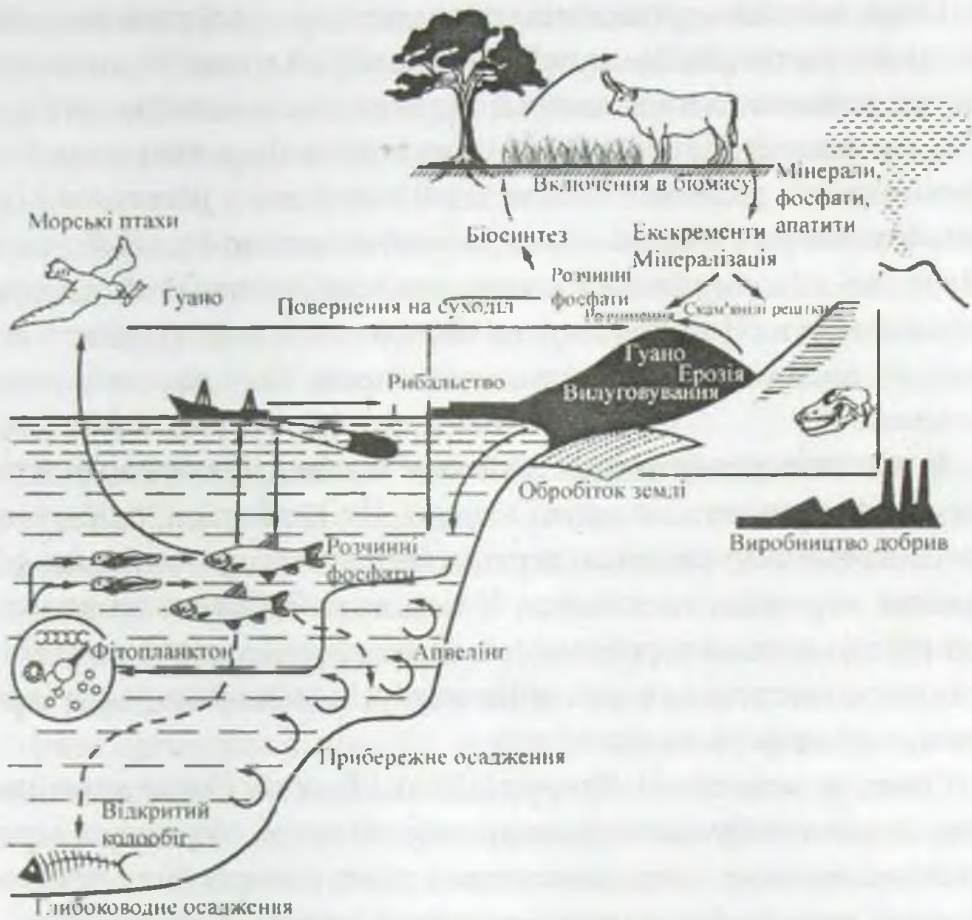


Рис. 6.4. Колообіг фосфору (Ф. Рамад)

Незважаючи на відносну простоту колообігу фосфору, на доступність цього елемента для рослин впливає багато чинників природного довкілля. Зокрема, за умови надлишку розчиненого кисню фосфор легко утворює нерозчинні сполуки, що випадають в осад і, таким чином, фосфор вилучається з форм, доступних для рослин. У разі значної тривалості таких умов утворюються фосфатні породи. В активні форми фосфор повертається дуже повільно внаслідок ерозії або штучного використання (розробки) фосфатів для виготовлення мінеральних добрив.

Кислотність середовища також впливає на доступність фосфору рослинам. Фосфати натрію і кальцію порівняно слабо розчинні у воді. В лужному середовищі фосфат-іони легко з'єднуються з натрієм і кальцієм, утворюючи нерозчинні сполуки. У кислому середовищі фосфат перетворюється в добре розчинну кислоту.

Отже, кожний з органогенних елементів має свої риси колообігу, а разом вони утворюють малий або біотичний колообіг елементів і речовин, водночас поповнюючи й великий геологічний колообіг.

Як вважає Р. Ріклефс (1979), *“колообіги біогенних елементів у певні періоди розвитку екосистеми виходять з рівноваги і, або накопичуються в системі, або ж, навпаки, залишають її. Так, в періоди вугле- або торфонакопичення мертвий органічний матеріал акумулюється у відкладах озер, прибережних болотах і мілководних морях, де анаеробні умови перешкоджають його розкладу мікроорганізмами”*.

Інтенсивне розорювання ґрунтів або знищення природної рослинності призводить до ерозії земель. Це спричиняє руйнування багатих на біогенні елементи верхніх ґрунтових горизонтів, що формувалися впродовж тисячоліть. У переважній більшості випадків ландшафтні системи перебувають в стаціонарному стані, коли відтік біогенних елементів з систем врівноважується їх притоком із інших систем, з атмосфери та літосфери.

Отже, як зазначає П. Второв (1971), *“Енергія Сонця рухає своєрідним колом плеяди хімічних елементів, які то об'єднуються в грона органічних молекул, то розсипаються знову в неорганічні речовини, виділяючи енергію для життя численних істот нашої планети”*.

6.5. Біогеохімічні цикли та провінції

Живі організми існують унаслідок використання з природного довкілля необхідних речовин та енергії. Процес переробки організмом речовини називають *асиміляцією* (лат. *assimilatio* – уподібнення). З цим процесом нерозривно пов'язаний інший – процес розкладу органічних речовин (білків, жирів, вуглеводів) в організмі на простіші речовини (воду, діоксид вуглецю, аміак), який називають *дисиміляцією* (лат. *dissimilis* – несхожий). Простіші елементи виводяться з організму, а вивільнена енергія перетворюється на тепло або акумулюється в так званих енергетичних, здебільшого аденозинтрифосфатних молекулах. Єдність процесів асиміляції й дисиміляції забезпечує безперервне оновлення органічних речовин і є основою життєдіяльності тваринних і рослинних організмів протягом їхнього життя. Отже,

хімічні елементи циркулюють із зовнішнього довкілля в організм і від організму в довкілля. Шляхи цієї циркуляції або міграції одержали назву *біогеохімічних циклів*, а рух – *колообігу елементів живлення*.

З понад 90 природних елементів майже половина з них необхідні для живих організмів. Ці елементи називають *біогенними* або *органогенними*. Концепцію біогеохімічних циклів розробили В. Вернадський, Б. Полинов, М. Глазовська, Р. Хатчінсон та інші вчені. Вона є складовою метаконцепції “великого циклу”, ланками якого є “*тектонічні процеси, магматизм, осадконакопичення та еволюція живих організмів*” (С. Мороз, 1996).

Біогеохімічні провінції. Здатність організмів вибірково нагромаджувати в собі ті чи інші органогенні елементи спричинила їх територіальний перерозподіл. Окремі види рослин можуть акумулювати деякі елементи та їхні сполуки в сотні разів більше, ніж вони містяться в ґрунті, воді чи повітрі. Зокрема, бурі водорості концентрують йоду на три порядки більше, ніж його міститься у воді та повітрі.

Інші організми у процесі тривалої адаптації виробили в собі здатність переносити високі концентрації деяких елементів та їхніх сполук у ґрунтах і водах. Зокрема, рослини-галофіти можуть рости на ґрунтах, які перенасичені солями одновалентних лужних металів, зокрема, натрію, і де інші рослини не проростають (солянки, кермек). У глибоководних западинах Світового океану деякі тварини пристосувалися до життя з підвищеною радіоактивністю водного середовища.

Завдяки властивості нагромаджувати в собі певні елементи в підвищених кількостях живі організми є *індикаторами природного довкілля*. Відсутність певного елемента також може відобразитися певними організмами. Вважають, що біоценози є надійнішими індикаторами природного довкілля, ніж окремі види організмів. У цьому зв'язку за останні десятиліття виникла нова галузь біогеографії – *індикаційна*. Особливо важливе практичне застосування має індикаційна геоботаніка, яку використовують у пошуковій геології для виявлення родовищ корисних копалин.

Окремі регіони суходолу, які містять надлишок одних і дефіцит інших хімічних елементів, стосовно до їх середнього вмісту в земній корі (кларків) називають *геохімічними провінціями*. І чим більшими

відхиленнями (аномаліями) характеризується той чи інший регіон, тим чіткіше виражається геохімічна провінція. Відсутність або надлишок певних елементів у межах геохімічної провінції спричиняє *біогеохімічні ендемії*, тобто специфічні захворювання рослин, тварин і людей.

Відомо понад 30 хімічних елементів, аномальний вміст яких зумовлює різноманітні захворювання живих організмів. Це такі елементи, як літій, бор, йод, вуглець, азот, залізо, магній, алюміній кремній, фосфор, кальцій та ін. Регіональне нагромадження цих елементів у живих організмах дало підстави для виділення біогеохімічних провінцій. *Біогеохімічні провінції – це такі геопросторові утворення, що відрізняються між собою вмістом органогенних елементів у певних видах живих організмів та абіотичному довікклі.*

Учені виділили декілька біогеохімічних регіонів (Ковальський, 1976):

- *тайгово-лісовий нечорноземний*, для якого характерний дефіцит кальцію, фосфору, кобальту, міді, йоду, бору, молібдену, цинку, водночас простежується достатній і надмірний вміст марганцю та стронцію. З дефіцитом кальцію і фосфору пов'язують, зокрема, виснаження свійських тварин і кістково-суглобні захворювання, з нестачею кобальту – зниження репродуктивної здатності, м'ясної і вовняної продуктивності, міді – анемії у великої рогатої худоби та овець, йоду і кобальту – ендемічного захворювання зобом у людей та овець;
- *лісостеповий, степовий чорноземний*, для якого характерні біологічні реакції організмів, що визначаються достатнім вмістом кобальту, міді, йоду, іноді дефіцитом калію, рухомого марганцю і часто нестачею фосфору;
- *сухостеповий, напівпустельний і пустельний* характеризується підвищеним вмістом натрію, кальцію, хлоридів, сульфатів, бору, іноді молібдену, нестачею міді, йоду, марганцю, а в окремих випадках надлишком нітритів. Нестача міді, надлишок молібдену і сульфат-іона SO_4 спричиняє захворювання центральної нервової системи, порушує координацію рухів у молодняка свійських

тварин. Надлишок бору спричиняє деякі захворювання людей, а також верблюдів та овець;

- *гірські регіони* характеризуються контрастністю і мінливістю концентрації та співвідношенням хімічних елементів, а також підвищеною радіоактивністю гірських порід, що є причиною різноманітних ендемічних захворювань, хімічним складом та морфологічними ознаками організмів. Найхарактернішими захворюваннями є ендемічний зуб, гіпо- й авітамінози.

Біогеохімічні регіони за сукупністю спільних хімічних елементів об'єднують у *субрегіони* євразійський лісостеповий, степовий, напівпустинний, а також поділяють за тим чи іншим окремим хімічним елементом (дефіцит або надлишок заліза, йоду тощо) на *біогеохімічні провінції*.

Навколо великих промислових переробних та енергетичних підприємств можуть утворюватися антропічно зумовлені біогеохімічні провінції, де в ґрунтах та поверхневих водах міститься надлишок насамперед важких металів (свинець, нікель, мідь, хром, ванадій та ін). Застосування надмірної кількості мінеральних добрив та вирощування монокультур, зокрема, на зрошуваних землях, спричиняє їх акумуляцію у ґрунтах та водах з підвищеним вмістом нітритів, нітратів та інших азото- та фосфоромістких сполук. Осідання радіонуклідів також спричиняє формування антропічно зумовлених біогеохімічних провінцій з аномальними умовами існування живих організмів. З огляду на це пригадується афоризм Дж. Баттона, висловлений стосовно забруднення повітря, який можна перефразувати так: *“Людству необхідно якомога швидше вирішити дилему: або воно зробить так, що в біосфері буде менше забруднюючих речовин, або біосфера розвиватиметься таким чином, що в ній стане менше людей”*.

Запитання для контролю та самоконтролю

1. Дайте визначення поняття “біосфера” та пригадайте, хто це поняття запровадив у науку.
2. Назвіть головні етапи розвитку науки про біосферу.
3. Які проблеми повинна розв’язувати біосферологія?

4. Назвіть головні засади вчення про біосферу, сформульовані В. Вернадським.
5. Хто започаткував вчення про “ноосферу”?
6. Хто розробив вчення про “ноосферу” і в чому його сутність?
7. З яких компонентів складається біосфера?
8. Назвіть ієрархічні рівні вертикальної та горизонтальної структури біосфери.
9. Яке співвідношення територіальних географічних та біосферних таксономічних одиниць?
10. Дайте визначення понять “біосфера”, “плівка життя”, “стратіосфера”, “парабіосфера”.
11. Які співвідношення між масою живої речовини рослин і тварин, суходолу і океану?
12. Які вагові співвідношення між літо-, гідро-, атмо- та біосферою за В. Гольдшмідтом?
13. Яка швидкість передачі життя різними організмами і яке це має значення для формування біосфери?
14. Яка відмінність між сучасною і добіогенною геосферами?
15. Охарактеризуйте якісний та кількісний поділ хімічних елементів за їхньою участю в будові живих організмів.
16. Які головні риси колообігу вуглецю, азоту, фосфору?
17. Яким чином відбувається регулювання вмісту вуглецю, азоту й фосфору в біосфері?
18. Що таке біогеохімічні цикли?
19. Що таке геохімічні та біогеохімічні провінції та регіони?
20. Які завдання стоять перед індикаційною геоботанікою?

Список літератури

- Биосфера. Эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки. Сб. ст. под ред. Симса Р. У. и др. / Пер. с англ. М., 1988.
- Будыко М. И. Эволюция биосферы. Л., 1984.
- Вернадський В. И. Биосфера. М., 1967.
- Вернадський В. И. Живое вещество. М., 1978.
- Вернадський В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., 1965.
- Вернадський В. И. Биосфера и ноосфера. М., 1989.
- Голубець М. А. Від біосфери до соціосфери. Львів, 1997.
- Реймерс Н. Ф. Природопользование. М., 1990.
- Хатчинсон Дж. Биосфера // Биосфера. М., 1972. С. 9–25.

7. ГОЛОВНІ ПОЛОЖЕННЯ ФАКТОРІАЛЬНОЇ ЕКОЛОГІЇ

Про залежність рослин від місця зростання зазначив ще античний вчений Теофраст, який розумів під цим поняттям сукупність чинників, що утворюють життєве середовище організмів. Минуло понад два тисячоліття, поки вчені остаточно зрозуміли, що не тільки морфологічні й фізіологічні особливості, а й взаємозв'язки з природним довкіллям підлягають певним закономірностям і потребують ретельних досліджень.

Нині наука екологія – це декілька самостійних наук, які мають різні предмети, методи і завдання досліджень, а тому, нерідко, одержані ними результати важко зіставити й порівняти. Протягом свого розвитку екологія втрачала свій первинний зміст, проникаючи у сфери економіки, політики, соціології, технології тощо. Це призвело до того, що поняття, якими оперують різні фахівці, іноді суперечать одне одному. Зокрема, часто можна почути і прочитати про те, що в нас “забруднена екологія” замість того, щоб сказати “забруднене природне довкілля”. І таких недоречностей трапляється чимало, хоча варто пам'ятати, що вже майже півтора століття є наука екологія зі своїм об'єктом, предметом та методами дослідження.

7.1. Поняття про екологію як науку

Термін “екологія” в науковий вжиток запровадив німецький вчений Е. Геккель (1834–1919), який у своїх працях “Всезагальна морфологія організмів” (1866) і “Природна історія світотворення” (1868) вперше зробив спробу дати визначення сутності нової науки:

“Під екологією ми розуміємо суму знань, що відносяться до економії природи: вивчення всієї сукупності взаємовідносин тварини з довкіллям, як органічним, так і неорганічним, і, насамперед, дружніх і ворожих стосунків з тими тваринами і рослинами, з якими вони прямо чи опосередковано контактують”. Терміном “економія



Е. Геккель
(1834–1919)

природи” тоді акцентували “природний баланс”, “рівновагу видів”, “гармонію видів”, які й нині є актуальними проблемами екологічної науки.

Завдяки працям Е. Геккеля, Е. Вармінга, А. Бекетова, Г. Морозова, Г. Висоцького, Ф. Клементса, П. Погребняка, Ю. Одума та інших вчених екологія сформувалася як окрема наука. На думку Ю. Одума (1986), “...хоча екологія своїм корінням сягає біології, вона вже залишила її рамки, оформившись у принципово нову інтегральну дисципліну, яка пов’язує фізичні, біологічні та соціальні явища, утворюючи міст між природничими і суспільними науками”.

Сучасна екологія розвивається за такими напрямками:

- екологія організмів – *аутекологія* (грец. *αὐτός* – сам, один і екологія) розділ екології, що вивчає пристосувальну здатність (адаптацію) окремих видів рослин і тварин до природного довкілля та способи життя видів. Аутекологія вивчає вид на рівні організму (особини, підвиду). Вона досліджує реакцію організму на вплив екологічних чинників, тобто визначає для певного виду оптимальні, песимальні й екстремальні параметри. Важливою складовою аутекології є дослідження дії екологічних чинників на морфологію, фізіологію та поведінку організмів, визначення життєвих форм, біоритмів, життєвих циклів тощо. Термін “аутекологія” в науковий вжиток запровадив швейцарський ботанік К. Шретер (1896);
- екологія популяцій – *демекологія* (грец. *δήμιος* – народ і екологія), або популяційна екологія, вивчає умови формування, структуру і динаміку розвитку популяцій організмів, зокрема, видовий і віковий склад, характер розселення, рясність і щільність, народжуваність і смертність, міжвидові й внутривидові зв’язки тощо. За визначенням Я. Дідуха (1998), “популяційна екологія – це науковий напрям, що досліджує закономірності взаємозв’язків між організмами певного виду (або видів) та оточуючим се-

редовищем, у результаті чого відбувається формування біосистем (популяцій), здатних до самовідновлення та розвитку”.

- екологія угруповань – *синекологія* (грец. *σύν* – разом і екологія) вивчає багатовидові угруповання організмів (біоценози, біогеоценози, екосистеми). Предмет дослідження синекології – видовий склад, шляхи формування, структура, продуктивність, трофічні зв’язки, взаємодія з чинниками довкілля тощо. Для характеристики колообігу речовини й енергії в угрупованнях синекологія використовує дані аут- і демекології;
- екологія ландшафту, або *ландшафтна екологія*, – наука, за М. Гродзинським (1993), що досліджує взаємодії компонентів і елементів в ландшафтній системі (“ландшафтна екологія – екологія на рівні ландшафту”).

Поняття *ландшафтна екологія* запровадив німецький географ К. Троль (1939).

7.2. Класифікація екологічних чинників

Живе часто протиставляють неживому, біологічне – фізичному або хімічному, органічне – неорганічному. Не зважаючи на те, що живу природу майже завжди можна виокремити від неживої, вони не існують ізольовано, роз’єднано одна від одної, а утворюють єдине ціле. Життя у будь-якій формі без природного довкілля неможливе. Вплив живих організмів на природне довкілля виражений слабше, хоча й має надзвичайно важливе значення для збереження життя на Землі. Про це свідчать праці академіка В. Вернадського, у яких він розкриває сутність живої речовини в геологічному процесі. Отже, *сукупність усіх зовнішніх стосовно організму (угруповань організмів) чинників, що впливають на морфологічні, фізіологічні, біохімічні, міграційні, репродуктивні та інші життєво важливі процеси, називають екологічними.*

Природне довкілля можна розчленувати на компоненти й елементи. Компонентами вважають матеріальні тіла: *гірські породи з ґрунтами, води, повітря, живі організми.* Компоненти поділяють

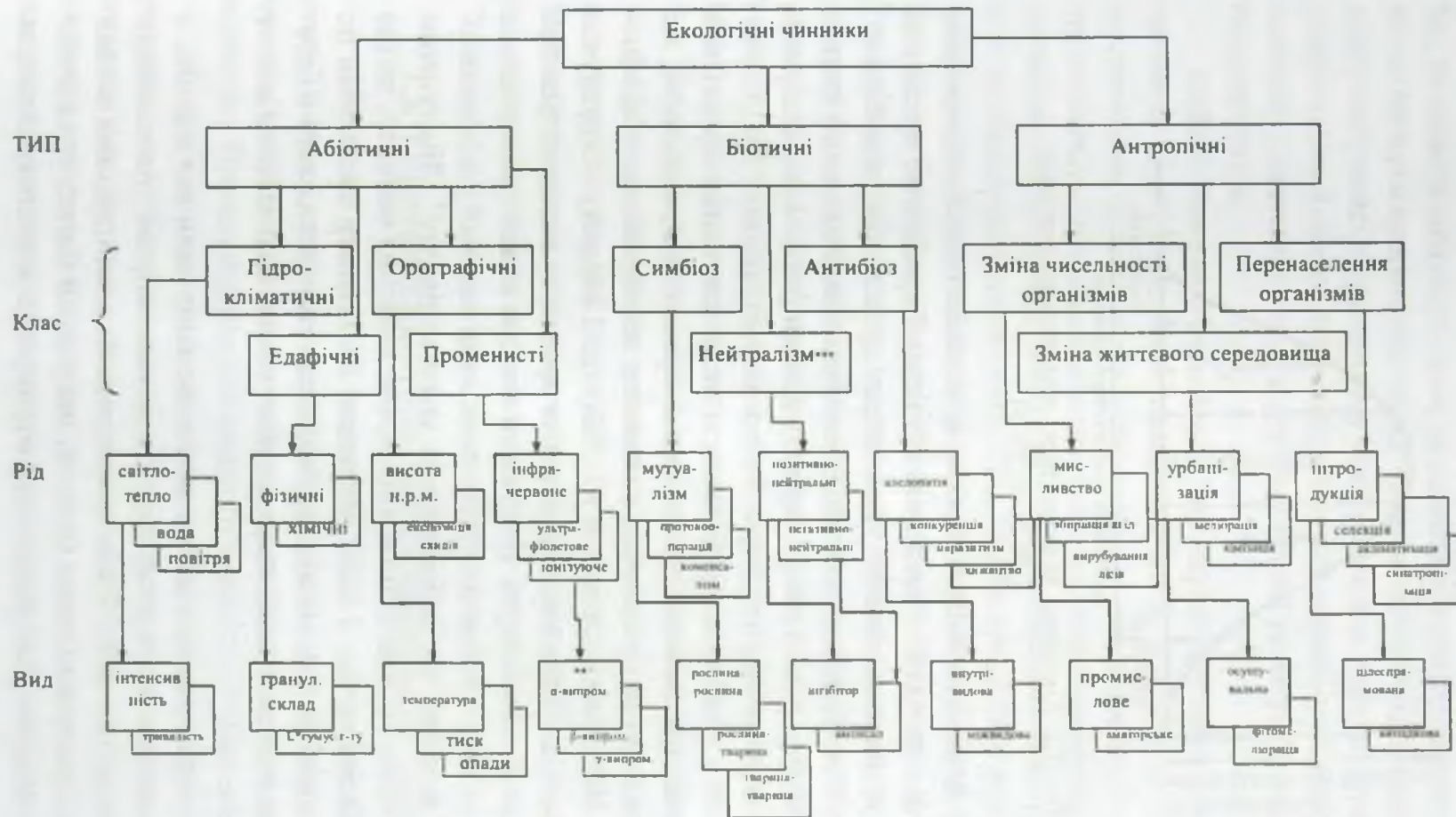
на елементи, кожен з яких вважають *екологічним чинником*, оскільки вони більшою чи меншою мірою впливають на живі організми (рис. 7.1).

Яким чином можна систематизувати велику кількість чинників, що формують природне довкілля? Є чимало класифікацій. Найпопулярніша з них – поділ екологічних чинників на абіотичні, біотичні й антропічні. До абіотичних відносять гідрокліматичні, едафічні й орографічні, до біотичних – трофічні, симбіотичні, антибіотичні та інші, до антропічних – вплив людської діяльності. Однак, як зазначає В. Кучерявий (2001), “не завжди, наприклад, температура є фактором абіотичним. Нерідко підвищення температури, зокрема, в приміщенні, є наслідком дії живих організмів, а не зовнішніх чинників”.

Відомо, що екологічні чинники впливають з різною інтенсивністю і мають більше чи менше значення для організму. Ті елементи довкілля, що найбільшою мірою впливають на організм, називають “фундаментальними”. Чинники, зміни яких у часі повторюються регулярно, називають періодичними (припливи і відпливи, день і ніч, зима і літо), а чинники, які виникають спорадично, часто зумовлюють катастрофічні явища і процеси, називають неперіодичними (землетруси, паводки, нашествия сарани).

Кожний чинник має свої особливості впливу на організм, свою амплітуду значень. Для різних організмів значення чинників, за яких вони можуть нормально існувати, не є однакові. Найменше значення чинника для існування певного організму називають *мінімумом* (min), найбільше – *максимумом* (max). Найсприятливіші значення чинника для життя організму є його життєвим *оптимумом* (opt). Ті значення чинника, коли організм існує, але його стан пригнічений, називають песимістичними, або *песимумом* (pes). На шкалі значень чинника песимум розташований між оптимумом і максимумом, між оптимумом і мінімумом. Оптимум дещо зміщений до максимуму (рис. 7.2).

Стосовно деяких чинників поняття “оптимуму” не стосується взагалі. Зокрема, всі значення наявної радіації шкідливі для організму. На різних етапах життєвого циклу організму значення оптимуму може суттєво змінюватися. Ті організми, які можуть існувати за наявності широкої амплітуди чинників, називають *еврибіонтними* (грец. *εὐρύς* – широкий та *βίωv, βίοντος* – існуючий), а організми, для яких існування



Примітка. • L – потужність гумусового горизонту;
 ** α-, β-, γ-випромінювання;
 *** – деякі вчені заперечують нейтралізм як чинник

Рис. 7.1. Мегасистема екологічних чинників



Рис. 7.2. Амплітуда дії екологічних чинників на організми
(Р. Дажо, 1975)

можливе у вузькій амплітуді чинників, називають *стенобіонтними* (грец. στενός – вузький, обмежений і біонти). Еврибіонтні організми займають, за інших однакових умов, ширші ареали, ніж стенобіонтні. Такий же поділ організмів наявний щодо будь-якого окремого чинника: температури (*еври- і стенотермні*); вологи (*еври- і стеногігробіонтні*), засоленості ґрунту (*еври- і стеногальні*) тощо.

Значення чинників, за наявності яких існування організмів стає неможливим, називають *межами витривалості*, а чинники, які виходять за межі витривалості, називають *лімітуючими*, або *обмежувачами*. Німецький агрохімік Ю. Лібіх ще 1840 року обґрунтував правило (закон), згідно з яким існування організму визначається тим чинником, який є в мінімумі. Його висновок про те, що "*ріст рослини залежить від того елемента живлення, який наявний у мінімальній кількості*" відомий як "*лібіховський закон мінімуму*". Лімітуючим чинником може бути не тільки мінімальне значення чинника, на що вказував Ю. Лібіх, але й його надлишок. В. Гептнер застосував це правило в зоології. Він писав, що "*нормальне існування виду в будь-якій місцевості неможливе, якщо хоч один чинник знаходиться нижче потреб цього виду*".

Екологічні чинники діють не ізольовано один від одного, а спільно й одночасно, а тому можуть деякою мірою доповнювати або замінити один одного. На це вперше вказав швейцарський вчений Е. Рюбель. Прикладом може бути те, що восени багато птахів відлітають на південь. Але якщо вони отримують достатню кількість

їжі, то можуть зимувати і там, де зазвичай їх взимку немає. Рослини, які не можуть проростати через недостатню кількість світла в тіні у помірному поясі, в тропічному лісі при вищих температурах повітря проростають у значно темніших місцях. У першому випадку сита їжа компенсує значення тепло, в другому високі температури замінюють нестачу світла.

Найповніше всю складність впливу на організм екологічних чинників відображає закон толерантності В. Шелфорда (1913). *Толерантність* (лат. *tolerans* – терплячий) – це здатність організму переносити несприятливий вплив того чи іншого чинника. Здатність організму витримувати певну амплітуду коливання чинника називають *екологічною валентністю*. Для життя організмів важливе значення має не тільки абсолютна величина чинника, але й швидкість його зміни. До поступових змін довкілля організм може адаптуватися. Різкі зміни чинників можуть спричинити вимирання виду. Адаптації можуть бути *морфологічними* (пристосування до змін біологічних ритмів, зумовлених тривалістю сезонів року або ж травного тракту, залежно від змін складу їжі) та *екологічними* (пристосування до термічних умов, умов зволоження, тиску тощо).

Види, які адаптовані до певних умов існування і мають широке географічне поширення, називають *екотипом*. В умовах адаптивних процесів можуть формуватися *генетичні раси*. Такі процеси характеризуються не тільки змінами живих організмів, а й змінами природного довкілля.

7.3. Коротка характеристика екологічних чинників

Абіотичні екологічні чинники. Абіотичні чинники, або чинники неживої природи, поділяють на гідрокліматогенні, едафічні, орографічні й іонізуюче випромінювання. Всі ці чинники впливають водночас. Проаналізуємо дію кожного з них.

Гідрокліматогенні чинники. Аналіз екологічних чинників розпочнемо з абіотичного типу (А). В цьому типі чинників важливе місце посідає клас *кліматичних чинників*. *Сонячна радіація* або *світло* є пріоритетним чинником цього класу, оскільки є основним джерелом існування інших чинників, зокрема тепла. Сонячне світло

є первинним джерелом енергії, без якої неможливе нагромадження органічної речовини з мінерального й газового середовища. Світло має складну структуру. Воно складається з променів різної довжини і різного кольору. Тому в таксономічній ієрархії його умовно можна віднести до *роду чинників*, які поділяють на декілька видів. Зокрема, для процесу фотосинтезу найважливіше значення мають оранжево-червоні промені довжиною 0,65–0,68 мкм та синьо-фіолетові довжиною 0,40–0,50 мкм. Вплив інших променів на життєдіяльність рослин значно менший. Увесь спектр променів, які рослина може поглинати у продуцентному процесі, визначають діапазоном 0,4–0,71 мкм. Ця частина сонячної енергії одержала назву *фізіологічно-активної радіації*. Не менш важливе значення для життя рослин має інтенсивність освітлення у різні періоди вегетації та широта місцевості, від якої залежить ця інтенсивність. Однак рослини пристосувалися до різних світлових умов і тому поширені від екваторіальних і тропічних широт до арктичних і антарктичних пустель, від гірських вершин до морських мілководь і напівтемних печер.

За пристосуванням до світла рослин поділяють на такі види:

- *світлолюбів*, які ростуть у добре освітлених місцях. Це дерева найвищого ярусу, наприклад, дуб звичайний (*Quercus robur*), сосна звичайна (*Pinus silvestris*), модрина європейська (*Larix decidua*). Таких рослин ще називають геліофітами (грец. *ἥλιος* – сонце);
- *тінелюбів* – ростуть у затінених місцях. Це рослини, що ростуть під покривом темнохвойних і широколистяних лісів, наприклад, веснівка дволиста (*Majanthemum bifolium*), вороняче око (*Paris quadrifolia*), копитняк європейський (*Asarum europaeum*). Таких рослин називають *сциофіти* (грец. *σκία* – тінь і рослина);
- *тіневитривалих*, які зазвичай, є світлолюбними, але завдяки своїй толерантності можуть існувати і в затінених місцях. Це такі дерева, як ялина європейська (*Picea abies*), липа серцелиста (*Tilia cordata*), трави – тонконіг лучний (*Poa pratensis*), костриця червона (*Festuca rubra*). Цих рослин називають *гемісциофітами* (грец. *έμι* – напів, наполовину і *сциофіти*).

Для життя і плодоношення рослин важливе значення має співвідношення світлої й темної частин доби. Здатність рослин реагувати на тривалість світлої частини дня одержала назву *фотоперіодичної реакції*, а явища і процеси, які регулюються тривалістю денного світла, – *фотоперіодизмом*. Відкрили це явище американські вчені В. Гарнер і Г. Аллард (1920). За типом фотоперіодичної реакції вирізняють декілька груп рослин (Т. Горішина, 1980):

- рослини короткого дня, яким для нормального розвитку потрібно 12 і менше годин світла на добу (коноплі (*Cannabis sativa*), тютюн – (*Nicotiana tabacum*), просо посівне (*Panicum miliaceum*);
- рослини довгого дня, яким потрібно понад 12 год на добу тривалість дня (картопля (*Solanum tuberosum*), пшениця (*Triticum durum*), шпинат (*Spinacia*), цитрусові: апельсин (*Citrus sinensis*), мандарин (*Citrus reticulata*), лимон (*Citrus limon*);
- рослини середнього дня, тобто ті, що розцвітають у дні з 12-годинною тривалістю (гречка їстівна (*Fagopyrum esculentum*);
- рослини нейтральні, що цвітуть за будь-якої тривалості дня (помідор (*Lycopersion esculentum*), кульбаба (*Taraxacum*).

Мешканцям різних широт властиві різні пристосування до фотоперіодизму. Зокрема, рослини довгого дня потребують довгого фотоперіоду, щоб нагромадити значну кількість органічної речовини. Якщо їх помістити в умови короткого дня, вони розвиватимуться, але не зможуть перебудуватися для утворення генеративних органів, оскільки світлої частини доби не вистачить для нагромадження потрібних запасів органічної речовини. Рослини короткого дня, перенесені в умови довгого дня, не зможуть перейти від вегетативного до генеративного розвитку. Це зумовлено тим, що на батьківщині, в умовах довгої ночі, вони встигали звільнитися від нагромадженої протягом дня органіки і таким чином підготувати асиміляційний апарат для фотосинтезу до початку наступного дня.

Рухомі тварини мають ліпші можливості самостійно регулювати свою добову активність, щоб отримувати потрібну кількість світ-

ла. Серед них вирізняють тварин з денною, нічною і присмерковою активністю. Характер активності тварин змінюється не тільки від частини доби, а й від пори року і метеорологічних умов. Зокрема, ховрахи крапчасті (*Citellus suslicus*) в світлі дні бувають активні в ранкові і вечірні години; у похмурі активізуються вдень. Полівки, або польові миші (*Apodemus agrarius*), цілодобово активні в затінених місцях з максимальною активністю вночі, а на освітлених місцях активні лише вночі. У тварин помірнього поясу, тобто довгого дня, осіннє скорочення призводить до призупинення процесів розмноження. Весняне збільшення тривалості дня відновлює здатність тварин до розмноження.

У процесі росту окремі органи рослин (квітка, листок) можуть повертатися до джерела світла. Таке явище називають *позитивним* або *додатним фототропізмом* (грец. *φῶς*, *φωτός* – світло і *τροπή* – поворот, зміна, напрям). Якщо органи рослин повертаються у протилежний від світла бік, явище називають *негативним* або *від'ємним фототропізмом*; коли розташовуються перпендикулярно до світлових променів, – *трансверсальним* (лат. *transversus* – поперечний). Фототропізм найбільшою мірою властивий листкам, які в одних випадках розташовуються так, щоб максимально використати сонячні промені, а в інших повертаються до них ребром, щоб запобігти перегріванню і зекономити вологу (евкаліпт гігантський (*Eucalyptus gigantea*), латук дикий (*Lactuca serriola*). Таких рослин ще називають *компасними*.

Тваринам властивий *додатний фототаксис*, коли вони рухаються в напрямку до світла, і *від'ємний*, коли рухаються від світла (від фото і грец. *τάξις* – будова, розміщення). Додатний фототаксис можна простежувати ввечері, коли засвічуються ліхтарі і до них масово злітаються комахи.

Рослини, що виростили в темряві, прозорі, містять мало хлорофілу, але на світлі вони швидко зеленіють. Деякі з рослин, зокрема мохи, можуть задовольнятися мізерним освітленням. Зокрема у печерах, де світло вмикають на декілька хвилин, біля ліхтарів трапляються мохи (*Bryophyta*), а квасениця звичайна (*Oxalis acetosella*) може задовольнятися сонячним бліком.

Тварини без світла позбавлені пігментів. Вони прозорі, білі, червоні, рідше чорні, очей в них немає, або *гіпертрофовані* (грец.

υπερ – префікс, що означає надмірність і *троφή* – їжа, живлення), часто винесені на підставки. Деякі глибоководні види часто мають власне джерело світла, а риба протеус (*Proteus anguinus*), що водиться у печерах Словенії, взагалі позбавлена органів зору. У цілковитій темряві розвиваються гриби і бактерії.

Зміна режиму освітлення зумовлює динаміку рослинних угруповань і, як наслідок, маємо сезонні явища, зміну аспектів тощо. Такі рослини-світлолюби, як анемона дібровна (*Anemona nemorosa*), медунка лікарська (*Pulmonaria officinalis*), відцвітають раніше, ніж дерева покриваються листям. Невитривалі рослини, наприклад, маренка запашна (*Asperula odorata*), переліска багаторічна (*Mercurialis perennis*), вегетують у лісі протягом усього періоду. В особливо затінених місцях росте цирцея звичайна (*Circea lutetiana*). У тіні темнохвойних або вічнозелених лісів сезонні відмінності освітлення незначні. Є й інші адаптивні пристосування (як структурні, так і фізіологічні). Нерідко такі пристосування мають чітке сезонне вираження. Це можна простежити на прикладі яглиці звичайної (*Aegorodium podagraria*), яка продукує два “покоління” листків. Навесні, коли бруньки дерев ще не розкрилися і світла в лісі достатньо – яглиця формує розетку із світлих листків, а згодом коли листя розпускається і до поверхні ґрунту доходить всього 3–4% променевої енергії, з’являється друге “покоління” листків, які добре вегетують у тіні (тіньових). Іноді можна простежувати, що в окремої рослини є водночас світлові й тіньові листки. Зокрема, шовковиці чорної (*Morus nigra*) листки нижніх ярусів крони великі, лопатеві, а верхні яруси крони мають дрібніші безлопатеві світлові листки. Таке ж явище можна простежувати у лісоформуючих породах на окраїнах лісових масивів.

Тепло як екологічний чинник. Серед кліматичних чинників температура для живих організмів є одним з визначальних. Вона безпосередньо впливає на перебіг таких життєво важливих процесів в організмі, як асиміляція і дисиміляція, дихання й транспірація, ріст і розмноження. Диференціація тепла на нашій планеті – основа широтної зональності й висотної поясності рослинного покриву і ґрунтів. Поширення видів залежить головно від мінімальних і максимальних температур певної місцевості. Зокрема, в умовах помірного і помірно-континентального клімату лімітуючим чинником поширення

бука лісового (*Fagus silvatica*) і ялиці білої (*Abies alba*) є температури, нижчі -35°C . Поширення граба звичайного (*Carpinus betulus*) на східній межі ареалу обмежується зимовим мінімумом температур -37 – -40°C , оливкового дерева (*Olea europaea*) – середньорічною ізотермою 12°C , а фінікової пальми (*Phoenix theophrasti*) – 18°C . Північна межа поширення лісової рослинності у північній півкулі збігається з середньомісячною температурою липня 10°C .

Щодо температури довкілля організми поділяють на *евритермні* (живуть при широких амплітудах температури) і *стенотермні* (живуть при вузьких коливаннях температури). Деякі стенотермні організми живуть при високих температурах. Це *теплолюбні*, або *термофільні* (грец. *θερμός* – теплий і *φιλέω* – люблю), організми. Їхніми антиподами є *холодолюбні*, або *психрофільні* (грец. *ψυχρός* – холодний і люблю) рослини і тварини.

Процес росту особин кожного виду має свої мінімальні, оптимальні й максимальні температурні параметри. Деякі теплолюбні види тварин і водоростей живуть у теплих джерелах з температурою $+50$ – 60°C і вище. Білок переважно згортається (денатурація – від лат. *de-* префікс, який означає зміну і *natura* – природні властивості) при температурі 40 – 45°C . Тож не зрозуміло, яким чином ці організми виживають за таких високих температур. Стенотермними холодолюбними тваринами є білий ведмідь (*Ursus maritimus*), пінгвіни роду *Aptenodytes* імператорський (*A. forsteri*) і королівський (*A. patagonica*) та ін. Стенотермними теплолюбними є тварини тропічних широт, зокрема, слони – африканський (*Loxodon africana*) та індійський (*Elephas maximus*), носороги – індійський (*Rinoceros unicornis*), а також напівмаври (*Prosimi*), більшість мавп (*Primates*), павуки (*Prittacidae*) та інші.

Щоб оцінити теплові ресурси, зокрема в рослинництві, застосовують такий показник, як “сума активних температур”. Вона складається із суми додатних середньодобових температур за період, коли температури перевищують 10°C . Зокрема, для вирощування ячменю (*Hordeum vulgare*) ця сума має становити 1700 – 1900°C (від посіву до жнив), для бобових (*Fabaceae*) – понад 2000°C , для рису посівного (*Oryza sativa*) – 3500°C .

Організми, температура тіла яких залежить від тепла, що надходить від довкілля, називають *пойкілотермними* (грец. *ποικίλος* –

різний і ...термний), або *холоднокровними*. До них належать усі рослини, мікроорганізми, безхребетні тварини і деякі класи хордових. Тож зрозуміло, чому для таких організмів тепло має вирішальне значення. Високоорганізовані тварини (птахи і ссавці) можуть виробляти постійну внутрішню температуру тіла. Таких тварин називають *гомойотермними* (грец. *ὁμοιοϑ* – подібний і ...термний), або *теплокровними*. Проміжну ланку становлять *гетеротермні* (грец. *ἕτεροϑ* – інший і ...термний) тварини, які в активному стані гомойотермні, а коли впадають у сплячку, то втрачають здатність виробляти внутрішнє тепло. У період сплячки кількість вдихів і видихів зменшується до одного–двох протягом хвилини. В такому ж ритмі б'ється серце.

Між пойкило- і гомойотермними тваринами немає чітко визначеної межі. Багато холоднокровних тварин у процесі активного руху можуть виробляти тепло, яке значно підвищує температуру їхнього тіла. Зокрема, температура багатьох метеликів і джмелів під час польоту перевищує температуру довкілля на 10–15°C, а у тунця синього або звичайного (*Thunnus thunuss*) під час швидкого плавання температура тіла підвищується на 8–9°C вище від температури води. Водночас, пташенята, які щойно вилупилися, не мають постійної температури тіла, яка суттєво знижується, коли немає захисту батьків. У пташенят здатність до терморегуляції набувається після кількох днів життя.

Терморегуляція гомойотермних тварин набула певних закономірностей. Простежується зв'язок між географічним поширенням деяких тварин та їх пристосуванням до температурного режиму. Ос'ільки в організмі тварин тепловіддача здійснюється всією поверхнею тіла, то терморегуляція значною мірою визначається *співвідношенням величин поверхні і маси тіла*. У більших особин це співвідношення менше, таким чином вони заощаджують тепло, а менші, навпаки, втрачають його більше. Тому в північній півкулі простежується така закономірність: *у просуванні на північ особини одного виду збільшують масу свого тіла*. В південній півкулі ця закономірність виявляється у просуванні від екватора до південного полюса. Цю закономірність вперше обґрунтував К. Бергман (1847), відтоді її називають “правилом Бергмана”.

Прикладів, що ілюструють це правило, досить багато. Зокрема, у підвидів дикого кабана (*Sus scrofa*) довжина черепа особини

з південної частини Піренейського півострова становить 32 см, із Карпат – 41 см, Полісся – 46 см, а з Сибіру – 56 см. Така ж особливість простежується з вовком (*Canis lupus*), бурим ведмедем, лисицею (*Vulpes vulpes*), зайцем-русаком (*Lepus europaeus*) та іншими тваринами. Найбільші бурі ведмеді поширені на північному сході Сибіру й на Алясці, а найдрібніші зайці-русакі – на півдні рівнинної частини Піренейського півострова. Це правило стосується і птахів, зокрема пінгвінів. Наприклад галапагоський пінгвін (*Spheniscus mendiculus*), що живе у холодних водах Перуанської течії, яка сягає Галапагоських островів, має висоту близько 50 см, гребінчастий пінгвін (*Eudyptes chrysokome*), що поширений на Вогняній Землі, – 65 см, а найбільший пінгвін Антарктики (імператорський) – 120 см.

Правило Бергмана доповнює “правило Алена”, сутність якого зводиться до того, що в гомойотермних тварин *підвиди одного виду або близькі види одного роду північних районів мають вуха, хвости і кінцівки коротші, ніж їхні родичі з південних районів*. Це правило яскраво ілюструє приклад родів лисиць (рис. 7.3) і зайців (*Lepus*). У середньоазіатських зайців-піщаників (*L. tolai*) довгі ноги і вуха, у європейських зайців-русаків вони значно коротші, а ще коротші кінцівки і вуха у зайців-біляків (*L. timidus*).

Ці правила не слід абсолютизувати, адже кожне правило має виняток (-ки), як і не варто всі пристосування зводити до реакції організму лише на температуру довкілля. Сукупний вплив кліматичних чинників на гомойотермних тварин підтверджує ще одне правило – “правило Глогера”. Згідно з цим правилом *у підвидів одного виду або в найближчих видів одного роду, поширених у районах з різним кліматом, різне забарвлення*. Зокрема, у форм, які поширені у теплих і вологих частинах суходолу, воно темніше і насиченіше. Це



Рис. 7.3. Песець, лисиця і лисичка фенек (зліва направо) (У. Грубер, 1988)

пояснюють нагромадженням в організмі пігментів еумеланінів. У форм із сухих і жарких регіонів переважає світле (руде, жовто-коричневе) забарвлення. Ці організми нагромаджують інші пігменти – феомеланіни.

Стійкість рослин проти низьких температур залежить від вмісту води в їхньому організмі, а також від здатності нагромаджувати в клітинах цукор та жири. Деревя, що нагромаджують жири (хвойні, береза), можуть поширюватися в холодному кліматі. Важливе значення для морозостійкості тварин має термоізоляційний покрив їхнього тіла – пух, пір'я, шерсть тощо. Деякі організми можуть переносити екстремальні температурні умови в стані анабіозу, коли в організмі призупиняються життєві процеси.

Вода як екологічний чинник. Усі процеси життєдіяльності від клітинного рівня до організму, популяції та екосистеми неможливі без нормального водозабезпечення. Вода є необхідною умовою життя. Вся еволюція наземних організмів відбувалася завдяки адаптації до засвоєння і збереження вологи. Обезводнення організмів спричиняє сповільнення, а згодом і припинення життєвого процесу. З водою пов'язане ґрунтове живлення рослин та процес фотосинтезу. Продукти розпаду також транспортуються за допомогою води. Вода – один з найважливіших чинників формування фітомаси рослин. Щоб отримати один грам сухої рослинної маси, потрібно від 250 до 400 г води. Співвідношення цих показників називають коефіцієнтом транспірації. Визначено, що 99,5% води, яка транспортується від кореневої системи до листків, підтримує тургорний тиск і лише 0,5% витрачається на синтез органічної речовини.

Режим вологості довкілля на суходолі надзвичайно різний: від повного і постійного насичення повітря водяною парою в екваторіальних широтах та вологотропічних регіонах до майже цілковитої її відсутності у сухому повітрі пустель. Це спричинило розвиток у наземних рослин і тварин різноманітних адаптивних пристосувань щодо водозабезпечення власного організму. Зокрема, нижчі рослини поглинають воду із субстрату зануреними частинами талому, а вологу дощу, роси, туману – всією поверхнею тіла. Лишайники, наприклад, у максимально насиченому вологою стані містять у два-три рази води більше, ніж сухої речовини. Мохи поглинають воду ризоїдами,

а більшість інших рослин – корінням та іншими спеціальними органами. Деревя помірної зони розвивають всмоктувальну силу коренів у 30 атмосфер, трав'янисті рослини, такі як суниця лісова (*Fragaria vesca*), медунка лікарська (*Pulmonaria officinalis*) – до 40 атмосфер, а рослини аридних областей – до 60 атмосфер.

Найбільшу всмоктувальну силу мають *галофітні рослини* (грец. ἅλς ἅλος – сіль і рослина), пристосовані до життя на засолених ґрунтах (80–100 атмосфер), зокрема, солонець європейський (*Salicornia europaea*), кермек донецький (*Limonium donetzicum*). Вода, що надійшла в рослину, транспортується від клітини до клітини у всі органи, забезпечуючи таким чином усі життєво необхідні процеси.

Щодо вологи організми поділяють на декілька екологічних груп. Таких організмів, які можуть нормально розвиватися у разі широкої амплітуди зволоження, називають *евригігробіонтними*, а їхні антиподи, які живуть і розвиваються у вузьких амплітудах зволоження довкілля, *стеногігробіонтними*.

Учені вважають, що перші рослинні організми були *гідатофітами* (грец. ὕδωρ (ὑδατος) – вода, водний і рослина), тобто тіло цих рослин цілком або майже цілком було занурене у воді. Це водорості, а з квіткових – ті види, які вторинно перейшли у водне середовище, наприклад, елодея канадська (*Elodea canadensis*), рдесникові, зокрема, рдесник плаваючий (*Potamogeton natans*), ряскові, зокрема, ряска (*Lemna*) та ін. Ці рослини, позбавлені водного середовища, швидко висихають і гинуть.

Окрему екологічну групу утворюють наземно-водні рослини, тіло яких частково занурене у воду. Їх називають *гідрофітами* (грец. ὕδωρ – вода і рослина). Ростуть вони на мілководдях і болотах у найрізноманітніших біотопах. До гідрофітів належать очерет звичайний (*Phragmites communis*), частуха подорожникова (*Alisma plantago-aquatica*), калюжниця болотна (*Caltha palustris*) та багато інших видів. У цих рослин велика інтенсивність транспірації, тому вони змушені постійно поглинати воду.

Наземні рослини, які поширені в умовах підвищеної вологи повітря і на перезволожених ґрунтах, називають *гігрофітами* (грец. ὑγρὸν – волога і рослина). Серед них виділяють тінелюбні (тіньові) і світлолюбні (світлові). *Тіньові гігрофіти* приурочені до нижніх

ярусів сирих лісів різних кліматичних зон, в тому числі багато тропічних трав. На території України, наприклад, цирцея альпійська (*Circaea alpina*), розрив-трава звичайна (*Impatiens nolitangere*) та ін. До *світлових гігрофітів* зачисляють види відкритих просторів, які ростуть на перенасичених вологою ґрунтах – образки болотні (*Calla palustris*), лепеха звичайна (*Acorus calamus*), росичка круглолиста (*Drosera rotundifolia*). Навіть у разі нетривалої засухи в тканинах цих рослин утворюється від'ємний водний баланс, вони швидко в'януть і гинуть.

Рослини, які ростуть в умовах середнього зволоження і можуть переносити нетривалу засуху, називають *мезофітами* (грец. *μέσος* – середній і рослина). До мезофітів належать багато видів рослин різних біомів: верхні яруси тропічних лісів, листопадні дерева саван, деревні породи вологих вічнозелених субтропічних лісів, літньозелені листяні породи лісів помірного поясу, чагарники підліску, трав'янисті рослини дібров, суходільні луки. Своєрідну групу мезофітів становлять *ефемери* (грец. *ἐφήμερος* – одноденний, короткочасний) і *ефемероїди* (від ефемери та грец. *εἶδος* – вигляд). Ефемери однорічні, а ефемероїди – багаторічні рослини з дуже коротким вегетаційним періодом. Рослини цієї екологічної групи характеризуються різноманітністю форм і відсутністю специфічних ознак.

Рослини, які ростуть у посушливих місцях і можуть витримувати тривалу ґрунтову й атмосферну засуху, називають *ксерофітами* (грец. *ξηρός* – сухий і рослина). Вони мають спеціальні пристосування, що запобігають перегріванню і перешкоджають випаровуванню води, можуть запасати її у вологий період і ощадливо використовувати в сухий. Вони ліпше від інших рослин здатні регулювати водообмін, тому є активними навіть у період тривалої засухи. Це рослини степів, напівпустинь і пустинь, твердолистих вічнозелених лісів і чагарників, піщаних дюн і сухих схилів південних та південно-західних експозицій помірних широт. Є декілька класифікацій ксерофітів. За однією з них ксерофіти поділяють на два типи: сукуленти і склерофіти.

Сукуленти (лат. *suculentus* – соковитий) – багаторічні рослини з добре розвинутою водотривкою тканиною, які здатні нагромаджувати воду і запасати вуглекислий газ. Продихи вдень у них закриті, щоб зменшити випаровування води. Сукулентів поділяють на *стебло-*

ві – родина кактусових (Cactaceae), рід молочай (Euphorbia), родина клокичкові (Staphyleaceae); *листяні*, наприклад, алоє (Aloe), молодило руське (Sempervivum ruthenicum), очиток карпатський (Sedum carpaticum); *кореневі* – рід квасениця (Oxalis), рід аспарагус (Asparagus). Коренева система сукулентів неглибока, але розгалужена. Осмотичний тиск цих рослин низький, всього 3–8 атмосфер.

Склерофіти (грец. – твердий і рослина) – рослини, сухі на вигляд із вузькими і жорсткими листками, іноді згорнутими в трубку. Листки можуть бути розсіченими, покриті волосками або восковим нальотом. У них добре розвинута механічна тканина з одерев'янілою оболонкою, яка без шкоди для рослини дає змогу витратити до 25% вологи і не в'янути. Осмотичний тиск у склерофітів високий (до 50 атмосфер), що дає змогу їм добувати воду з посушливого ґрунту.

Склерофітів поділяють на *ев-* і *стіпаксерофітів*. До евксерофітів (грец. εὖ – добре і ксерофіти) – рослини з розетковими і на-



Рис. 7.4. Південноамериканські кактуси – типові стеблові сукуленти

піврозетковими, добре опушеними пагонами, напівчагарники та деякі злаки, наприклад, полин гіркий (Artemisia absinthium), білотка альпійська (едельвейс) (Leontopodium alpinum). Стіпаксерофіти (від роду рослин лат. *stipa* – ковила і ксерофіти) – рослини, які швидко і повно використовують вологу короточасних зливових опадів і порівняно легко переносять перегрівання. До них належать вузьколисті дерновидні злаки степів, наприклад, ковила українська (Stipa ucrainica), тонконіг степовий (Poa stepposa). Крім вищезазначених екологічних груп рослин, виділяють ще змішані та проміжні. Це свідчить про різноманітні пристосування для регулювання водообміну в рослин, що дало їм змогу розселитися в найрізноманітніших біотопах.

Тварини забезпечують свій організм такими головними шляхами: питтям, споживанням соковитих кормів та внаслідок *метаболізму* (грец. *μεταβολή* – зміна, перетворення), тобто внаслідок окиснення і розщеплення білків і вуглеводів. Втрата води в тварин відбувається внаслідок випаровування, із слиновиділенням дихальних шляхів, виведенням сечі та неперетравлених залишків їжі. Тварини можуть витримувати короточасні витрати води. Ці витрати вони повинні швидко компенсувати. Загалом витрата води спричинює загибель організму швидше, як голод. Деякі водні тварини взагалі не придатні для життя поза водоймами. Це стосується риб, земноводних і деяких комах. Великі ссавці змушені регулярно відвідувати водойми для поповнення організму водою, наприклад, слони, леви (*Pantera leo*), антилопи (великий куду – *Tragelaphus strepsiceros*).

У багатьох тварин виробилася *ксерофілія* (грец. *ξηρός* – сухий і *φιλέω* люблю) – адаптованість до посушливих умов життя у пустелях, сухих степах тощо. Одні з них дуже швидко пересуваються (копитні, птахи), інші запасують вологу у формі жиру (метаболична вода) – верблюд двогорбий (*Camelus bactrianus*), кордючна вівця – виведена від гірських баранів (*Ovis ammon*), ховрах крапчастий (*Citellus suslicus*), ще інші запасують воду в сечовому міхурі – австралійська жаба (*Chiroleptes platicephalus*), галапагоська слонова черепаха (*Geochelone elephantopus*) (рис. 7.5).

Деякі комахи та мишоподібні гризуни задовольняються тією водою, яка міститься у соковитих кормах. У посушливий період багато тварин аридних областей впадають у сплячку або зариваються у пісок, а прісноводні дводихаючі риби, представником яких є риба протоптер (*Protopter annectens*), має не тільки жабра, якими дихає у вологий період, а й легені, якими дихає, коли водойма пересихає, занурившись у мул на метрову глибину (див. рис. 9.26).



Рис. 7.5. Галапагоська слонова черепаха (Ж. Дорст, 1977)

Рослини мілководь та перезволожених біотопів, як і тварини, пристосовані до виділення надлишку води. У рослин є *продихи-гідатоди* (грец. вода і *ὁδός* – шлях), через які виділяється надлишкова вода, а також поверхня стебел і листків покрита плівкою, яка захищає їх від гниття. Тварини мають високий рівень водообміну.

Живі організми, зокрема рослинні угруповання, не тільки самі залежні від вологи, вони значною мірою підвищують зволоженість місцевості. Зокрема, лісові біоценози впливають не тільки на витратну частину водного балансу, а й на кількість опадів. Лісова, а також висока лучна рослинність затримує сніг, сповільнює його весняне танення, регулює поверхневий і підземний стоки. Знищення природної рослинності спричинює шкідливі стихійні явища і процеси, зокрема, водну й вітрову ерозію, зсувні процеси, катастрофічні повені й паводки.

Для рослин і тварин вода має важливе екологічне значення не лише сама по собі, а в поєднанні з теплом. Поєднання тепла й вологи є визначальним комплексним чинником стосовно поширення живих організмів та їхніх угруповань на суходолі. Кожна природна зона має властивий їй гідротермічний режим, який можна відобразити графічно за допомогою кліматодіаграм, або кліматограм (рис. 7.6).

На вісь абсцис наносять місяці року, на ліву вісь ординат – середньомісячну температуру повітря (t), на праву – середньомісячну кількість опадів (Σ), що дорівнює подвійному значенню температури (в масштабі). Крім цього, додатково зазначають абсолютну висоту метеостанції, багаторічну середньорічну суму температур і опадів, а також тривалість вегетаційного періоду, від'ємних температур, безморозного періоду, ймовірних заморозків тощо. Для пунктів з сумою опадів понад 100 мм застосовують масштаб 1:10. Якщо крива температур є вищою від кривої опадів, то клімат сухий, якщо нижчою – вологий.

Повітря як екологічний чинник є не тільки довкіллям, у якому відбувається вегетація рослин та життєві процеси тварин, але й важливим джерелом, звідки організми черпають необхідні їм елементи живлення й дихання. Зокрема, майже половина сухої маси рослин продукується завдяки вуглецю атмосфери, який вони засвоюють у процесі фотосинтезу. Повітря – це суміш газів, головними з яких

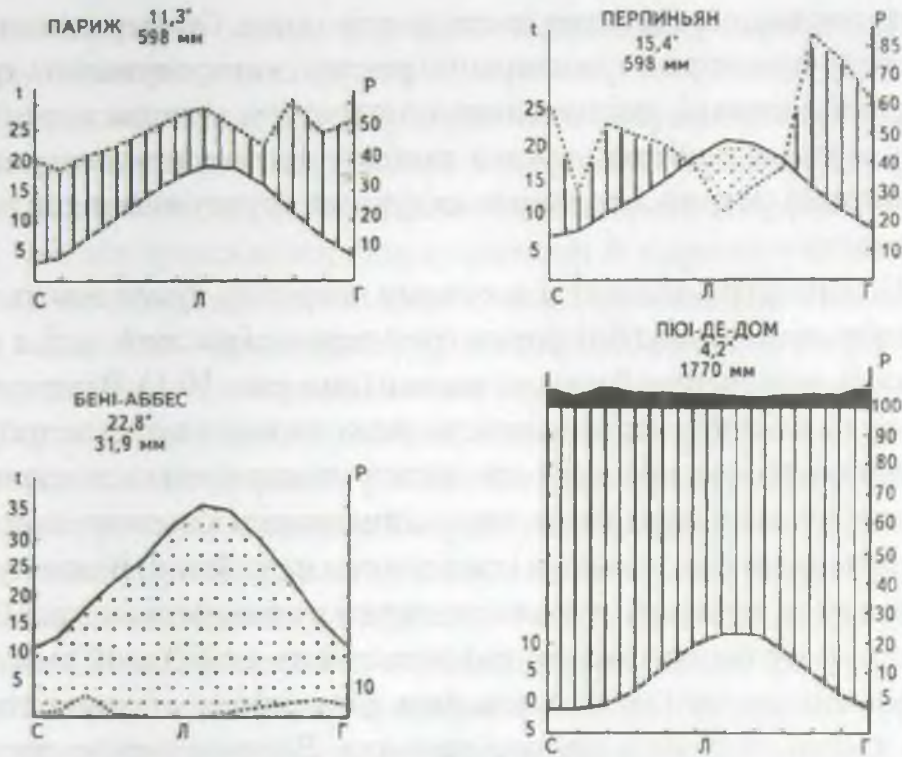


Рис. 7.6. Кліматограми деяких міст світу (Р. Даждо, 1975)

є азот (78,08%), кисень (20,95%), аргон (0,93%) та вуглекислий газ (0,03%). У повітрі завжди наявна водяна пара, вміст якої сягає до 4% від його загальної кількості, а також пил, сажа, пилок і спори рослин.

Деякі домішки, здебільшого антропогенного походження, негативно впливають на рослини. Це, зокрема, викиди стаціонарних і рухомих джерел забруднення – промислових підприємств і транспортних засобів. Діоксид сірки і оксид вуглецю, які викидає автотранспорт і підприємства теплоенергетики, зумовлюють порушення ферментативної діяльності та згущення колоїдів, а це відповідно спричиняє порушення обміну речовин, пожовтіння листя, опадання хвої. До діоксиду сірки й азоту особливу чутливість виявляють гриби, лишайники та хвойні рослини, менш чутливими є покритонасінні рослини. З огляду на це навколо великих промислових центрів лишайників майже немає. Це свідчить про забрудненість атмосфери.

Важливу роль у житті рослин відіграє *вітер*. Його вплив на рослини може бути прямим і опосередкованим. Пряма дія вітру – це вітровали, вітроломи, викривлення стовбурів дерев і стебел трав'я-

нистих рослин, перенесення листя, плодів і спор. Опосередкована дія, коли вітер прискорює транспірацію рослин, випаровуваність ґрунту та водної поверхні, змінює їхню температуру, а також переносить вологі морські повітряні маси в глибину континенту, перерозподіляє сніговий покрив, спричиняє видування ґрунту внаслідок чорної бурі тощо

Сильні вітри, що дмуть в одному напрямку, зумовлюють низькорослі та прапороподібні форми крон деревної рослинності, а також сприяють розселенню багатьох рослин (див. рис. 10.1). Вітер суттєво впливає на газовий склад повітря, зокрема, на вміст вуглекислого газу, поглинання якого в процесі фотосинтезу компенсується завдяки життєдіяльності мікроорганізмів, видихання тварин і людини, внаслідок згоряння органічних речовин і виділення з надр Землі. Важливу роль у підтриманні рівноваги вуглекислого газу в атмосфері відіграє Світовий океан, завдяки якому підтримується його стабільний вміст.

Кисень, що виділяється внаслідок фотосинтезу, споживають рослини, тварини і люди у процесі дихання. Доросле дерево протягом доби виділяє близько 180 л кисню. Людина споживає за цей час за відсутності фізичних навантажень близько 360 л кисню, а у разі інтенсивної праці – до 900 л. Легковий автомобіль на тисячу кілометрів пробігу витрачає річну норму кисню людини, а реактивний лайнер на переліт з Європи в Америку – 35 т кисню. Таку кількість кисню за час перельоту продукує до 25 тис. га лісу.

Крім газового складу і вітру, зумовленого різницею тисків, на живі організми значною мірою впливає величина тиску. Багато ссавців, птахів нормально переносять як високий, так і низький, але стабільний тиск. Свідченням цього є те, що деякі види зайцеподібних, зокрема пищуха (*Ochotona wollastoni*), трапляється у Гімалаях на висоті понад 6 тис. м. Водночас переміщення свійських тварин на значно менші висоти в Андах спричиняло їхнє безпліддя. Атмосферний тиск є суттєвим чинником формування погодних умов, що опосередковано впливає на життя рослин і тварин.

Едафічні чинники. Едафічні чинники (грец. *ἔδαφος* – земля, ґрунт) – це чинники, що характеризують ґрунт, який є субстратом для рослин і базисом для тварин. З ґрунту рослини споживають воду і поживні речовини. Життєдіяльність рослин вирізняються фізико-

хімічними властивостями ґрунтів та сукупністю мікроорганізмів і тварин, які населяють ці ґрунти.

Ґрунтовий покрив почав формуватися на суходолі тоді, коли тут поселилися перші наземні рослини. Формування певного типу ґрунту залежить від багатьох чинників, головними з яких є гірські ґрунтоутворні, або материнські породи, кліматичні й гідрологічні умови та сукупність організмів і, насамперед, мікроорганізмів, які населяють певну місцевість. Отже, фізичні властивості, хімічний склад і біотичне різноманіття є визначальними серед едафічних чинників.

Серед *фізичних* властивостей *структура ґрунту* має надзвичайно важливе значення для рослин і тварин. Вона характеризується гранулометричним складом. Структурними вважають ґрунти, що складаються з фракцій, діаметр яких становить понад 0,01 мм, а агрономічно цінними, коли структурні водотривкі агрегати мають розміри від 1 до 10 мм. Залежно від співвідношення піщаних і глинистих фракцій вирізняють піщані, супіщані, суглинисті й глинисті ґрунти. Щодо гранулометричного складу ґрунти поділяють на декілька груп: *петрофіти* (грец. *πέτρα* – скеля), *псамофіти* (грец. *ψάμος* – пісок). Структурні ґрунти ліпше утримують вологу, а безструктурні її легко поглинають і швидко випаровують.

Серед фізичних властивостей важливе екологічне значення має капілярність (або пористість) ґрунту. Завдяки капілярності ґрунту поверхневі горизонти, висихаючи, звожуються вологою, що збереглася в нижчих шарах. Найліпша структура в чорноземних і лучних ґрунтів, найгірша – у підзолистих і дерново-підзолистих.

До важливих фізичних властивостей ґрунту належить вологоємність. Є *повна та відносна вологоємність*. Повна вологоємність настає за повного насичення ґрунту атмосферними опадами внаслідок тривалих дощів або танення снігового покриву. Більшу частину цієї вологи випаровують, поглинають і транспірують рослини, а менша просочується в нижні горизонти і формує відносну вологоємність ґрунту. За даними І. М. Григора і В. А. Соломахи (2000), у чорноземах відносна вологоємність становить 59% від повної, в суглинках – 43%, а у супіщаних ґрунтах – 23%. Водночас у чорноземах міститься 8,0–8,5% недоступної для рослин вологи, в глинистих – 6,5–7,0%, у піщаних – 2,0–2,5%.

Рослини, і меншою мірою тварини, чутливо реагують на *хімічний* склад ґрунту. Це очевидно, адже вони з нього отримують воду і поживні речовини, макро-, мікро- й ультрамікроелементи. Не менш важливе значення на розвиток кореневої системи та ріст рослин, а також біохімічних процесів має *кисотно-лужна рівновага ґрунтового розчину*, яка вирізняється концентрацією вільних обмінних іонів водню (рН). Насиченість ґрунту іонами водню відбувається в процесі окисно-відновних реакцій вугільної та органічних кислот.

Вирізняють *загальну, обмінну й актуальну кислотність*. Загальна кислотність визначається надлишком вільних іонів водню, а обмінна – надлишком обмінних іонів алюмінію, або ґрунтових колоїдів. Актуальна кислотність, або рН, є від'ємним логарифмом активності водневих іонів у певному розчині. Виділяють три головні рівні кислотно-лужної рівноваги (рН), котрі характеризують реакцію ґрунтового розчину: *кисла* (рН 2,4–6,7), *нейтральна* (рН 6,7–7,0) та *лужна* (рН 7,0–14).

На кислотність ґрунту впливають різноманітні чинники. Зокрема, в умовах високої вологості формуються вилуговані та кислі ґрунти. Кислі – це ґрунти, материнськими породами яких є граніти, гнейси, андезити. На карбонатних породах (лесах, вапняках, мергелях та продуктах їх звітрювання) формуються нейтральні ґрунти. Підкислюються ґрунти і внаслідок виділення рослинами в ґрунтовий розчин діоксиду вуглецю та органічних кислот, тому під хвойними лісами ґрунти значно кисліші, ніж під широколистяними.

Щодо кислотно-лужної рівноваги ґрунтів рослин поділяють на чотири групи: *ацидофіли, нейтрофіли, базифіли та індіферентні види* (деякі автори, зокрема Браун-Бланке, крім чотирьох основних, виділяє ще п'ять проміжних груп).

Ацидофіли (лат. *acidus* – кислий) – рослини, які пристосувалися до ґрунтів з кислою реакцією ґрунтового розчину (рН 2,4–6,0). Прикладом *крайніх ацидофілів* (рН 2,4–5,0) є журавлина дрібноплідна (*Oxycoccus microcarpus*), *помірних* (рН 5,0–6,2) – біловус стиснутий (*Nardus stricta*), *слабких* (рН 6,3–6,7) – суниці лісові (*Fragaria vesca*).

Нейтрофіли (лат. *neuter* – ні той, ні інший) – рослини, для яких оптимальною є нейтральна (рН 6,7–7,0) реакція ґрунтового розчину. До них належить конюшина біла (*Trifolium repens*), тимофіївка лучна

(*Phleum pratense*), горох (*Pisum sativum*), соняшник (*Helianthus annuus*) та інші.

Базифіли (грец. *βάσις* – основа) – рослини, приурочені до ґрунтів з лужною реакцією ґрунтового розчину (рН понад 7,0). Їх поділяють на слабких базифілів і власне базифілів. Слабкі базифіли посідають проміжне місце між нейтрофілами і власне базифілами. Найсприятливіші для них ґрунти з рН 7,0–8,0. Це такі представники, як люцерна жовта (*Medicago falcata*), лядвенець рогатий (*Lotus corniculatus*), бавовник трав'янистий (*Cossyrium herbaceum*). Власне базифіли проростають на ґрунтах з рН 8,0–14,0. Однак для більшості власне базифілів найсприятливішими є ґрунти, рН яких не перевищує 8,0–9,0. Це петунія (*Petunia*), покісниця (*Pucinellia*), содник солончаковий (*Suaeda salsa*).

Індиферентні рослини (лат. *indifferens* – байдужий) не виявляють замітної диференційованості до ґрунтів з певною кислотністю, а ростуть як на кислих, так і на нейтральних та вилугуваних ґрунтах. Представниками цієї групи є конвалія, дуб звичайний, сосна звичайна, лишайники, а також птахи і ссавці.

Сольовий склад ґрунтів відіграє важливу роль у їхньому мінеральному живленні. Кожний вид рослин споживає певний набір катіонів і аніонів, необхідний для їхньої життєдіяльності. Зокрема, деякі групи рослин позитивно реагують на високий вміст кальцію (*кальцефіли*). До них належать бук, ясен (*Fraginus exseltior*), анемона лісова (*A. silvestris*), зозуліні черевички (*Cyrtopodium*). Рослини, які уникають ґрунтів, багатих на солі кальцію, називають *кальцефобами*. Такими є сфагнум, верес, білоус, люпин багаторічний (*Lupinus perenne*). Байдужих до вмісту солей кальцію у ґрунтовому розчині рослин називають *індиферентними*. До них належать буркун білий (*M. albus*), акація біла (*Robinia pseudoacacia*).

Азот вважають одним з основних біогенних елементів. Він належить до складу білків та нуклеїнових кислот, а тому є необхідним для всіх рослин. За наявністю потреби в азоті рослин поділяють на дві групи: нітрофіли і нітрофоби. До нітрофілів належать ті рослини, які потребують багато нітратного живлення. Представниками *нітрофілів* є тютюн (*Nicotiana tabacum*), бузина чорна (*Sambucus nigra*), щиріця (*Amarantus*). Антиподами нітрофілів є *нітрофоби* –

рослини, які уникають ґрунтів, багатих на сполуки азоту. До цієї групи належить хвощ (*Equisetum*), перстач прямостоячий (*Potentilla erecta*), люпин.

В умовах надмірного засолення ґрунтів розвивається специфічна галофільна рослинність. Такі ґрунти поширені в умовах недостатнього зволоження – степах, приморських низовинах, аридних областях, де випадає мало опадів. За рівнем засоленості й рослинністю, приуроченою до таких ґрунтів, їх поділяють на солончаки, солончакуваті ґрунти, солонці, солончакуваті солонці та солонцюваті ґрунти. На таких ґрунтах зростає обмежена кількість видів рослин. Зокрема, індикаторами *солончаків* є солонець звичайний (*Salicornia europaea*), курай содовий (*Salcola soda*), петросимонія (*Petrosimonia*), кермек каспійський (*L. caspium*); *солончакових ґрунтів* – солончакова айстра (*Trifolium vulgare*), вівсяниця східна (*Festuca orientalis*), конюшина повзуча (*Trifolium repens*), *солонців* – кермек замшевий (*L. alutaceum*), полин Босняка (*Artemisia santorica*), подорожник солончаковий (*Plantago salsa*); *солончакуватих солонців* – бульбокомиш (*Bolboschoenus maritimus*), лядвинець рогатий, полин солянкоподібний (*A. salsoloides*); *солонцюватих ґрунтів* – кульбаба бессарабська (*Taraxacum bes-sarabicum*), скорцонера (*Scorzonera*) та ін.

Індикаторами ґрунтів, у яких надмірна кількість *соди* (*содо-ве засолення*), є хрінниця хрящувата (*Lepidium cartilagineum*), сіда багаторічна (*Sida hermaphrodita*); *хлоридного* – свинорий пальчастий (*Synodon dactylon*), тамарикс (*Tamarix*); *хлоридно-сульфатного і сульфатно-хлоридного* – лутига сива (*Atriplex cana*), содник (*Suaeda*), верблюжа колючка звичайна (*Alhagi camelorum*) та інші види, здатні витримувати до 16–17% сульфатів у ґрунтовому розчині. На *карбонатно засолених ґрунтах* ростуть гісоп крейдяний (*Hyssopus cretaceus*), жовтушник український (*Erysimum ucrainicum*), чебрець вапняковий (*Thymus calcareus*), юринія вапнякова (*Jurinea calcarea*), рододендрон жовтий (*Rhododendron luteum*). Крім цього, на деяких біотопах ростуть рослини-псевдогалофіти, які використовують воду з незасолених ґрунтових горизонтів (очерет південний – *Phragmites australis*).

Стосовно *біотичного різноманіття* в різних типах ґрунтів розвивається властива їм не тільки флора, а й фауна, мікробофауна.

Їхній склад і кількість перебувають у відповідності з фізико-хімічною структурою ґрунтів, а також з потужністю гумусового горизонту та вмістом у ньому гумусу. Важливу функцію виконують різноманітні бактерії: нітрифікуючі та денітрифікуючі, азотофіксуючі та ін. Багато грибів вступають у симбіотичні зв'язки з вищими рослинами (мікориза – грец. *μύκος* гриб і *ρίζα* – корінь), поліпшуючи таким чином поглинання ґрунтового розчину. Деякі вищі рослини мають з грибами зв'язки, які одержали назву “*мікоризного паразитизму*”, в основі яких є мікориза (плауни, орхідні, чагарники, дріада восьмипелюсткова (*Dryas octopelata*), дерева). Водночас деякі гриби зумовлюють процеси розкладання органіки. Суттєву роль у формуванні структури ґрунту, в поліпшенні його аерації відіграють черви, зокрема, дощовий черв'як, ґрунтова ентомофауна (грец. *έντομον* – комаха) та різноманітні гризуни.

Отже, едафічні чинники – це цілий комплекс природних умов, які формують ґрунти з високим (*евтрофи*), середнім (*мезотрофи*) і низьким (*оліготрофи* – грец. *ολίγος* незначний) вмістом поживних речовин. На кожному з цих ґрунтів проростають певні види рослин. Зокрема, на багатих поживними речовинами ґрунтах (евтрофах) проростають такі види, як бук, глід (*Crataegus*), ліщина звичайна (*Corylus awellana*), кропива жалка (*Urtica urens*) та ін. Помірно вимогливі до родючості ґрунтів рослини проростають на мезотрофах. Це більшість сільськогосподарських культур, наприклад, овес (*Avena sativa*), морква (*Daucus carota*), картопля (*Solanum tuberosum*), а також ялина (*Picea abies*), суниці лісові, чистотіл великий (*Chelidonium majus*). На бідних поживними речовинами ґрунтах (оліготрофах) здатні розвиватися мало вимогливі види рослин, зокрема сосна, верес звичайний, багно звичайне (*Ledum palustre*).

Едафічні чинники дуже тісно взаємодіють зі всіма іншими абіотичними й біотичними чинниками. Спроба об'єднання впливу родючості та зволоженості на ріст і розвиток рослин виявилась у класифікації, розробленій Є. Алексєєвим і П. Погребняком для лісових місцезростань (едафічна сітка) (рис. 7.7).

Класифікація побудована таким чином, що горизонтальна пряма відображає поділ біотопів за їхньою родючістю (трофотопи: А – бори, В – субори, С – сугруди і D – груди, а вертикальна – за зволоженням

(гігротопи: 0 – дуже сухі, 1 – сухі, 2 – свіжі, 3 – вологі, 4 – сирі, 5 – мокрі або болота).

Орографічні чинники. Рельєф впливає на поширення живих організмів. Прямий вплив рельєфу – це вплив біотопів на формування біоценозів на різних абсолютних висотах. Адже з висотою місцевості змінюються температура повітря і ґрунтів, атмосферний тиск та парціальний склад повітря, підвищується негативна дія ультрафіолетового випромінювання, зростає вологість тощо. Зміна температурного та гідрологічного режимів зумовлює зміну ландшафтних систем як на рівнинах, так і в горах. Такі закономірні зміни на рівнинах одержали назву природних зон, а в горах – висотних поясів. Відмінність між

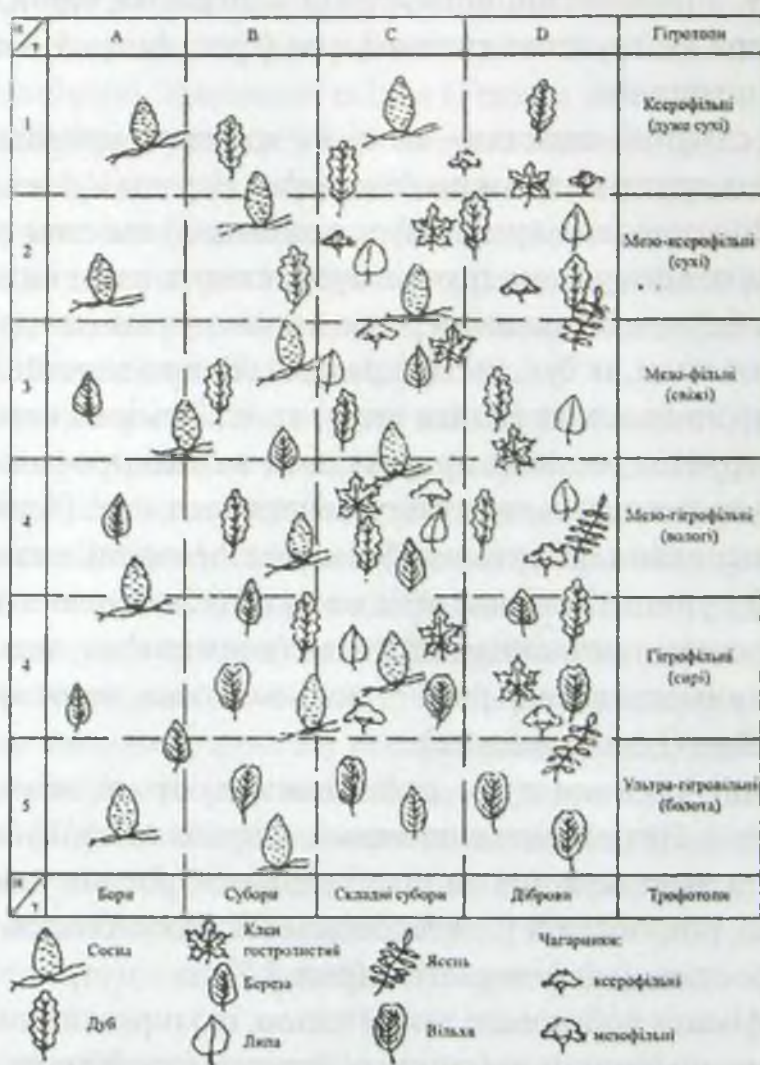


Рис. 7.7. Едафічна сітка С. Алексеева – П. Погребняка

ними в тому, що природні зони мають широту, яку вимірюють сотнями кілометрів, а широта висотних поясів дорівнює сотням метрів.

Важливе значення для розподілу організмів та їхніх угруповань має експозиція схилів, насамперед макро- і мікросхили височинних гірських систем. Південні і південно-західні схили завжди тепліші від північних та північно-східних у північній півкулі. Зокрема, схил південної експозиції отримує сумарної радіації стільки, скільки плоска поверхня, розташована південніше на величину крутизни схилу в градусах.

На гірських схилах рослинам важче вкорінюватися, а тваринам пересуватися. Ґрунти на схилах – неповнопрофільні, щербеністі, або кам'яністі. У горах із збільшенням крутизни схилів зростає потенційна можливість ерозійних, зсувних та обвалових процесів, особливо, якщо схили позбавлені природної рослинності.

Як в горах, так і на рівнинах вирізняють мега-, макро-, мезо-, мікро- та наноформи рельєфу. Мегарельєф (грец. *μεγας* – величезний) охоплює планетарні форми – океанічні западини і материкові виступи, а також їхні найбільші структурно-скульптурні форми – гірські системи, рівнинні країни.

Макрорельєф представлений рівнинами і плоскогір'ями, низовинами і гірськими хребтами. Всім цим формам рельєфу притаманні гідрокліматичні параметри і, відповідно, ландшафтні системи з особливими, властивими лише їм біоценозами.

Мезорельєф – це ті форми, на які поділяється макроформа рельєфу, – річкові долини, зандрово-аккумулятивні рівнини, яри, балки, гірські долини, котловини та ін. Зокрема, схили балок різної експозиції мають різну інсоляцію (лат. *insolatio* – виставляю на сонце), яка суттєво відрізняється від інсоляції горизонтальних платоподібних рівнин. Зважаючи на це, на них проростають різні рослини. З підвищених ділянок вода стікає в пониження, де створюються сприятливі умови для проростання вологолюбних рослин – гігрофітів. Отже, видовий склад і структура фітоценозів на плато, схилах і в заплавах річкових долин суттєво відрізняються.

Мікрорельєф – це невеликі форми рельєфу, зокрема, карстові лійки, степові пониження (поди), невеликі солові форми тощо. Всі вони створюють своєрідні умови для тих чи інших видів рослин і тварин.

Нанорельєф (грец. *νάυνος* – карликовий) – це найдрібніші западини, кротовини, купини тощо, у формуванні яких найактивнішу роль відіграють живі організми.

У формуванні біоценозів рівнинних територій важливу роль відіграє як мезо-, так і мікрорельєф. Мезорельєф лежить в основі виділення ландшафтних систем рівня урочище, а мікрорельєф – фаціального рівня. Ці форми рельєфу формують мезо- і мікрокліматичні особливості території. Зокрема, в окремих ґрунтово-кліматичних зонах (степ, напівпустиня) навіть незначні пониження рельєфу (30–50 см) різко змінюють видовий склад фітоценозів (від ксерофітів до мезофітів), а в місцях, де материнські породи ґрунтів засолені, спричиняють піднімання рівня засолених вод і утворення солонців з відповідними галогенними угрупованнями.

Іонізуюче випромінювання як екологічний чинник. Випромінювання з дуже високою енергією, здатною вибивати електрони з атомів і приєднувати їх до інших атомів, утворюючи пари додатних і від'ємних іонів, називають *іонізуючим випромінюванням*. Припускають, що іонізація є головною причиною радіаційного пошкодження цитоплазми. Джерелом іонізуючого випромінювання є радіоактивні речовини, які наявні у гірських породах, а також космічні тіла, які випромінюють радіацію. Ті ізотопи елементів, які випускають радіоактивне випромінювання, називають *радіоактивними ізотопами*, або *радіонуклідами*.

Суттєве підвищення протягом останніх десятиріч інтенсивності іонізуючого випромінювання пов'язують із використанням атомної енергії. Атомні реактори, які використовують на електростанціях, військових і транспортних кораблях, випробування атомної зброї, а також медичні дослідження продукують відходи, частина яких потрапляє у природне довкілля. Особливо небезпечні великомасштабні аварії на атомних реакторах, викиди яких утворюють радіоактивні осади на зразок чорнобильських.

Є три види іонізуючого випромінювання: альфа-, бета- і гамма-частинки (рис. 7.8). Альфа- і бета-частинки утворюють корпускулярне, а гамма-частинки – електромагнітне випромінювання, яке близьке до рентгенівського. *Альфа-випромінювання* – це потік ядер атомів гелію, які порівняно з нейтронами мають великі розміри. Довжина

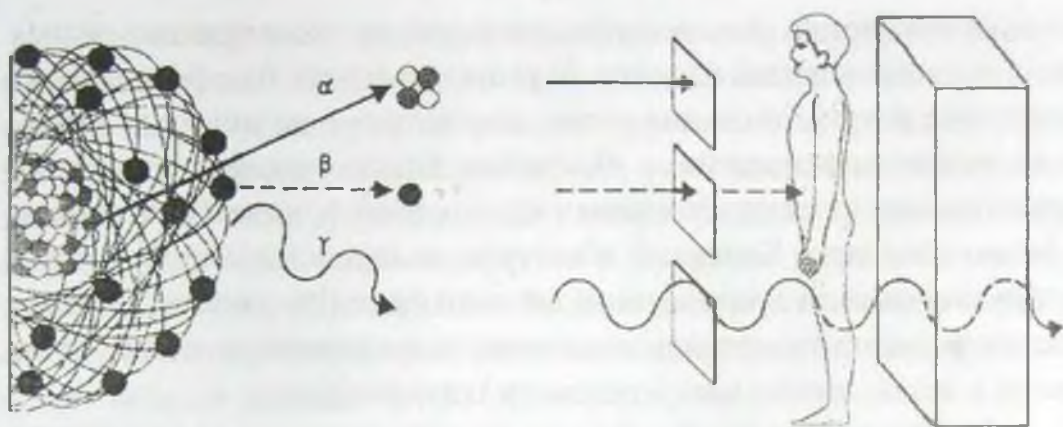


Рис. 7.8. Проникна здатність різних видів випромінювання
(матеріали МАГАТЕ, І. Коротун, Л. Коротун, 1996)

їх пробігу в повітрі не перевищує декількох сантиметрів, а зупиняє їх звичайний аркуш паперу або верхній роговий шар людської шкіри. Зупинившись, вони зумовлюють інтенсивну локальну іонізацію.

Бета-випромінювання є потоком швидких нейтронів, довжина пробігу яких в повітрі становить декілька метрів, а в тканинах – декілька сантиметрів. *Гамма-випромінювання* (рентгенівські й космічні промені) – це потік квантів, який може легко пройти через організм, ніяк не вплинувши на нього, або ж зумовити іонізацію на значному відрізку свого шляху. Радіоактивні речовини, що випускають альфа- і бета-випромінювання, вчені здебільшого називають “внутрішніми випромінювачами”, оскільки вони інтенсивно випромінюють радіацію, опинившись всередині або поблизу живої тканини. Радіоактивні речовини, що випускають гамма-випромінювання, зачисляють до “зовнішніх випромінювачів”, адже вони впливають на організм, перебуваючи ззовні.

Нейтрони становлять дещо менший інтерес для еколога. Це великі незаряджені частинки, які самі собою не зумовлюють іонізації, проте, вибиваючи атоми з їхнього стабільного становища, створюють α -, β - і γ -випромінювання, в нерадіоактивних речовинах або в тканинах, через які вони проникають.

Космічне випромінювання в біосфері незначне, але воно дуже небезпечне в час космічних подорожей. Космічне та іонізуюче випромінювання природних радіоактивних речовин гірських порід, ґрунтів

та води утворюють *фонове випромінювання*, до якого пристосувалися живі організми нашої планети. У різних частинах біосфери фонове іонізуюче випромінювання різне: мінімальне – на поверхні Світового океану, максимальне – на значних висотах у горах, утворених гранітними породами. Регіоном з підвищеним фоновим випромінюванням вважають Капський півострів, де інтенсивно відбувається видоутворення та притаманний високий ендемізм рослин. Перевищення фонових рівнів випромінювання може спричинити незворотні зміни в живих організмах і зумовити їхню загибель.

Ступінь впливу іонізації на організми визначається активністю джерела радіації, дозою випромінювання та її потужністю. Кількість радіонуклідів в організмі наявна на певному рівні, який забезпечується шляхом нагромадження їх в органах рослин, що прирастають. У тварин шлях від потрапляння будь-якого радіонукліда в організм до вмісту його в довкіллі називають *коефіцієнтом нагромадження*.

У випадку перевищення нагромадження рівноваги між надходженням і виділенням, збільшення відношення вмісту радіонуклідів над їхнім розкладом в організмі збільшується кількість радіоактивних речовин, що становить смертельну небезпеку. В горах, де іонізуюче випромінювання утворює підвищений фон, у деяких тварин сформувався спеціальний захисний підшкірний шар для захисту внутрішніх органів. У радіоактивних провінціях з великим вмістом природних альфа-випромінювань у тканинах тварин і рослин є підвищений вміст торію (торієві провінції), урану (уранові провінції) та радію (радієві провінції).

Сезонні коливання вмісту радіоактивних речовин в атмосферному повітрі в природних умовах не впливають на стан живих організмів. Суттєвий вплив мають випробування атомної зброї та радіоактивні викиди, спричинені аваріями на реакторах, коли різко зростає кількість радіоактивних ізотопів у природному і антропогенному довкіллі. Екологічний вплив різних радіонуклідів на організми залежить від періоду їхнього напіврозпаду. Радіонукліди з коротким періодом напіврозпаду (до двох діб) не створюють великої небезпеки, за винятком випадків, спричинених вибухом; з тривалим періодом напіврозпаду також майже безпечні, оскільки за одиницю часу відбувається дуже слабке випромінювання.

Найнебезпечніші радіонукліди – ті, що мають період напіврозпаду від декількох тижнів до десятків років. Вони нагромаджуються в організмах і через трофічні ланцюги проникають у різні тканини й органи. Це насамперед стронцій-90, який потрапляє в кісткову тканину хребетних тварин з продуктами харчування і заміщує там кальцій, цезій-137, нагромаджується у м'язах замість калію. На жаль, ніяких способів сприяння біологічному розпадові або іншого механізму попередження радіоактивного забруднення довкілля внаслідок вибухів атомних бомб і реакторів немає.

Біотичні чинники. Живі організми біосфери перебувають у складних, різноманітних зв'язках. Прямий чи опосередкований взаємовплив між особинами одного або різних видів, родів тощо називають *біотичними* чинниками. До прямих належить вся гамма трофічних, механічних, фізіологічних та біохімічних чинників, до опосередкованих – конкуренція та фітосередовище, утворене едифікаторними (лат. *aedificator* – будівник) видами.

Серед значної кількості різноманітних біотичних чинників головними є: взаємовигідні, нейтральні та взаємошкідливі. В. Кучерявий (2001) виділяє проміжні форми: вигідно-нейтральні, вигідно-шкідливі та нейтрально-шкідливі. До взаємовигідних зачисляють мутуалізм, до вигідно-нейтральних – коменсалізм, до вигідно-шкідливих – хижацтво і паразитизм, до взаємно-нейтральних – нейтралізм, до нейтрально-шкідливих – аменсалізм і до взаємно-шкідливих – конкуренцію.

Мутуалізм, протокооперація, коменсалізм. *Мутуалізм* (лат. *mutuus* – взаємний) – це одна із форм співіснування видів, коли кожний з видів може пристосовуватись різним чином: один має ліпший доступ до їжі, інший отримує захист від ворогів, ще інший має змогу залишити потомство. Класичним прикладом мутуалістичних відносин є відносини між раком-самітником (*Pagurus bernhardus*) й актинією (*Sagartia parasitica*). Для раків-самітників актинії (рис. 7.9) є захистом від ворогів, водночас актинія харчується залишками їжі свого господаря. Міняючи раковину, рак-самітник легко і турботливо клешнями переносить на нову раковину свою приятельку – актинію.

До мутуалістичних зв'язків належать запилення та розселення рослин шляхом перенесення їхніх плодів і насіння, взаємовплив буль-

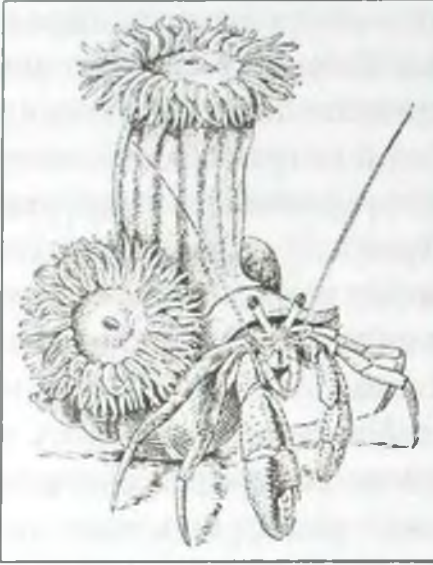


Рис. 7.9. Рак-самітник і актинія

башкових бактерій з рослинами-господарями, а також грибів, які утворюють мікоризу на корінні багатьох рослин. Ще складнішими вважають зв'язки між грибом і водорістю в лишайнику, внаслідок чого виникли лишайники, які набули нових властивостей і можуть існувати за таких екстремальних умов, за яких окремо ні грибок, ні водорість існувати не може.

Мутуалістичні зв'язки можуть існувати протягом усього життя видів або бути тимчасовими (на період опилення, побудови гнізд тощо). Залежно від вигоди виділяють: а) *факультативний мутуалізм*, або *протокооперація*, коли кожен з організмів отримує вигоду, але не залежить від іншого, тобто може існувати автономно; б) *облігатний для одного, а факультативний для іншого виду* (коменсалізм – лат. *co...* префікс, що означає взаємність і *mensa* – стіл), коли одна тварина (коменсал) живиться рештками їжі іншої (господаря) і в) *облігатний для обох видів* (див. вище). Чітку межу між вищезначеними зв'язками провести важко.

Найпростішим типом взаємовигідних зв'язків є *протокооперація* (грец. *πρῶτος* – перший і *кооперація*). Прикладом таких зв'язків є фітоценоз, в якому разом з едіфікаторними видами співіснують види *асектатори* (лат. *assectator* – вірний супутник). Зокрема, під наметом сосни зростають такі види як, чорниця, брусниця, орляк (*Pteridium aquilinum*), плеврозій Шребера (*Pleurozium schreberi*), які зникають після вирубки соснового лісу. Маренка запашна (*Asperula odorata*), яглиця звичайна (*Aeropodium podagraria*) пов'язані з неморальними лісами з дуба звичайного.

Проміжним типом взаємовигідних відношень є *коменсалізм*. Прикладом коменсалізму, або нахлібництва, є зв'язки між рибою-прилипало, наприклад, реморою акулячою (*Remora remora*) і сірою акулою (*Carcharhinus milberti*). Ремора своїм спинним плавником, який перетворюється на присоску, прикріплюється до шкіри акули

чи інших великих риб, плаває з ними і харчується залишками їхньої їжі. Тварини, що поселяються в дуплах дерев, отримують від них захист, так само як і зелена водорість (*Trichophilus*), що розвивається в довгій шерсті тропічного ссавця – трипалого лінивця, якого ще називають ай (*Bradypus tridactylus*), завдяки чому він є непомітним у тропічному лісі. Всі ці приклади співжиття мають форму корисно-нейтрального впливу.

Хижацтво, паразитизм. До корисно-шкідливих форм біотичних впливів належить *хижацтво* у широкому розумінні цього слова. Адже організми-консументи всіх порядків є хижаками – як травоїдні, так і м'ясоїдні, тобто всі вони гетеротрофи. У біологічному плані принципової відмінності між споживанням рослинної й тваринної їжі немає. Хижацтво найбільше характерне для тварин, коли організм-хижак поїдає інший організм – жертву або здобич. Хижацтво трапляється і серед покритонасінних рослин, коли вони діють як хижаки-тварини. Такі рослини мають відповідні морфологічні пристосування, наприклад, клейкі волосисті листочки, що виділяють тягучу рідину, яка здатна перетравлювати комах (росичка круглолиста – *Drosera rotundifolia*) (рис. 7.10), або ловчі камери (пухирник звичайний – *Utricularia vulgaris*).

Різноманітністю хижацтва деякі вчені вважають *паразитизм*, коли один організм (паразит) використовує іншого (господаря) як життєве середовище та джерело живлення. Продукти життєдіяльності багатьох паразитів діють на господаря як антигени¹. Вирізняють зовнішніх паразитів (*ектопаразитизм*) та внутрішніх (*ендопаразитизм*). Ектопаразити розміщені поза господарем, органи живлення врастають в його живі клітини, а ендопаразити наявні всередині господаря.

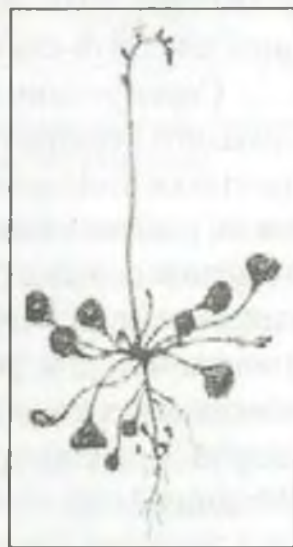


Рис. 7.10. Росичка круглолиста (рослина-хижак)

¹ Антигени (від анти... і грец. γένος – народження) – органічні речовини, що спричиняють імунну реакцію, яка призводить до формування імунологічної пам'яті або толерантності.

Паразитизм поділяють на *факультативний* (необов'язковий) та *облігатний* (обов'язковий). Факультативний – коли організми не тільки паразитують, а й можуть харчуватися мертвими залишками організмів, облігатний – коли ведуть тільки паразитичний спосіб життя. Паразитів поділять також на *тимчасових* і *постійних*. Тимчасові лише періодично паразитують на господареві – комарі (*Nematocera*), оводи (*Hypoderma*), москіти (*Phlebotomus*); постійні проводять на тілі господаря все життя. Паразити можуть мати одного господаря (*специфічні*) або декількох (*неспецифічні*). Неспецифічні паразити вражають широке коло рослин і тварин.

Паразитизм широко поширений серед рослин, тварин і грибів. Серед мохів, папоротей і голонасінних паразитів нема. Господарями рослин паразитів можуть бути інші рослини, тварини і людина. В людини паразити-бактерії спричиняють різноманітні захворювання.

Серед рослин трапляються напівпаразити і цілковиті паразити. Цілковиті паразити не мають фотосинтезуючих органів, або ці органи настільки видозмінені, що не можуть виконувати свої функції. До таких рослин належать петрів хрест лускатий (*Lathraea squamaria*), повитиця польова (*Cuscuta campestris*), вовчок гіллястий (*Orobancha ramosa*). Вони отримують все своє живлення від господаря. Напівпаразити для фотосинтезу беруть від господаря лише розчини мінеральних солей. До напівпаразитів належать очанка барвіста (*Euphrasia picta*), дзвінець літній (*Rhinanthus aestivalis*), омела біла (*Viscum album*).

Близькими до паразитів є дерева-душители (рис. 7.11). Їхнє насіння птахи заносять на будь-яке інше дерево. Спочатку вони поведуться так, як епіфіти, але через деякий час утворюють коріння двох типів. Одні з них спускаються з дерева, і, коли досягають ґрунту, потовщуються й утворюють підпори. Інші поступово обплітають стовбур господаря і, потовщуючись, стискають його так тісно, що господар гине. Дерево-душитель укріплюється власними коріннями і може займати значну площу. До таких рослин належать фікусидушителі (*Ficus*), які ціною життя дерева-господаря забезпечують власне існування. Ростуть вони в тропічних широтах, і народи деяких країн, зокрема Карибського басейну, фікус вважають символом невдячності й зради.

Нейтралізм, аменсалізм. У природі важко віднайти взаємно-нейтральні зв'язки між видами. Вважають, що *нейтралізм* – це такі зв'язки, коли у співжитті різних видів не проявляється ні позитивний, ні негативний вплив. Ймовірно, що в таких зв'язках перебувають трофічно незалежні види.

Нейтрально-шкідливі взаємозв'язки між двома організмами одержали назву *аменсалізму* (лат *a* і *tem-sa* – стіл, трапеза). Один з організмів пригнічує життєдіяльність іншого, не зазнаючи зворотного негативно-го впливу. Проявом аменсалізму є, наприклад, пригнічення росту бактерій пліснявими грибами роду *Penicillium*, спричинене дією на них пеніциліну, який виділяють гриби. Ворони, які є “нахлібниками” вовка, оскільки підбирають рештки його трапези, своїм криком можуть завадити полюванню “годувальника” або накликати мисливця.

Конкуренція виникає між організмами, які мають близькі або однакові потреби і використовують одні й ті ж ресурси. Так один з них споживає ресурси іншого, що погіршує його ріст, розвиток і розмноження. Такий ресурс зазвичай є обмеженим. Це може бути їжа, територія, світло тощо. Виділяють два типи конкуренції: внутрішньовидову, коли конкурентами стають особини різних видів, родів, і міжвидову.

Внутрішньовидова конкуренція настає в тому випадку, коли потреби певного виду організмів перевищують запаси необхідного ресурсу і частина особин виду його не може отримати. Конкуренція зростає зі збільшенням популяції виду. Виділяють дві форми: а) *експлуатаційну*, коли особини, які конкурують, не взаємодіють безпосередньо одна з одною, але кожна отримує ту частку ресурсу, яка залишилася їй від інших; б) *інтерференційну*, коли одна особина активно заважає іншій використовувати ресурс (охорона “своєї” те-



Рис. 7.11. Дерево-душитель баніан (Фікус бенгальський)

риторії тваринами, заселення біотопу рослинами тощо). Внутрішньовидова конкуренція впливає на народжуваність, смертність, ріст і рясність (щільність). Сукупність цих наслідків конкуренції впливає на приріст біомаси, а в деяких випадках зумовлює морфологічні зміни, зокрема, потоншення стебла і стовбура. Боротьба за світло і вологу змінює габітус крони, спричиняє всихання й опадання бокових гілок, формування верхівкової крони, що найліпше можна простежити на прикладі сосни, ялини та інших шпилькових і широколистяних порід.

Міжвидова конкуренція набуває найгостріших форм між видами, які мають подібні життєві вимоги і займають у біогеоценозі ту саму екологічну нішу. Таким чином життєві інтереси цих видів перетинаються, і вони намагаються перемагати конкурента. Конкуренція спричиняє пригнічення або повне витіснення з екологічної ніші одного виду і заміни його іншим, більше пристосованим до умов довкілля. Конкуренція відіграє важливу роль у процесі видоутворення як один з найефективніших чинників природного добору.

Міжвидову, як і внутрішньовидову конкуренцію поділяють на *експлуатаційну* та *інтерференційну*, або *пряму* й *опосередковану*. Обидві форми притаманні як рослинам, так і тваринам. Прикладом прямого впливу на конкурентів є затінення одними видами інших. Деякі рослини виділяють у ґрунт токсичні речовини, і цим пригнічують ріст інших видів. Наприклад, листя каштану, коли розкладається, виділяє в ґрунт токсичні сполуки, пригнічуючи ріст сіянців інших видів, а декілька видів шавлії (*Salvia*) продукують леткі сполуки, які негативно впливають на інших рослин. Такий токсичний вплив одних рослин на інших називають *алелопатією* (грец. *ἀλλήλων* – взаємно і *πάθος* – вплив). Опосередкована конкуренція не така відчутна, як пряма, а її наслідки виявляються після тривалого впливу у формі диференційованого виживання та розмноження.

Антропічні чинники. За історичний період людина суттєво змінила органічний світ Землі. Її діяльність, спрямована на вирубування лісів, розорювання степів, будівництво поселень, промислових та енергетичних об'єктів, комунікацій, меліоративних систем тощо, спричинила зміну життєвого середовища багатьох видів рослин і тварин. Цілеспрямованою діяльністю, якою є селекція та інтродук-

ція, людина зумовила адаптацію організмів до умов, які не цілком відповідають їхнім екологічним вимогам насамперед через значну віддаленість від природного ареалу. Протягом останніх століть антропогенний вплив на природне довкілля зріс й за своїми обсягами перевершив усі інші чинники.

Залежно від напрямку впливу антропічні чинники можна поділити на декілька груп: 1) зміна кількості організмів; 2) переселення організмів; 3) зміна життєвого середовища організмів.

Зміну кількості організмів започаткувала первісна людина збиранням плодів, грибів, ягід та мисливством. У науковій літературі відомі факти масового знищення на півдні Франції диких коней, коли первісні люди заганяли в урвища численні стада за допомогою факелів. Так гинули сотні тварин, коли була потреба в одній або декількох. Це підтверджує 2,5-метровий шар кісток, який свідчить про загибель сотні тисяч диких коней в одній з ущелин на півдні Франції (див. рис. 3.5).

Людина вирубала і випалила дві третини лісів планети, перетворила в пустині сотні мільйонів гектарів земель. З цього приводу два століття тому О. Гумбольдт зауважив, що *“людині передують ліси, а супроводжують пустелі”*.

Землеробське освоєння європейських степів та американських прерій спричинило відсутність природних біоценозів на величезних територіях, а в гумідній зоні осушувальними меліораціями знищено природну рослинність боліт і заболочених земель, зменшилася кількість багатьох видів тварин, а сотні видів зникли цілком. Нині на Землі немає близько 130 видів тварин, які існували до винайдення чотириста років тому вогнепальної зброї. На межі зникнення перебуває до тисячі видів, серед яких половина – рідкісні ссавці і птахи. Іноді знищення певного виду тривало всього декілька років або десятиріч. Зокрема, після наукового відкриття І. Стеллером 1741 року морської корови, названої його ім'ям – *Rhytina stelleri*, вона була винищена протягом трьох десятиліть.

У XIX–XX ст. простежувалось масове вирубування лісів, що значною мірою порушило екологічну рівновагу екосистем. Внаслідок цього спрощується структура угруповань, змінюється флористичний та фауністичний склад біоценозів, а суцільні рубки гірських

лісів стають причиною катастрофічних повеней і паводків, які на зламі тисячоліть є особливо небезпечними в Західній і Центральній Європі.

Стан винищення рідкісних тварин і рослин настільки загострився, що 1913 року 18 країн провели в Берні першу конференцію з охорони природи. А 1948 року було організовано Міжнародний союз захисту природи, який з 1956 року має назву Міжнародного союзу охорони природи (МСОП). Саме цій організації належить ініціатива підготовки і видання Червоної книги, до якої внесені рідкісні і ті, що перебувають під загрозою зникнення, тварини і рослини. Згодом були видані Червоні книги окремих країн, зокрема України, останнє видання якої вийшло 1994 року. Головна мета цих книг полягає в тому, щоб звернути увагу на небезпеку, яка загрожує багатьом видам організмів, попередити їхнє зникнення. Цьому також сприяє формування національних і всесвітньої мереж природно-заповідного фонду, площа територій якого в окремих країнах наближається до 10%. Це найефективніший спосіб захисту рідкісних рослин і тварин. Однак в багатьох випадках і він не може призупинити цей незворотний процес.

Щодо *переселення* організмів, то людина як свідомо, так і випадково намагається збільшити кількість корисних для неї видів і зменшити шкідливих. Запровадження видів рослин природної флори в регіон, де вони раніше не траплялися, а також поширення тварин за межі їхніх природних ареалів має назву *інтродукції* (лат. *introductio* – введення). Пристосування організмів до нових умов існування називають *акліматизацією* (лат. *ad* – до, при, для і грец. *κλίμα* – клімат). Велике значення для акліматизації має структура біоценозу, в який вводиться новий вид, конкурентні зв'язки між автохтонними видами.

Упродовж останніх тисячоліть людство ввело в культуру велику кількість видів рослин і тварин, які добирали за врожайністю, стійкістю до збудників хвороб і шкідників, декоративністю, якістю продукції тощо. Водночас з культурними рослинами завозять чимало шкідливих видів, які знищують врожайність та якість продукції і потребують значних зусиль для боротьби з ними. Зокрема, бур'яни легко пристосовуються до нових умов.

Завезення нових видів не завжди має позитивні наслідки. Зокрема, акліматизація далекосхідної єнотоподібної собаки (*Nyctereutes procyonoides*) у лісовій зоні Білорусі й України спричинила різке зменшення кількості промислових птахів, що гніздяться на землі – тетеревів (*Lyrurus tetrix*), глухарів (*Tetrao urogallus*), рябчиків (*Tetrastes bonasia*). Позбутися колорадського жука (*Leptinotarsa decemlineata*), який проник у Європу за часів Першої світової війни, мабуть, не вдасться вже ніколи (рис. 7.12).

Культурні види рослин і свійські тварини, а також види, що супроводжують людину, сформували сучасну флору і фауну, яка докорінно відрізняється від доісторичної.

Одним з найдієвіших антропогенних чинників є зміна життєвого середовища організмів, яка спричинюється не тільки вирубуванням лісів і розорюванням степів, а й будівництвом поселень, зокрема, великих агломерацій, прокладанням комунікацій, меліоративних систем, застосуванням важкої техніки, мінеральних добрив і отрутохімікатів у сільському і лісовому господарстві. Великі й супервеликі міста та міста-мільйонери часто настільки густо забудовані, що в них немає біокоридорів для міграції тварин і рослин, а будівлі й асфальтовані вулиці та тротуари займають більшість території. Промислові підприємства та ТЕС, автотранспорт і комунікації, в тому числі підземні, докорінно змінюють ландшафтну систему й унеможливають існування на таких територіях рослинного покриву та більшості видів хордових тварин.

На екологічні умови місць зростають суттєво впливають різні види меліорації. Хоча поняття “меліорація” означає докорінне поліпшен-

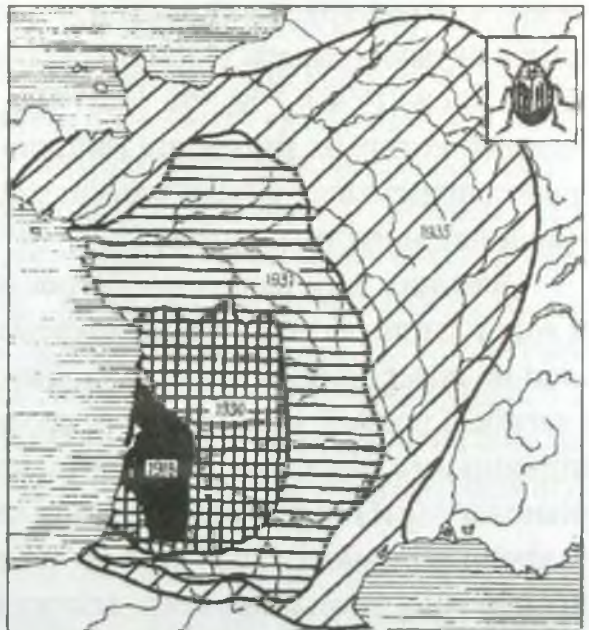


Рис. 7.12. Стадії поширення колорадського жука в Європі (М. Тимофеев-Ресовский та ін., 1973)

ня ґрунтового покриву для підвищення його родючості, її найпоширеніші види (осушувальна та зрошувальна меліорації) не завжди дають позитивні наслідки. Такі наслідки у всіх ландшафтних системах переважно дає фітомеліорація, яка несуттєво змінює параметри життєвого середовища, але водночас виконує важливі середовищезахисні функції.

Значну небезпеку для біоти ландшафтних систем становлять *пестициди* (лат. *pestis* – зараза, чума і *caedo* – вбиваю), які використовуються для боротьби з бур'янами – *гербіциди* (лат. *herba* – трава і *циди*), комахами – *інсектициди* (лат. *insectum* – комаха і *циди*), грибами – *фунгіциди* (від лат. *fungus* – гриб і *циди*) тощо. Ці хімічні речовини пригнічують або знищують відповідні організми, а у разі систематичного застосування вони нагромаджуються в ґрунті, що спричиняє порушення асиміляційно-десиміляційних зв'язків між живими організмами і їхнім життєвим середовищем. Водночас поряд із шкідниками гине корисна флора і фауна, зокрема комахи-запилувачі.

Великої шкоди життєвому середовищу завдала аварія на Чорнобильській АЕС, внаслідок чого радіоактивні ізотопи потрапили в повітря, води, ґрунти та живі організми. Велика кількість радіонуклідів акумулювалась у приповерхневому кореневмісному горизонті (0–20 см) (^{137}Cs , ^{90}Sr , ^{40}K , ^{127}I , ^{210}Po , ^{239}Pu , ^{96}Zr , ^{235}U , ^{14}C , ^{48}Ca , ^{87}Rb). Близько чотирьох мільйонів гектарів сільськогосподарських угідь і лісогосподарського фонду зазнали радіоактивного забруднення понад гранично допустиму норму (137×10^{10} Бк/км², або 1 Ки/км²).

Значних змін внаслідок антропоїчного впливу зазнають наземні й водні ландшафтні системи, зокрема від кислотних дощів. Випадаючи на поверхню ґрунту чи водойми, вони призводять до всихання і загибелі рослин, прискорюють процес звітрювання гірських порід, підвищують уміст токсичних речовин та змінюють кислотно-лужну рівновагу (рН) ґрунтового розчину і вод водних об'єктів. Рослини і тварини в процесі трофічних зв'язків акумулюють їх у своїх організмах, тому вони становлять велику небезпеку для людини, якщо їх використовувати як продукти харчування та сировину для виготовлення одягу, взуття, будівництва помешкань тощо.

7.4. Біогеографічні наслідки сукупної дії екологічних чинників

Короткий аналіз окремих екологічних чинників стосовно їхньої дії на живі організми подано головню на родовому рівні без взаємозв'язку один з одним. Однак відомо, що в природі простежується не ізольована, а сукупна дія екологічних чинників. Особини, популяції чи угруповання живих істот завжди перебувають під впливом не одного—двох, а комплексної дії системи чинників. Сукупним результатом дії абіотичних і біотичних чинників є природні територіальні комплекси або ландшафтні системи різного масштабного рівня. Антропоічний вплив в останнє тисячоліття суттєво змінив корінні ландшафти на їхні модифіковані (похідні) форми.

Отже, сукупна дія екологічних чинників особливо виразно виявляється в біогеографічному аспекті, комплексним вираженням і зовнішнім проявом якого є будь-яка ландшафтна система, екосистема, біогеоценоз від локального до глобального масштабів.

Екологічна ніша. Розгляд сукупності дії екологічних чинників підводить до поняття “екологічної ніші”. Цей термін запропонував американець Ж. Гріннел (1917) для оцінення екологічної амплітуди декількох чинників. За визначенням В. Кучерявого (2001) “*екологічна ніша – це географічний простір з властивими йому природними умовами, що визначають існування будь-якого організму в природі, функціональну роль виду в біоценозі та його пристосованість до екологічних чинників*”. Екологічна ніша характеризує ступінь біологічної спеціалізації виду. Адаже, згідно з принципом виключення, сформульованим Г. Гаузе (1934), “*види, що займають одну і ту ж нішу, вступають у конкурентні зв'язки*”. І чим подібніші екологічні ніші, тим гостріша конкуренція, яка спричиняє перемогу одного і поразку іншого виду. З огляду на це види з однаковими вимогами до сукупної дії екологічних чинників не можуть співіснувати в одному й тому ж місцеположенні.

Дослідження екологічної ніші свідчать про те, що кожний вид за своїми потребами є достатньо специфічним, а екологічна ніша є геопростором з безліччю координат (Р. Уїттекер, 1972); вона водночас є “загальною сумою адаптації організму” (Є. Піанка, 1981). Наступні

дослідження еконіші дали змогу виділити *фундаментальну* та *реалізовану* нішу (В. Хатчинсон, 1978), або потенційну й реальну (в інтерпретації В. Кучерявого, 2001). *Потенційна еконіша* є сукупністю необхідних для виду умов місцезростання без будь-якого тиску з боку іншого виду і відповідає максимально можливій експансії першого виду. *Реальна еконіша* – це частина потенціальної ніші, яку фактично займає певний вид.

Міжвидова конкуренція за еконіші та екоциники має такі наслідки:

- еволюція видів і біоценозів;
- географічне поширення організмів;
- вертикальна й горизонтальна диференціація біотопів;
- морфологічні, функціональні та енергетичні особливості видів;
- життєві форми рослин і тварин.

Екологічні ніші досить рідко незайняті живими організмами, тобто є вільними або вакантними. У таких випадках дуже важливою умовою для організмів є здатність до адаптації в безконкурентному природному середовищі. Головні особливості, що дають змогу видам рослин займати вільні екологічні ніші, такі:

- різний тип розподілу кореневих систем;
- різний час настання фенологічних фаз;
- різна пристосованість до освітленості;
- різна потреба в елементах мінерального живлення тощо.

Можливості видів займати різні екологічні ніші у різний час вегетаційного періоду дають змогу формувати складні угруповання рослин – лісові (рис. 7.13), чагарникові, лучні, болотні, степові

З екологічними нішами має тісний зв'язок *географічний паралелізм*, або *вікаризм* (лат. *vicarius* – заступник), коли вид в одній країні (континенті) має екологічно близького родича в іншій. Зокрема, в країнах з подібними кліматичними умовами формуються флора і фауна, представники якої відрізняються один від одного систематичним (філогенетичним) положенням, але займають подібні екологічні ніші. Найяскравішим прикладом може бути фауна сумчатих Австралії, де екологічну нішу вовка (*Canis lupus*) замає сумчастий вовк (*Thylacinus cynocephalus*), нішу куниці (*Martes martes*) – сумчата куниця

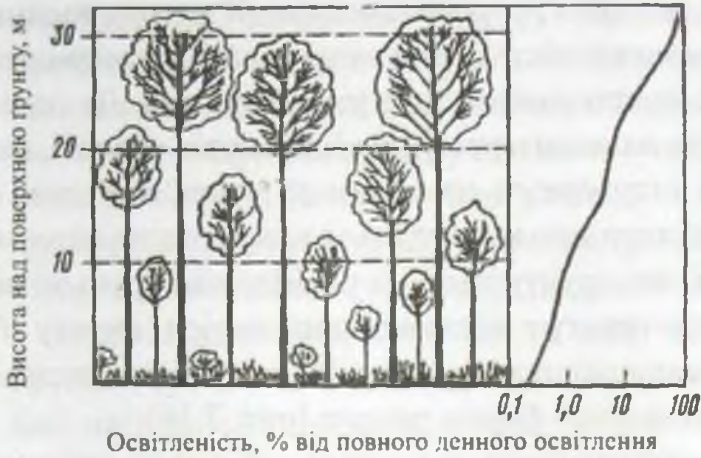


Рис. 7.13. Розподіл вільних еконіш у лісовому угрупованні
(І. Григора, В. Соломаха, 2000)

(*Dasyurus maculatus*), мишей польових (*Apodemus*) – сумчаті миші (*Phascoqalinae*).

Водночас серед австралійських ссавців деякі екологічні ніші залишилися не зайнятими. Зокрема, нішу копитних ссавців, яких немає на цьому континенті, лише деякою мірою зайняли великі нелітаючі птахи, такі як ему (*Dromaius novaehollandiae*) та казуари (*Casuaris casuaris*). Їхня висота сягає відповідно 170 і 150 см. До вікарних видів належить європейський зубр (*Bison bonasus*) і північноамериканський бізон (*B. bison*), гімалайський ведмідь (*Ursus thibetanus*) і північноамериканський чорний ведмідь, або барібал (*U. americanus*). Такі “географічні паралелі” можна знайти і серед рослин. Їх проводять, зокрема, між африканськими кактусами і молочаями, між саговниками і пальмами, між буком європейським (*Fagus silvatica*) і східним (*F. orientalis*).

Види, що займають в різних географічних областях однакові ніші, називають ще *екологічними еквівалентами* (Ю. Одум, 1986), а незайняті екологічні ніші – *дефектністю біоти* (А. Воронов та ін., 1985). Дефектність біоти найчастіше стосується біоти островів, для якої це явище найтипівіше.

Життєві форми рослин і тварин. Мільйони років еволюції організми пристосовувалися до умов довкілля, насамперед до тепла і вологи. Подібність пристосувальних структур зумовила подібність морфологічну, зовнішню. На цій підставі розроблено поняття “жит-

тева форма”, під яким розуміють зовнішній вигляд рослини – габітус (лат. *habitus* – зовнішність), який склався внаслідок тривалої еволюції і відображає пристосованість до умов довкілля. До однієї життєвої форми можуть належати рослини різних видів і родів і, навпаки, рослини одного виду можуть належати до різних життєвих форм. Найбільшою популярністю користується класифікація датського вченого К. Раункієра, яка ґрунтується на розміщенні бруньок відновлення над поверхнею ґрунту в несприятливий період (взимку або в засуху) й особливостях покриття бруньок. Згідно з цією класифікацією вирізняють такі життєві форми рослин (рис. 7.14):

- *епіфіти* (грец. *ἐπί* – над) – рослини, які оселяються на інших рослинах, але використовують їх лише як субстрат (мохи – *Sphagnum*, лишайники – *Lichenes*);
- *фанерофіти* (грец. *φανερός* – видимий) – рослини, бруньки яких взимку розміщені високо над поверхнею снігу і захищені покривними лусками (дерева, чагарники);
- *хамефіти* (грец. *χαίται* – низько) – рослини, які покриваються снігом (верес – *Calluna vulgaris*, брусниця – *Vaccinium vitis idaea*);

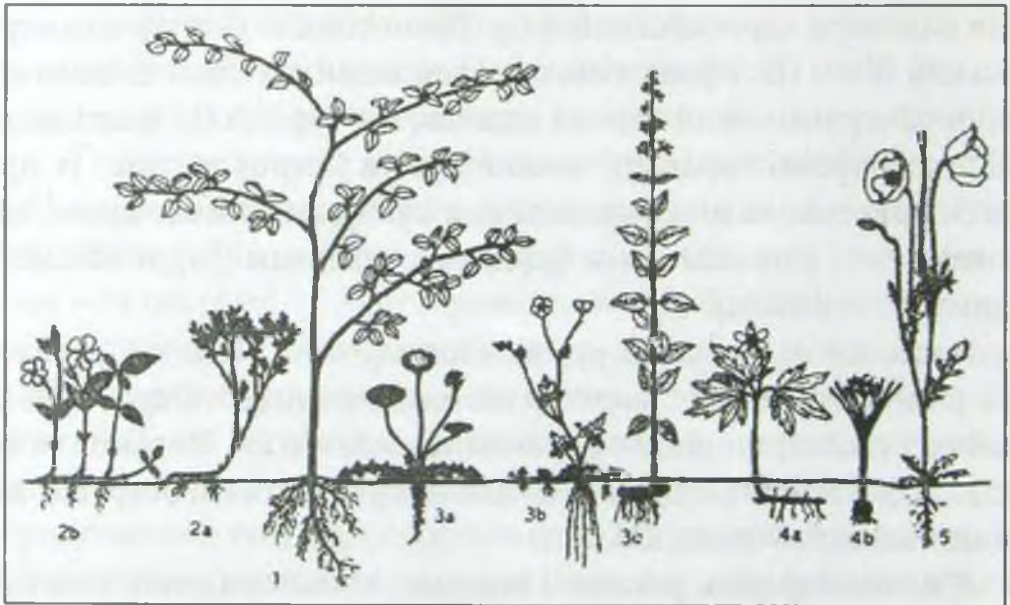


Рис. 7.14. Життєві форми рослин (за К. Раункієром):

1 – фанерофіти; 2 а, б – різновидності хамефітів; 3 а, б, с – різновидності гемі-криптофітів; 4 а, б – різновидності криптофітів; 5 – терофіти

- *гемикриптофіти* (гр. *ἥμι* – напів і – *κρυπτός* – таємний, прихований) – багаторічні трав'янисті рослини, бруньки відновлення яких розміщені на поверхні ґрунту, а наземні частини відмирають на зиму або на посушливий період (ковила, суниця, жовтець – *Ranunculus*);
- *криптофіти* (грец. *κρυπτός* – таємний, прихований) – багаторічні трав'янисті рослини, спільною ознакою яких є те, що надземні органи у них на зиму відмирають, а бруньки відновлення закладаються в кореневищах, бульбах, цибулинах і приховані в ґрунті (*геофіти*), воді (*гідрофіти*) або в болоті (*гелофіти*) – (грец. *ἐλός* – болото). До таких рослин належать тюльпан скіфський (*Tulipa scythica*), конвалія (*Convallaria majalis*);
- *терофіти* (грец. *θέρως* – літо) – однорічні рослини, що переживають несприятливу пору року (зиму) у вигляді насіння (грицики звичайні – *Capsella bursa-pastoris*, просо посівне – *Panicum miliaceum*). Вони не закладають бруньок відновлення, а розмножуються насінням.

Серед тварин також виділяють життєві форми за особливостями розмноження, способами руху та добування їжі, пристосованістю до екологічних умов довкілля. За способами руху в довкіллі Д. Кашкаров (1933) виділяє такі життєві форми тварин:

- *плаваючі* – водні, нектон (грец. *νηκτός* – плаваючий), планктон (грец. *πλαυκτός* – блукаючий), бентос (грец. *βένθο* – глибина); напівводяні (пірнаючі, непірнаючі); тварини, що добувають корм лише з води;
- *риючі* – абсолютні землерії (усе життя напівземлерійні (виходять на поверхню землі));
- *наземні* – тварини, що не будують нір (бігаючі, стрибаючі, плазуючі); тварини скель;
- *деревні плазуючі* – тварини, що іноді злізають з дерев; тварини, що не злізають з дерев;
- *повітряні форми* – тварини, що добувають їжу в повітрі; тварини, що вишуковують їжу з повітря.

Загалом біоценози мають у своєму складі живі організми, які належать до різних життєвих форм. Домінуючі життєві форми є індика-

торами довкілля, що має важливе значення в лісівництві, луківництві та пасовищному господарстві. Кожна життєва форма виділяється не тільки зовнішнім виглядом (габітусом), а й характерним ритмом розвитку.

7.5. Екологічні закони, правила, принципи

Пріоритетним завданням будь-якої галузі знань є пізнання сутності явищ і процесів, що становлять предмет її дослідження. Найсуттєвіші закономірності формують теорію науки, складовими якої є закони, правила, принципи. Екологія в цьому плані не є винятком. Її представники на підставі всебічного аналізу великого фактичного матеріалу про взаємний вплив природного довкілля та об'єктів техносфери на живі організми виводять різноманітні узагальнення.

У працях М. Реймерса (1990, 1994), який на сьогодні найглибше розробив цю проблематику, проаналізовано понад дві сотні екологічних законів, принципів і правил. З цього великого масиву закономірностей¹ фахівці різних наукових напрямів (біологи, географи, геологи, екологи, сотологи) відбирають і аналізують ті, які найістотніше відображають сутність їхнього предмету дослідження (Я. Дідух, 1998; І. Дедю, 1990; А. Качинський, Г. Хміль, 1997; В. Кучерявий, 2001; Я. Мольчак та ін., 2001; М. Назарук, 2000 та ін.). Ми коротко проаналізуємо ті з них, які найбільшою мірою стосуються біогеографічних, екологічних та енергетичних аспектів взаємодії живих організмів з їхнім абіотичним та біотичним довкіллям.

Закони (Чотири з цих законів сформульовано на підставі праць В. Вернадського).

Закон біогенної міграції атомів. Міграція хімічних елементів на земній поверхні та в біосфері загалом відбувається в середовищі, геохімічні особливості якого зумовлені живою речовиною, як тією, яка нині населяє біосферу, так і тією, яка була наявною на Землі впродовж усієї геологічної історії. Впливаючи на живі організми, людська спільнота змінює умови біогенної міграції атомів. Втру-

¹ Термін "закономірності" вжито в контексті як родовий, стосовно законів, правил, принципів.

чаючись у перебіг природних процесів, потрібно прогнозувати їхні глобальні наслідки.

Закон фізико-хімічної єдності живої речовини. Вся жива речовина Землі – фізико-хімічна єдність (цілісність). З цього закону випливає важливий наслідок: негативна дія на одну частину живої речовини не може бути позитивною для іншої. Отже, будь-які фізико-хімічні препарати, смертельні для одних організмів (наприклад, пестициди), є шкідливі для всіх інших.

Закон контактності живої речовини. Кількість живої речовини в біосфері – величина постійна.

Закон максимуму біогенної енергії. Будь-яка біологічна система або система за участю живої речовини, що перебуває в стані “стійкої нерівноваги”, тобто динамічної рухомої рівноваги з довкіллям, й еволюційно розвивається, збільшує свій вплив на довкілля. Закон сформульовано на підставі біогеохімічних принципів В. Вернадського і доповнений принципом Е. Бауера про “стійку нерівновагу біологічних систем”.

Закон максимізації енергії (Г. і Е. Одумів). У разі наявності суперництва з іншими системами виживає (зберігається) та з них, яка найліпше сприяє надходженню енергії та використовує максимальну її кількість найефективніше.

Закон піраміди енергій (Р. Ліндемана). З одного трофічного рівня екологічної (трофічної) піраміди переходить на інший рівень у середньому не більше 10% енергії. Закон слід брати до уваги у процесі розробки продовольчих програм, земельних реформ тощо.

Закон внутрішньої динамічної рівноваги. Речовина, енергія, інформація, динамічні властивості окремих природних систем та їхня ієрархія пов’язані настільки, що будь-яка зміна одного з цих показників зумовлює супутні функціонально-структурні кількісні та якісні зміни, які зберігають загальну суму речовинно-енергетичних, інформаційних і динамічних властивостей систем, де ці зміни відбуваються, або в їхній ієрархії. Емпіричний висновок з цього закону такий: будь-яка зміна природного довкілля спричинить розвиток ланцюгових реакцій, які відбуватимуться до нейтралізації цієї зміни або формування нових природних систем, утворення яких у разі значних змін довкілля може набути незворотного характеру. М. Рей-

мерс (1981) сформулював цей закон таким афоризмом: “Чим більше пустель ми перетворимо на квітучі сади, тим більше квітучих садів перетворимо на пустелі”.

Закон зниження енергетичної ефективності природокористування (С. Подолинського). З плином часу на видобуток корисної продукції з природних систем на її одиницю в середньому витрачається щораз більше енергії. Збільшуються й енергетичні витрати на одну людину.

Закон обмеженості природних ресурсів. Природні ресурси планети Земля не є невичерпними; планета є природно обмеженим цілим і природні ресурси на ній обмежені.

Закон незамінності біосфери. Біосферу не можна замінити штучним доквіллям, як не можна створити нових видів життя. Людина не може створити вічний двигун, а біосфера практично є “вічним двигуном”.

Закон мінімуму (Ю. Лібіх). Витривалість організмів визначається найслабшою ланкою в ланцюгу його екологічних вимог, тобто життєві можливості лімітуються екологічними чинниками, кількість і якість яких наближаються до мінімального рівня, необхідного організмові чи екосистемі; подальше їхнє зниження спричиняє загибель організму або деструкцію екосистеми.

Закон толерантності (В. Шелфорд). Відсутність або неможливість процвітання визначається нестачею (в якісному або кількісному розумінні) або, навпаки, надлишком будь-якого з чинників, рівень яких може виявитися близьким до меж, які є прийнятними для цього організму.

Закон збіднення різноманітної живої речовини в острівних її згустках (Г. Хільмі). Індивідуальна система, яка “працює” в доквіллі з нижчим рівнем організації, ніж рівень самої системи, приречена. Постійно втрачаючи свою структуру, система через деякий час розчиниться в доквіллі. Це означає, що для охорони рідкісних і тих видів, які зникають (як частин живої речовини), необхідна достатньо велика територія серед навколишніх (змінених людиною) ландшафтних систем.

Правила. Правило Дарлінгтона: зменшення площі острова в 10 разів зменшує кількість видів, що живуть на ньому, удвічі. Це

варто брати до уваги у процесі при організації природно-заповідних об'єктів.

Правило обов'язковості заповнення екологічних ніш: вакантна екологічна ніша завжди буває природно заповненою. Це правило слід брати до уваги у процесі акліматизації, знищення шкідливих видів організмів, боротьби з небезпечними захворюваннями тощо.

Правило більших шансів на вимирання вужче спеціалізованих форм (О. Марш): швидше вимирають вужче спеціалізовані форми, генетичні резерви яких для подальшої адаптації знижені. Значну роль у вимиранні таких форм може відіграти антропогенний чинник.

Правило біологічного підсилення: під час переходу на вищий рівень екологічної піраміди нагромадження речовини, зокрема токсичної, збільшується приблизно в такій же пропорції.

Правило взаємного пристосування (К. Мьобіус): види в біоценозі настільки пристосовані один до одного, що їхня спільнота становить внутрішньо суперечливе, проте єдине та взаємозумовлене ціле.

Правило Джордано: ареали близьких родинних форм тварин (видів або підвидів) здебільшого займають суміжні території та суттєво не перекриваються. Його ще називають правилом вікаріату – одним із головних положень географічного видоутворення (М. Вагнер).



Рис. 7.15. Схема розташування тропічних і субтропічних лісів типу джунглі
1 – тропічні; 2 – субтропічні і мусонні ліси (В. Шафер)

Правило географічного оптимуму: в центрі видового ареалу зазвичай є оптимальні для цього виду умови існування, які погіршуються у процесі наближення до периферії існування виду.

Принципи. Принцип винятковості Гаузе (теорема Гаузе): два види не можуть існувати в одній місцевості, якщо їхні екологічні потреби ідентичні, тобто якщо вони займають одну екологічну нішу. З огляду на це два види з ідентичними екологічними вимогами розчленовані в просторі або в часі, займають різні біотопи, яруси в лісі, ведуть нічний або денний спосіб життя.

Принцип катастрофічного поштовху: глобальна природна або природно-антропічна катастрофа завжди приводить до значних еволюційних змін, які є відносно прогресивними для природи, але не обов'язково корисними для виду тої чи іншої систематичної категорії, зокрема і людини. У наш час внаслідок швидкого антропічного збіднення біоти планети є досить ймовірне виникнення нових форм захворювання.

Принцип Ле-Шательє-Брауна: за наявності зовнішнього впливу, що виводить систему зі стану стійкої рівноваги, ця рівновага зміщується в напрямі послаблення ефекту зовнішнього впливу. Принцип пояснює дію закону зменшення енергетичної ефективності природо-користування: чим значніше відхилення від стану екологічної рівноваги, тим більшими мають бути енергетичні затрати на послаблення протидії природних систем цьому відхиленню.

Спроба виведення загальних екологічних законів у доступній афористичній формі належить американському екологові Б. Коммонеру:

“Все пов'язане з усім”;

“Все повинно кудись подітися”;

“Природа знає краще”;

“Ніщо не дається задарма”.

Знаючи закони, правила і принципи процесів, що діють у природі, можна значною мірою передбачити наслідки, спричинені втручанням людини у перебіг природних процесів.

Запитання для контролю і самоконтролю

1. Хто і коли запропонував у науковий вжиток поняття “екологія”?
2. Доробок яких учених покладено в основу науки екології?
3. За якими напрямками розвивається сучасна екологія?
4. Які чинники називають екологічними?
5. Які типи, класи, роди й види екологічних чинників вам відомі?
6. Назвіть характерні параметри екологічних чинників?
7. Що таке толерантність та екологічна валентність організму?
8. Що таке екотипи та генетичні раси?
9. Як поділяють кліматичні чинники?
10. Як поділяють організми щодо взаємозв'язку із світлом, теплом, вологою?
11. Розкрийте сутність правил “Бергмана”, “Аллена”, “Глогера”.
12. Охарактеризуйте едафічні чинники та сутність едафічної сітки Алексєєва–Погребняка.
13. Як поділяють організми за відношенням до кислотності ґрунтів?
14. Як впливає рельєф на поширення організмів?
15. Що таке іонізуюче випромінювання і як воно впливає на живі організми?
16. Як поділяють і впливають один на одного біотичні чинники?
17. Розкрийте сутність понять мутуалізм та коменсалізм.
18. Які різновиди хижацтва та паразитизму вам відомі?
19. Розкрийте сутність внутрі- і міжвидової конкуренції.
20. Що означає поняття “алелопатія”?
21. Розкрийте сутність поділу антропічних чинників.
22. Назвіть наслідки негативного впливу людини на живі організми та їхні угруповання.
23. Що означає поняття “дефектність біоти”?
24. Розкрийте сутність поняття “екологічна ніша”.
25. Розкрийте сутність класифікації життєвих форм К. Раункієра.
26. Назвіть екологічні закони, правила і принципи, що найбільше впливають на розселення живих організмів.

Список літератури

- Біологічний словник. 2-ге вид. К., 1986.
- Воронов А. Г. Биogeография с основами экологии. 2-е изд. М., 1987.
- Григора І. М., Солаха В. А. Основи фітоценології. К., 2000.
- Дедю И. И. Экологический энциклопедический словарь. К., 1990.
- Дідух Я. П. Популяційна екологія. К., 1998.
- Злобін Н. А. Основи екології. К., 1998.

Кучерявий В. П. Екологія. Львів, 2001.

Мусієнко М. М., Серебряков В. В., Брайон О. В., Екологія. Охорона природи: Словник-довідник. К., 2002.

Одум Н. Экология: В 2 т. Пер. с англ. М., 1986. Т.1.

Реймерс Ф. Н. Экология (теория, законы, правила, принципы и гипотезы). М., 1994.

Риклефс Р. Основы общей экологии / Пер. с англ. М., 1979.

Сытник К. М., Брайон А. В., Городецкий А. В. Биосфера, экология, охрана природы. К., 1980

Ricklefs R. S. Ecology. N. Y., 1990.

Частина друга

РЕГІОНАЛЬНІ ПРОБЛЕМИ БІОГЕОГРАФІЇ

8. АРЕАЛИ ОРГАНІЗМІВ ТА БІОЦЕНОЗІВ

Відомі геоботаніки В. Альохін (1944) і Г. Вальтер (1982), зоогеографи І. Пузанов (1949) і І. Лопатін (1989), біогеографи Ж. Леме (1976), А. Воронов, М. Дроздов, О. М'яло (1985) та інші розпочинають свої праці із з'ясування проблем поширення живих організмів та визначення їхніх ареалів. Це свідчить про те, що автори надають цим питанням особливо важливого значення. Адже, вивчаючи закономірності поширення і розміщення окремих видів організмів, людина пізнає не тільки їхні адаптивні можливості, а й господарську та естетичну цінність. Як ніде інде, в ареалі переплітаються біотичні та географічні закономірності еволюції природи. З одного боку, в межах ареалу предметом дослідження є рослини і тварини, а також різноманітні зв'язки між ними, з іншого – орографічні, едафічні та гідро-кліматичні чинники середовища їхнього існування. Отже, ареал є фундаментальним поняттям, на підставі якого обґрунтовують головні положення біогеографії.

8.1. Поняття про ареал та ареалогію

Витоки ареалогії або хорології (науки про поширення живих організмів) сягають IV–III ст. до нашої ери, коли Аристотель і Теофраст вперше зробили спробу систематичного опису середземноморської фауни та флори. Новітній етап становлення цієї науки пов'язують з іменем О. Гумбольдта, який 1807 року опублікував працю “Ідеї про географію рослин”. Учений на підставі польових спостережень і порівнянь у процесі тривалих подорожей в Центральну і Південну Америку, а згодом і в Євразію поділив рослинний покрив Землі на широтні зони та висотні пояси. Наступні покоління геоботаніків та зоогеографів зуміли деталізувати, узагальнити й розвинути його ідеї щодо закономірностей поширення організмів на земній кулі.

Географічний ареал – це та частина території або акваторії, на якій постійно трапляються популяції певного виду (роду, родини тощо) організмів. Залежно від таксономічної категорії виділяють

ареал виду, ареал роду, ареал родини та ін. *Ареал* – це геопростір з трьома координатами: довготою, широтою і висотою (в горах) або глибиною (у поверхневих водах і морях), в якому поширені живі істоти та їхні угруповання – біоценози. У більшості випадків під цим поняттям розуміють двовимірний простір, площу, ділянку, що латинською мовою означає *area*, в межах якої трапляється певний вид чи біоценоз. Але жоден вид не утворює суцільного ареалу, а приурочений лише до тих місцеположень, які найліпше задовольняють його потреби. Водночас наявні ділянки, де вид трапляється дуже рясно, рясно, рідко або одинично. Відмінності в поширенні виду стосовно різних умов середовища залежать від його екологічної валентності та адаптивних можливостей. Вчення про ареал називають *ареалогією*, або *хорологією* (грец. *chora* – площа).

Визначення меж ареалів не є особливо складним процесом за умови, що організми позбавлені можливості активно рухатися (рослини) або ведуть осілий спосіб життя на певній обмеженій території (деякі тварини). У таких випадках йдеться про *прості* ареали.

Серед риб, птахів, і ссавців є багато видів, які в різні періоди життєвого циклу або в різні сезони змінюють місце свого перебування. В такому випадку район розмноження і район зимівлі (птахи), акваторія нагулу до статевої зрілості і місце відкладання ікри (риби), місця літнього випасу і зимівлі (деякі ссавці) разом з міграційними шляхами утворюють єдиний *складний* ареал.

Суцільним називають ареал, усі ділянки якого не становлять перешкоди для розселення виду. Розселення особин з однієї ділянки на іншу в межах такого ареалу відбувається за допомогою природних чинників і не є випадковим (рис. 8.1).

Утворення суцільних ареалів Ч. Дарвін пояснював виникненням виду в одному місці і наступним його розселенням доти, поки вид не наштотхнувся на такий бар'єр, якого не зміг подолати (водні простори, гірські системи, кліматичні відмінності тощо). В таких випадках зазначені бар'єри стають межами ареалу виду. Аналіз поширення виду дає змогу з'ясувати його зв'язок з певними умовами середовища існування, пояснити причини локалізованого розподілу

Та частина ареалу, в якій вид займає широкий набір місцеположень з масовим зростанням (у рослин) або значною кількістю (у тва-



Рис. 8.1. Поширення ялини сибірської як приклад суцільного ареалу

рин), виділяється як *ценоареал*. Його виявлення в межах загального поширення є важливим для глибшого розуміння еколого-біологічних властивостей виду, визначення території з оптимальними для нього умовами, а також коли вид має практичне (господарське, лікарське, рекреаційне) значення.

Ареал, в якому відбувається становлення виду, є не тільки суцільним, а й первинним. З часом, коли змінюються абіотичні умови існування, тобто виникають гірські системи, відбувається трансгресія моря, гумидизація чи аридизація клімату тощо, суцільний ареал перетворюється в *розірваний*, або *диз'юнктивний* (рис. 8.3) (лат. *disjunctus* – той, що не перебуває у зв'язку). У випадку, коли несуміжні одна з одною ділянки заселені однією і тією ж формою виду, кажуть про *гомогенну (однорідну) диз'юнкцію*.

Розірвані ділянки, заселені різними підвидами одного виду, різними видами одного роду або різними родами однієї родини, утворюють *гетерогенні (різномірні) диз'юнкції*.

Ареали можна класифікувати за різними ознаками: за величиною, формою тощо. За величиною виділяють декілька груп ареалів – від вузьколокальної до космополітичної (К. Городков, 1983) (рис. 8.4).

Окрім з вузьколокальних, таких, що займають площу в кілька квадратних кілометрів і менше, є ареали, які охоплюють великі регіони, материки і суходіл або океан загалом. Наземні організми мають здебільшого вузькі, порівняно з морськими, ареали.

Іноді вид обмежений локальним районом, природною географічною провінцією або областю. Такі види називають *ендемичними*, або *ендемами*. Звісно, що їхній ареал також називають *ендемичним*. Вузьколокальні ареали характерні для островних, печерних та гірських форм. Такі ареали мають нелітаючі види комах, зокрема, жужелиці з роду *Caratus*, які трапляються в межах одного-двох гірських хребтів Кавказу. Зокрема, *Caratus polychrous* населяє Бзабський хребет в Абхазії, *C. komarovi* – Сванетію, а *C. cordicollis* – Приельбрусся. Винятково вузькі ареали мають *троглобіонти* (мешканці печер, як наземні, так і водні). Сучасний ареал гатерії (місцева назва туатара) охоплює 13 невеликих скелястих островів затоки Плеті, що поблизу Нової Зеландії.

Локальний ареал за площею дещо більший від вузьколокального, а *субрегіональний* більший від локального і менший від *регіонального*. Якщо вид поширений на всій території регіону, то його вважають *трансрегіональним*. Регіоном у цьому випадку вважають велику територіальну або аквальну одиницю, еквівалентну цілому материкові або океанові. Ареали вищого порядку, які охоплюють декілька, але не більше трьох материків, називають *полі-* або *мультирегіональними*.

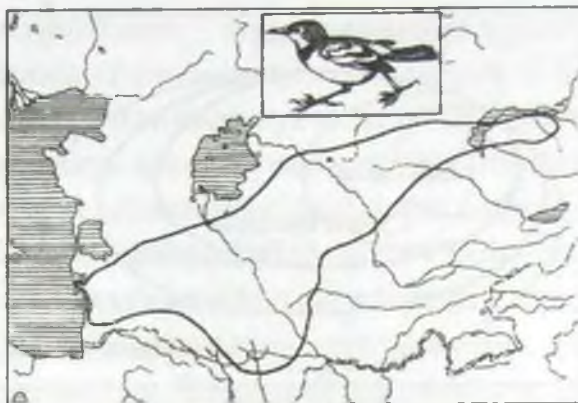


Рис. 8.2. Контурний ареал сойки саксаульної (І. Лопатін)



Рис. 8.3. Ареал сороки – приклад розірваного ареалу



Рис. 8.4. Схема просторового суміщення ареалів різних масштабних груп (К. Городков)

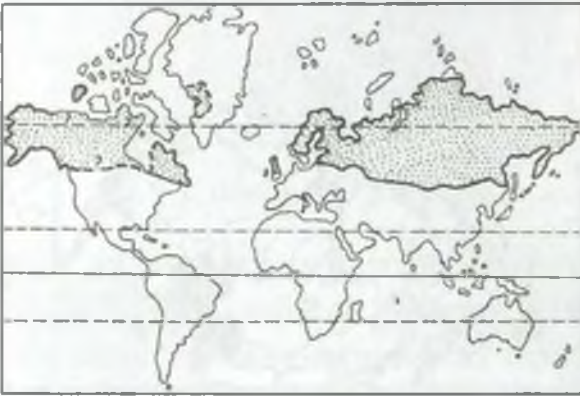


Рис. 8.5. Поширення куропатки білої як приклад полірегіонального ареалу (В. Кисельов)

До полірегіональних належать ареали таких представників флори Євразії: *євроазійські* види в межах помірної зони Євразії; *євросибірські* види, поширені на території всієї Європи, в Сибіру аж до далекого Сходу; *євросибірсько-арало-каспійські* види, поширені в Європі, Сибірі, Середній Азії, від Туранської низовини на півночі до гірських систем на півдні; *європейсько-малоазійські* види, які проростають в Європі та в Малій Азії. В назві *полірегіонального* ареалу подається назва регіону, в якому поширений певний вид, рід чи інший таксон (рис. 8.5).

У тих випадках, коли таксономічна категорія рослин чи тварин поширена не менше, як на трьох континентах, ареал

називають *космополітичним*, або *всесвітнім*. Такі ареали характерні у поширенні переважно морських видів, таких як кашалот (*Physeter*), дельфін (*Grampus*), касатка (*Orcinus orca*). З наземних тварин космополітами стали певні комахи-синантропи. До космополітичних можна віднести ареал сокола-сапсана (*Falco peregrinus*). Космополітичні ареали мають чимало рослин, зокрема болотних, які переносять зазвичай перелітні птахи (ряска, рогіз, очерет та ін.). Космополітичні ареали досить часто обмежуються широтним поширенням і характерні для організмів, приурочених до певних фізико-географічних поясів чи природних зон. На суходолі це *циркумконтинентальні*, в океані — *циркумокеанічні* ареали. З помірним поясом пов'язані циркумконтинентальні ареали помірних широт, зокрема, ареали *циркумбореальних*

хвойних лісів помірного поясу, з тропічним – *циркумтропічні* ареали між північним і південним тропіками. *Циркумполярні* ареали (рис. 8.6) на суходолі охоплюють зони (біоми) арктичних пустель, тундр і лісо-тундр. До полірегіональних належать ареали таких представників флори Євразії: *євроазійські* види в межах помірної зони Євразії; *євросибірські* види, поширені на території всієї Європи, в Сибіру аж до далекого Сходу. На рис. 8.7 зображено нерестові міграції вугра.

Біполярні ареали характерні для організмів, приурочених до циркумполярних областей Північної та Південної півкуль, але їх немає в екваторіальних, тропічних і помірних широтах Світового океану. Деяким видам, родам і т. д. організмів характерні біполярні розриви ареалів, коли ці організми поширені в помірно холодних широтах обох півкуль, але відсутні в приполярних областях. Особливо виразні *біполярні циркумконтинентальні* роз'єднання рослин, що не ростуть у тропічних широтах.

Зокрема, рід вероніки (*Veronica*) широко поширений у помірних широтах Євразії та Північної Америки і на півдні Південної Америки та прилеглих островах. Тільки в Україні цей рід налічує 49 видів. Північноамериканському і європейському роду бука (*Fagus*), близький рід південного бука (*Nothofagus*), який є головною лісоутворювальною породою антарктичної частини Південної Америки, Західної Австралії, Тасманії, Нової Зеландії, Нової Каледо-

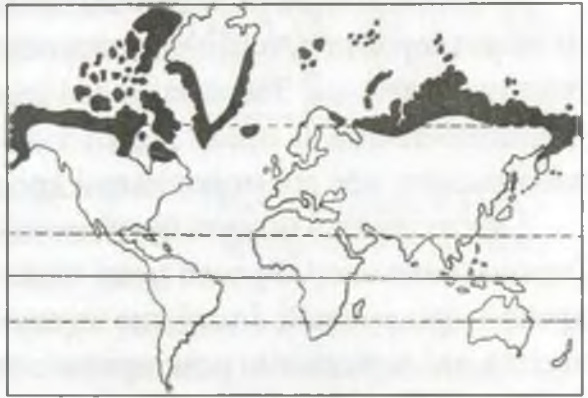


Рис. 8.6. Циркумполярний ареал пясця (В. Гептнер)



Рис. 8.7. Нерестові міграції європейського вугра: 1 – шлях дорослих вугрів у Саргасове море; 2 – зворотний шлях їхніх личинок (Н. Наумов, Н. Карташов)

нії. Біполярне поширення характерне для деяких видів мохів, зокрема сфагнових, тимофіївки (*Phleum*), первоцвітих (*Primula*), роговика (*Cerastium*) та інших рослин.

Біполярне поширення рослин може бути пов'язане з перенесенням насіння і спор перелітними птахами, а також унаслідок міграції представників бореальної флори гірськими системами в Південну півкулю (чи навпаки) під час четвертинного зледеніння, коли снігова лінія в тропічних широтах була дещо нижче від сучасної. *Амфібореальне* поширення морських організмів пов'язане з їх приуроченістю до помірних широт Тихого і Атлантичного океанів, але відсутністю у водах Північного Льодовитого океану.

Між систематичним рангом організмів і величиною ареалу наявна певна кореляція, тобто чим таксономічний ранг вищий, тим більшу площу він займає. Зокрема, ареал роду більший за ареал виду, ареал родини більший за ареал роду і т. д. Таксономічна категорія “клас” здебільшого має космополітичні ареали.

Межі ареалів можуть бути *постійними (стативними)* і *рухомими (транзитивними)*. Рухомі межі поділяють на такі, що розширюють ареал – *прогресивні*, і такі, що звужують ареал – *регресивні*. Ті межі ареалу, які періодично розширюються і звужуються, називають *пульсуючими*. Постійні межі ареалів характерні для видів чи родів, що досягли природних меж поширення і далі розселення неможливе, зважаючи на наявні природні бар'єри (гірські системи, побережжя морів, види-конкуренти тощо). Бар'єри, які створюють постійну межу ареалу, називають *непрохідними*, або *імперитними* (лат. *impedio* – перешкоджаю). Вони утворюються різним життєвим середовищем.

Розширення ареалу відбувається в тому випадку, коли вид ще не досягнув природних меж розселення. Звуження ареалів наявне лише в межах територій, на яких організми певної таксономічної категорії не забезпечені життєво необхідними ресурсами. Пульсація ареалу пов'язана як зі змінами кліматичних та інших умов абіотичного середовища, так і з видами – конкурентами.

Контури ареалів різних видів мають різну форму. Чинники, що визначають форму і величину ареалу, здебільшого збігаються. Це зонально-азональні чинники, які формують екосистеми різного рангу від елементарної до зональної. Тому в більшості випадків ареали

втягнуті довготно і звужені широтно. Зокрема, ареал серни (рис. 8.8) збігається з високогір'ям, ареал лапландського подорожника (*Calcarius lapponicus*) збігається з тундровою зоною, мохноногого сича (*Nyctala tengmalmi*) – із зоною тайги, а рід сось (Myoxidae) – з широколистими лісами. Якщо вид і розселяється поза межами ландшафтної зони чи підзони, то він поселяється в інтразональних біотопах, тобто нетипових для суміжної зони.

Стрічкові ареали приурочені зазвичай до річкових долин та річищ. *Спряжені* ареали визначаються ареалом виду, який зв'язаний з іншим видом трофічними та іншими зв'язками. Такими є відношення паразита і його господаря, хижака та його жертви, фітофагами та рослин, яких вони поїдають. Тигр зв'язаний з кабаном, куниця – з білкою, соболь – з бурундуком, африканський пальмовий орлан – з оливковою пальмою тощо. На морських побережжях можуть накладатися ареали багатьох видів, де обривається їхнє поширення. Такі ареали називають *синергічними*.

Отже, ареали можуть бути простими і складними, суцільними й розірваними, різної величини та форми. Вони є важливою характеристикою виду, роду та вищих таксономічних категорій організмів і їхніх угруповань – біоценозів.

8.2. Закономірності розселення організмів

На розширення ареалу певного виду, роду й іншої таксономічної категорії організмів найбільше впливають два види чинників, які умовно можна поділити на внутрішні й зовнішні.

Внутрішні, або фізіологічні, – це такі чинники, що властиві окремим особинам виду, котрі виокремлюють їх з-поміж інших особин популяції та дають переваги щодо адаптації у змінених природних



Рис. 8.8. Гірський розрив ареалу серни (І. Лопатін)

умовах (освітленість, родючість ґрунту, гідрологічний режим тощо). За допомогою ширшої екологічної валентності такі особини розселяються в ліпше (гірше) зволжених чи освітлених місцях і таким чином розширюють ареал певного виду.

Зовнішні чинники розселення організмів поділяються на *біотичні* й *абіотичні*. Біотичними чинниками є види-конкуренти, які гальмують розширення ареалу, або види симбіотичного плану, які сприяють розширенню ареалу. Абіотичні чинники – це ті чинники абіотичного середовища, які також можуть сприяти або ж гальмувати розселення організмів, або види симбіотичного плану, які сприяють розселенню організмів (світло, тепло, тиск, вітер, вода та ін.)

Види, у розселенні яких суттєву роль відіграє певний чинник або компонент отримали відповідну назву. Види, для яких пріоритетним чинником розселення є вітер, називають *анемохорні* (грец. *άνεμος* – вітер, *χώρα* – простір), відповідно, якщо вода – *гідрохорні*, тварини – *зоохорні*, людина – *антропохорні*. Таким чином, поєднання внутрішніх і зовнішніх чинників сприяло формуванню всієї гамми ареалів, про які зазначалося вище.

Види, роди, родини і таксономічні категорії вищих порядків рослин і тварин, що розселилися на трьох і більше континентах, називають *космополітами* (грец. *κοσμοπολίτης* – громадянин світу). Організми-космополіти займають великий ареал насамперед завдяки широкому діапазону екологічної толерантності, що дає їм змогу адаптуватися до різних умов природного довкілля.

До космополітів належать передусім рослини водного середовища і перезволжених ландшафтів (очерет, рогоза, рдесники, ситники та ін). Космополітом є папороть орляк (*Pteridium aquilinum*), яка поширена майже скрізь у помірній зоні Західної Європи від крайньої півночі до Середземномор'я, в Північній Америці – від Північного Льодовитого океану до берегів Мексиканської затоки. Орляк поширений і в південних материках – від Нової Зеландії до тропічних широт. Таке широке поширення орляка можна пояснити легкістю його спор, які вітер розносить на далекі відстані. Потрапивши у сприятливі умови, вони освоюють нові місцезоположення. Рослин-космополітів, ареал яких поширювався б на всі континенти, крім Антарктиди, очевидно немає. З огляду на це деякі вчені вважають, що космополітами

можуть бути роди і родини рослин, поширені не вужче як на половині Суходолу або Світового океану. До космополітів належать бур'яни і смітникові (рудеральні) рослини: кульбаба (*Taraxacum*), грицики (*Capsella*), лобода (*Chenopodium*), подорожник (*Plantago*) та ін. Космополітами є тварини, які супроводжують помешкання людей, зокрема, миша домашня (*Mus musculus*), щур (*Ratus ratus*), муха кімнатна (*Musca domestica*), тарган рудий, або прусак (*Blattella germanica*) та ін. Ареал сучасної людини (*Homo sapiens*), очевидно, найбільшою мірою відповідає поняттю космополіта.

8.3. Ендеміки і релікти

На противагу космополітам *ендеміки*, або *ендеми*, мають обмежений ареал, тобто не виходять за межі природної області або провінції, котрі мають виразні фізико-географічні особливості. Деякі вчені вважають, що поняття “ендемік” вживають до тих видів і родів організмів, які поширені в межах одного материка або лише в його частині. Ендемізм особливо характерний для ізольованих територій. Прикладами таких територій є віддалені від материків острови або, навпаки, озера, віддалені від морів.

Для регіонів, ізольованих від решти материка горами, пустинями чи водними об'єктами, також характерний видовий ендемізм. Зокрема, унікальну ендемічну флору має Капський півострів на півдні Африки. Там із майже семи тисяч видів рослин близько 90% – ендеміки. В Україні високим ендемізмом характеризуються Кримські гори. Там проростає понад 240 видів ендемічних рослин. Наприклад, сосна Станкевича (*Pinus stankevichii*) і сосна Палласова (*P. pallasiana*), ареали яких обмежуються відповідно Південним берегом Криму і Кримськими горами.

Яскраво вираженим ендемізмом характеризується озеро Байкал, де з 600 видів рослин і удвічі більше тварин 3/4 становлять ендеміки. Видовий ендемізм характерний також для гірських вершин, приклади яких наводили вище. Залежно від віку вирізняють *палеоендеміків* і *неоендеміків*. Палеоендеміками є австралійська фауна, гінкго дволопатева (*Ginkgo biloba*), риба латимерія (*Latimeria chalumnae*) – представник давно вимерлої родини кистеперих риб.

Неоендеміками вважають, зокрема з рослин, багато видів полину (*Artemisia*) і астрагалу (*Astragalus*), які, виникнувши в Середній Азії, поступово розширюють свій ареал. Серед неоендемів Британських островів називають білку (*Sciurus vulgaris leucourus*), яка вирізняється від континентальної світлішим забарвленням шерсті. Палеоендемізм – це ознака звуження ареалу виду, що згасає, а неоендемізм – ознака, яка характеризує розширення ареалу молодого виду, який прогресує в сучасних умовах.

Палеоендеміки зазвичай є “чужими” видами для сучасних природних умов. У минулі геологічні епохи вони були широкопоширеними. Такі види одержали назву *реліктових* або *реліктів*. Якщо вид відділений від головного ареалу й утворює своєрідний острів, то в такому випадку йдеться про *ексклав*. Такі острови формуються внаслідок зменшення площі ареалу, зумовленого кліматичними чи антропоічними чинниками. Релікти поділяють на *кліматичні* (пов’язують із материковими зледеніннями), *едафічні*, або *геоморфологічні*, пов’язані зі зміною едафічних чинників, і *формаційні*, тобто такі, які належать до живих рослинних формацій.

Кліматичні релікти, зокрема в помірних широтах північної півкулі, – це насамперед ті види (роди), які збереглися з попередніх періодів (палеогену й неогену) в сховищах (рефугіумах) долини Дністра, Південного Поділля, південних відрогів Уралу, півдня Далекого Сходу, Західного Закавказзя. На Поліссі, в долині Дніпра, Дністра, Дону кліматичним реліктом є, зокрема, водна папороть – сальвінія плаваюча (*Salvinia natans*), яка збереглася з теплішого періоду. Реліктова флора й фауна здебільшого збереглася на окремих ділянках (тепліших чи холодніших) гірських систем, які сприяли їхньому збереженню.

Зміна льодовикових періодів і міжльодовикові потепління спричинили міграцію флори і фауни відповідно на південь і в зворотному напрямку. Водночас частина видів, коли відступав льодовик залишалася на теренах, заселених в час покривних зледенінь, і тепер вони наявні значно південніше їхнього головного ареалу. Такі анклавні називають *льодовиковими* реліктами. Для Полісся такими реліктами є багно (*Ledum palustris*), лохини (*Vaccinium uliginosum*) та інші болотні види. Представники післяльодовикового пустинно-степового посушливого періоду трапляються північніше від їхнього головного

ареалу. Такими є, зокрема, анклавви вишні степової (*Cerasus fruticosa*), мигдалю степового (*Amygdalis pana*), деяких видів ковили (*Stipa*). Всі ці види (роди) приурочені до сухих тепліших схилів з легкими ґрунтами.

Едафічні релікти є свідками змін, наприклад, піщаних ґрунтів (суглинковими і глинистими) внаслідок ерозійних чи дефляційних процесів, або навпаки. Зміна берегової лінії озер, що висихають, чи морів що відступають також спричиняє зміни ґрунтового покриву, і відповідний флористичний і фауністичний склад біоти.

Формаційні релікти є наслідком зміни однієї рослинної формації іншою, коли окремі види продовжують розвиватися в складі обох формацій. Зокрема, місцезростання анемони дібрової в складі хвойних лісів свідчить про те, що в попередні періоди тут були поширені широколистяні ліси. А наявність окремих особин ялини в дібровах навпаки свідчить про те, що широколистяні ліси тут витіснили попередню формацію темнохвойних лісостанів. Вік формаційних реліктів вимірюється сотнями років, тоді як кліматичних – тисячоліттями. Виділення кліматичних, едафічних і формаційних реліктів є достатньо умовним, оскільки всі вони взаємозалежні. Адже зміна клімату обов'язково відображається на трансформації ґрунтового-рослинного покриву і тваринного населення.

Реліктами серед тваринного населення вважають ті види й роди, ареал яких зменшується, оскільки сучасні умови є не цілком сприятливими для їхнього розвитку, тобто не відповідають їхнім екологічним потребам. Зменшується й кількість популяцій таких видів. Вони можуть бути давні за віком (гатерія) і порівняно молодими (біла куріпка в Альпах). Поняття “релікт” і “палеоендемік” мають спільні ознаки. Відмінність у тому, що релікт не завжди має обмежений ареал, а може займати значну територію. Ареал палеоендеміка завжди є обмеженим.

8.4. Типові біоми суходолу, їхні ареали та характерні види

Суходіл за поширенням живих організмів поділяють за двома принциповими підходами: генетично-регіональним і еколого-

морфологічним. Генетично-регіональний ґрунтується на поширенні систематичних категорій організмів (видів, родів, родин та вищих таксонів) у межах фізико-географічних чи політико-адміністративних регіонів і лежить в основі флористичної, фауністичної та біотичної регіоналістики. Сутність еколого-морфологічного підходу полягає в розмежуванні території за подібністю едафічно-кліматичних ознак природного довкілля, які спричинили розвиток фізіономічно близьких рослинних угруповань (болотних, лісових, степових, пустинних та інших) з різноманітним флористико-фауністичним складом.

Оскільки рослинність є первинною у формуванні біоценозів, то для класифікації біоценозів використовують фітоценотичну таксономію: асоціація–група асоціацій–формація–група формацій–клас формацій–тип формацій або тип рослинності з долученням терміна “біоценозів”, тобто “асоціація біоценозів”, “формація біоценозів” і т.д. Академік В. Сочава запропонував таксономічну категорію “*фратрія*” – сукупність класів формацій, але вона не набула загального визнання.

Біоценоз найвищого рангу – “тип формацій біоценозів”, або “тип рослинності”, називають “*біомом*”, розуміючи під ним *біотичне угруповання, що склалося історично в межах великої природно-кліматичної системи*. Прикладами біомів можуть бути “біом тундри”, “біом степу”, “біом вологих тропічних лісів”.

На поширення біоценозів впливає багато екологічних чинників, пріоритетними з яких є поєднання температурного й гідрологічного режимів. Оскільки кількість тепла зменшується від екватора до полюсів, то в такому ж напрямку змінюються біоценози. Стосовно опадів, то їхня кількість зменшується від периферії до центру материків, що зумовлює відповідну зміну біоценозів – від гумідних до аридних. Окрім цих визначальних чинників, значний вплив на формування біоценозів мають гірські породи, рельєф та ґрунти кожної конкретної ландшафтної системи.

Зміну біогеоценозів від екватора до полюсів на рівнинах називають *широтною зональністю*, від підніжжя до гірських вершин – *висотною поясністю*. Вирізняють зональну й азональну рослинність. *Зональна* рослинність формується на вододільних, здебільшого плакорних ділянках, а *азональна* – на схилах, у річкових та ярково-балкових долинах (на відмінних від плакорних ґрунтах). Для

кожного біому властива тільки йому зональна рослинність, за якою його називають.

Азональну рослинність поділяють на інтразональну (лат. *intra* – поміж, всередині) й екстразональну (лат. *ekstra* – поза, зовні). Під *інтразональними* розуміють біоценози, поширені в одній або кількох зонах на окремих ділянках, що мають відмінні від плакорних рельєфно-грунтові умови (верхові болота і борові ліси на піщаних ґрунтах у степовій зоні, трав'янисті (лучні) угруповання заплав).

Екстразональними називають угруповання певної зони, які трапляються за її межами, де вони займають нетипові для сусідньої зони місцеположення (байрачні ліси в степовій зоні України, полинові формації на карбонатно-кальцієвих солончаках Полісся, Канський лісостеп з типовими чорноземами в Присяянській тайзі). Проте, як зазначав відомий ландшафтознавець М. Солнцев (1968), *“як зональні, так і азональні угруповання формуються внаслідок провідних зональних географічних умов”*.

Відомий геоботанік В. Альохін (1944, с. 120) сформулював так зване *“правило предварения”*, згідно з яким *“рослинність південних схилів несе елементи південніших плакорних просторів, а північних схилів – елементи північніших плакорних місць, то очевидно, що вивчаючи рослинність цих частин рельєфу, ми можемо уявити собі і рослинність південніших і північніших територій”*. Це пояснюється тим, що схили південної та південно-західної експозиції у північній півкулі отримують більше тепла, ніж схили північної й північно-східної експозиції.

Отже, будь-який рівнинний регіон складається з поєднання зональних і азональних фітоценозів, з якими тісно пов'язане і тваринне населення. Тому можна твердити про зональні й азональні біоценози загалом.

Академік В. Комаров (1921) висловив думку про так звану *“меридіональну зональність”* поширення живих організмів, яка наявна поряд із широтною. Під цим поняттям він розумів *“закономірний розподіл океанічних і континентальних флор, які на материку Євразії розташовані меридіонально відмежованими секторами”* і запропонував схрестити “гумбольтівські” широтні зони із зонами “меридіональними”. Внаслідок такого поєднання зональних і азональних чинників сформувалися провінційні або секторальні біоми, властиві

як природним зонам, так і кліматичним поясам. Зокрема, кожний довготний відрізок утворює своєрідний сектор – західно-приокеанський (атлантичний), центрально-континентальний, східно-приокеанський (тихоокеанський) та проміжні між ними. Всім секторам притаманні індивідуальні риси біоти.

Щоб ліпше зрозуміти залежність рослинного покриву від особливостей клімату, вчені запропонували поняття “ідеального континенту” (В. Кеппен, 1900). Під цим поняттям розуміють віртуальну схему, яка відображає зв’язок рослинного покриву з кліматичними особливостями суходолу незалежно від контурів материків та гірських систем, які є на них. Рельєф на таких схемах вважають рівнинно-височинним. На підставі суми температур Кеппен виділяє п’ять теплових поясів з відповідними біотичними угрупованнями: А – мегатерми; В – ксерофіли; С – мезотерми; D – мікротерми; Е – гепістотерми (приполярні регіони з найнижчими температурами). Теплові пояси він поділив на 24 підпояси за панівною рослинністю і потребами в теплі (довго-, середньо-, короткотривала). Назви підпоясів кліматів подані за характерними рослинами або за тваринами: клімат ліан, клімат баобаба, клімат дуба, клімат полярної лисиці, клімат пінгвіна тощо.

Схему ідеального континенту неодноразово доопрацьовували і видозмінювали М. Брокман-Єрош і Е. Рюбель, Г. Вальтер та ін. Найбільш вдалу і детальну схему ідеального континенту виконав К. Троль (1947, рис. 8.9). Розміри континенту в його схемі відповідають половині площі суходолу Землі, а конфігурація континенту відповідає її розміщенню за широтами. Своєрідність реальної біоти визначається всіма формами рельєфу континентів: макро-, мезо-, мікро- й наноформами в поєднанні з літологією гірських порід, ґрунтами, переносом атмосферних мас та іншими чинниками. Взаємодіючи між собою, абіотичні й біотичні чинники спричинили своєрідність біоти від найменшої морфологічної одиниці ландшафту (фації) до ландшафтної сфери планети Земля.

Склад біомів формують, з одного боку, представники зональної й азональної біоти, а з іншого – реліктові міграційні та неоендемічні види. Якщо реліктові види біоти позначити символом b_1 , міграційні – b_2 , а неоендемічні – b_3 , на зразок, як свого часу зробив відомий гео-

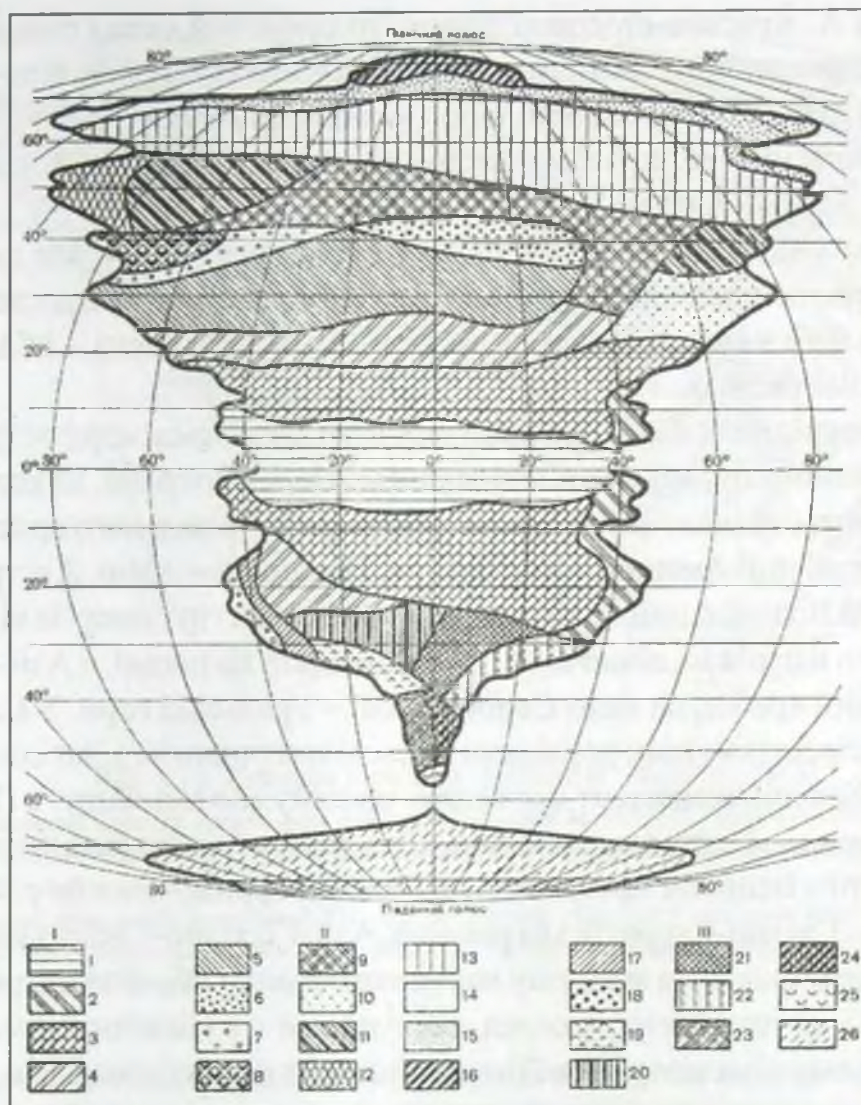


Рис. 8.9. Розподіл рослинності на ідеальному континенті
(за К. Тролем і Г. Вальтером):

I – екваторіально-тропічні зони: 1 – екваторіальний дощовий ліс; 2 – пасатні тропічні дощові ліси; 3 – тропічні листопадні ліси і вологі савани; 4 – тропічні зарості ксерофільних дерев і чагарників та сухі савани; II – позатропічні зони північної півкулі: 5 – жаркі пустелі; 6 – холодні внутрішньоматерикові пустелі; 7 – субтропічні напівпустелі і степи; 8 – жорстколисті вічнозелені ліси і чагарникові зарості районів з зимовими дощами; 9 – степи з холодною зимою; 10 – вічнозелені листяні ліси помірно теплих областей; 11 – літньозелені ліси; 12 – океанічні літньозелені листопадні і лаврові ліси; 13 – борсальні хвойні ліси; 14 – субарктичні березові ліси; 15 – тундри; 16 – арктичні пустелі; III – позатропічні зони південної півкулі: 17 – прибережні пустелі; 18 – пустелі смуги туманів; 19 – жорстколисті вічнозелені ліси і чагарникові зарості; 20 – напівпустелі; 21 – субтропічні злакові фітоценози; 22 – субтропічні дощові ліси; 23 – дощові ліси помірно холодних областей; 24 – напівпустелі з подушкоподібними рослинами або степи; 25 – субантарктичні злакові фітоценози на зразок “тусок”; 26 – антарктична область материкового льоду

ботанік А. Краснов стосовно флори, то сукупний склад біоти будь-якого біома чи його частини можна позначити $V = b_1 + b_2 + b_3$. Біоту, в якій переважають реліктові види, називають *реліктовою*, ту, в якій домінують міграційні види, – *міграційною*, а ту, в якій неоендемічні види, – *неоендемічною*.

Зрозуміло, що таких біот в “чистому вигляді” немає, але домінування тих чи інших представників означених біот можна простежувати не тільки в складі біомів, але й серед їхніх складових – областей, провінцій, округів.

Своєрідність біоти значною мірою визначається морфоструктурою континентів, яка має певні закономірності. Зокрема, на кожному континенті є велика гірська країна суб- або меридіонального простягання. У Північній Америці – Кордільєри, Південній – Анди, Австралії – Великий Вододільний хребет, Африці – система гір і нагір'їв від Ефіопського нагір'я на півночі до Драконових гір на півдні, в Азії – Верхоянський хребет, на межі Європи і Азії – Уральські гори. У Східній півкулі гірські системи розміщені на сході континентів, у Західній – на заході. Кожний континент має велику рівнину або низовину: в Північній Америці – Центральні рівнини, Південній – Амазонська низовина, Австралії – Великий Артезіанський басейн, Африці – басейн р. Конго, Європі – Східно-Європейська рівнина, Азії – Західно-Сибірська низовина. Крім цього, на кожному континенті є одно або декілька середньогір'їв чи плоскогір'їв, серед них Апалачі – в Північній Америці; Бразильське плоскогір'я – в Південній Америці; Макдонел, Масгрейв та інші – в Австралії; Тібесті, Ахагар, Дарфур в Африці; Скандинавські гори – в Європі, Східно-Сибірське плоскогір'я – в Азії тощо.

Отже, морфоструктура континентів впливає на склад біоти не тільки гірських систем, а й біомів загалом. Вона вносить зміни в режим екологічних чинників, насамперед, кліматичних і гідрологічних, що зумовлює своєрідну спеціалізацію біоти в окраїнних частинах біомів. Наслідком таких загальних закономірностей є оригінальність біот усіх типів біомів суходолу.

Біоми вологих екваторіальних і тропічних лісів

Арсал вологих екваторіальних і тропічних лісів (рис. 8.10) займає басейн Амазонки до східних схилів Анд в Південній Америці,



Рис. 8.10. Розподіл біомів на суходолі (Г. Вальтер, 1985)

I – Вічнозелені тропічні дощові ліси, майже без сезонних аспектів; II – тропічні листопадні ліси і савани; III – субтропічна пустинна рослинність; IV – субтропічні ксерофільні ліси і чагарники, чутливі до морозів; V – помірні вічнозелені ліси, чутливі до морозів; VI – широколистяні листопадні ліси, стійкі до морозів; VII – степи і пустинні області з холодною зимою, стійкі до морозів; VIII – бореальні хвойні ліси (тайга); IX – тундри переважно на багатолітньо мерзлих ґрунтах; заліті контури – високогірна рослинність

побережжя та острови Гвінейської затоки і басейн р. Конго (в Африці), Південно-східну Азію з Малакським півостровом та зону Уолеса, яка розмежовує Азію з Австралією, східне побережжя Австралії. Крім цих найбільших масивів, вологі тропічні ліси поширені на схилах Анд, в Центральній Америці та на островах Карибського моря, на схилах високих вулканів Східної Африки, зокрема Кіліманджаро, на острові Шрі-Ланка і північно-східній частині півострова Індостан, а також на багатьох тихоокеанських островах.

Клімат вологих екваторіальних і тропічних лісів характеризується рівним річним ходом температур із середньомісячними коливаннями протягом року в межах 1–2°C, рідко більше. Добова амплітуда має більші коливання – 9–10°C, а середньомісячна 7–12°C. Абсолютні значення температурного максимуму в лісах басейну Конго сягають

36, мінімуму – 18°C. Під покривом лісу, зокрема на поверхні ґрунту, добові амплітуди суттєво зменшуються.

У вологих екваторіальних і тропічних лісах протягом року випадає велика кількість опадів, яку іноді вимірюють не в міліметрах, а в метрах (до 12,5 м – місцевість Черапунджа на схилах Гімалаїв). Однак бувають роки, коли в певні сезони опадів випадає значно менше. Відносна вологість повітря коливається в межах від 100 до 40%, але найчастіше цей показник становить 90–80%.

У першій половині дня небо в тропіках зазвичай ясне. Посилене випаровування й транспірація вологи рослинами зумовлює нагромадження пари в повітрі, тож у другій половині дня здебільшого випадають дощі. Тут часто бувають урагани, іноді дуже значної сили, які завдають великої шкоди природі й людям. Сонячні промені на поверхню ґрунту чи рослинності потрапляють під прямим кутом, але сумарна радіація є меншою, ніж в помірній кліматичній зоні, оскільки її знижує підвищена вологість повітря. З висотою лісу вологість знижується, а верхні гілки дерев, на котрі падає сонячне проміння, нерідко ксероморфні.

Вологий екваторіальний і тропічний ліс, як ніякий інший фітоценоз, створює власний мікро- і мезоклімат, який суттєво відрізняється від тих показників, які фіксують метеостанції. Адже для функціонування метеостанції потрібні відкриті ділянки, які фіксують метеопараметри, цілком відмінні від заліснених. У затінених лісом ділянках на поверхню ґрунту потрапляють лише сонячні “зайчики” (бліки), якими в середньому покривається менше одного відсотка поверхні.

Ґрунти під вологими екваторіальними і тропічними лісами є червоні, червоно-жовті й жовті фералітні з тривалим періодом формування, високим ступенем звітрювання материнських порід. Лісова підстилка малопотужна (всього 1–2 см), а на більшості поверхні її немає. Надмірні опади сприяють вимиванню основ і кремнекислоти, внаслідок чого відбувається відносно збагачення ґрунту оксидами заліза й алюмінію. Цей процес має назву *фералізації* й охоплює більшість ґрунтів територій біому. Завдяки інтенсивному промивному режимові поживні речовини або вимиваються в глибину ґрунтового профілю, або їх відразу засвоює коренева система рослин. Культурна рослинність плантацій вичерпує запаси поживних речовин

протягом одного-двох років. Надалі потрібно або вносити добрива, або готувати під посіви нові ділянки. Гострий дефіцит азоту, калію і особливо фосфору та багатьох мікроелементів є суттєвим бар'єром в отриманні високого врожаю культурних рослин за умови, коли ділянка експлуатується тривалий період.

Рослинність. Вологі екваторіальні й тропічні ліси характеризуються видовим багатством дерев. На ділянці 50×50 м (0,25 га) кількість видів дерев коливається від 40 (на островах) до 170 (на материку). Натомість кількість видів трав значно менша – від 20 (на материку), до 1–3 (на островах). Таке співвідношення між деревами і трав'янистими видами є зворотним, якщо порівнювати вологі екваторіальні ліси з лісами помірною поясу. Деревина ростуть дуже густо. У Бразильській гілеї на одному гектарі проростає близько тисячі стовбурів великих, 80–87 тис. дрібних дерев і понад 3 тис. особин ліан. На одному дереві можна налічити від 15–45 видів епіфітів, серед яких найбільше орхідей і папоротеподібних. Крім того, серед деревної рослинності трапляються дерева-душители, які належать здебільшого до роду фікусів (*Ficus*) – в Азії та роду клусія (*Clusia*) – в Америці. Таке дерево може займати площу 0,5 га і більше завдяки корням-підпоркам (див. рис. 7.10).

Ліани утворюють окрему життєву форму, яка виробилася в умовах недостатнього освітлення. Для більшості ліан характерне незначне потовщення стебла і велика його довжина. Окремі стебла ліан можуть сягати до 20 см товщини, а найдовша ліана пальми-ротанги має довжину понад 300 м. Деякі ліани прикріплюються до дерев-опор спеціальними гачками, колючками, шипами, вусиками, присосками, досягаючи 40–60-метрової висоти.

Різноманітним у вологих екваторіальних і тропічних лісах є світ рослин-епіфітів, які як субстрат для поселення використовують стовли, гілки та листя дерев. Вони не поглинають воду й елементи мінерального живлення з рослин-господарів, а, як сапрофіти, отримують елементи живлення з мертвого органічного матеріалу (листя, кори, гілок). За формами росту вирізняють епіфіти з *цистернами*, *гніздові* та *епіфіти-бра*. Епіфіти з цистернами нагромаджують воду в розетках листків і використовують її з допомогою додаткових коренів, що проросли в такі розетки. У розетках формуються своєрідні мікроценози

другого порядку (з водоростями і різними водними безхребетними тваринами). Цю групу епіфітів формують родина бромелієвих, які поширені в лісах Центральної та Південної Америки. Для гніздових епіфітів і епіфітів-бра властива здатність нагромаджувати ґрунт між корінням, утворюючи “гніздо”. Таке “пташине гніздо” формує папороть, яку зважаючи на це, так називають. Епіфіти відіграють важливу роль у житті вологого екваторіального лісу, нагромаджуючи багато гумусу (до 130 кг/га) і перехоплюючи до 6 т/га дощової води, більше, ніж абсорбують листя дерев.

Тропічні дерева цвітуть і плодоносять безперервно протягом року (років), або періодично, кілька разів на рік. Для багатьох видів рослин (400) характерне явище *кауліфлорії* (грец. *καύλος* – стебло і лат. *floreo* – цвіту) – розвитку квіток або суцвіть безпосередньо на стовбурах або старих гілках дерев (дерево какао – *Theobroma cacao*, хлібне дерево – *Artocarpus*). У помірній зоні явище кауліфлорії простежується у вовчих ягід (*Daphn*) та обліпихи (*Hippophaë*).

Світ лишайників, мохів, водоростей і грибів вологого тропічного лісу вивчений фрагментарно, тобто на окремих ділянках, тому цілісного бачення про їхнє поширення та структуру немає.

Велика різноманітність дерев, епіфітів та інших життєвих форм рослин визначили складну вертикальну структуру вологих екваторіальних і тропічних лісів, в яких виділяють від 5 до 12 ярусів. Проте вираженість ярусів не така яскрава, як в лісах помірного поясу. Це пояснюють, по-перше, давністю угруповань і максимальною “прилаштованістю” одних видів до інших, а по-друге, оптимальністю умов існування дерев, що дало змогу великій кількості видів ефективно використовувати весь лісовий простір – від поверхні ґрунту до верхніх гілок дерев. Очевидно, що диференціація деревостану на яруси – явище вторинне, яке виникло внаслідок аридизації клімату.

У вертикальній структурі вологих тропічних лісів виділяють верхній деревний ярус, утворений найвищими деревами, ізольованими або згрупованими, так званими *емерджентами*, які піднімаються над суцільним лісовим масивом (рис. 8.11). Нижчий ярус часто проникає в крони цього головного масиву, так само як представники чагарникового ярусу проникають в нижній деревний ярус. Трави і сіянці дерев утворюють найнижчий наземний ярус. Між ярусами

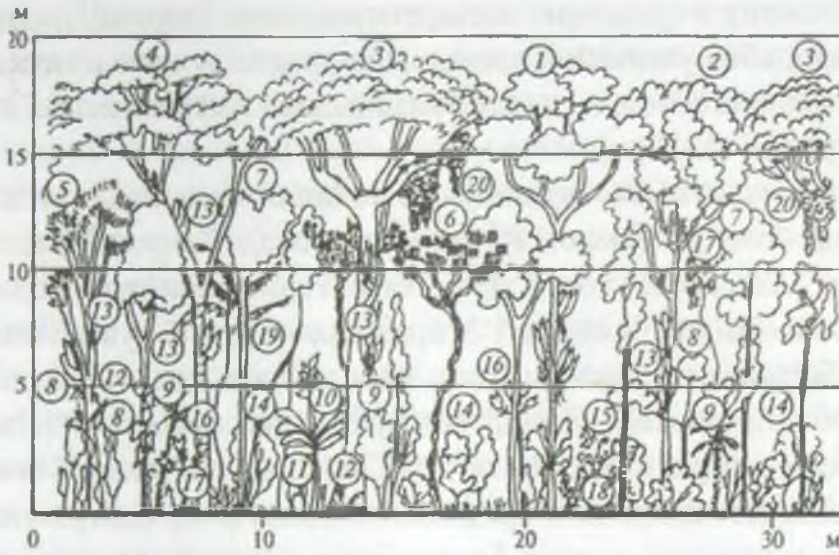


Рис. 8.11. Профільна діаграма тропічного сезонно-вологого лісу (Г. Вальтер, С.-В. Бреклі)

1–10, 12, 13, 15 – дерева; 11 – підріст, 14 – чагарники; 16, 19 – пальми; 17 – мохи та інші епіфіти; 18 – трави; 20 – кронові епіфіти

наявні численні перехідні форми, які пристосувалися до умов середовища. Висота суцільного деревного ярусу сягає від 30 до 45 м, а емерджентних видів, зокрема *Coombassia excelsa*, – до 60–80 м. Більша частина емерджентних видів, зокрема в Малайзії, представлена диптерокарповими і кількома видами бобових. До ярусу, складеного з представників бананових (*Musaceae*), марантових (*Maranthaceae*), імбирних (*Zingiberaceae*) і ароїдних (*Agaceae*), належать також чагарники та молодий підріст дерев.

Щодо існування чагарникового ярусу у вологих екваторіальних лісах ведуться дискусії. Адже відповідний за висотою ярус складений не тільки дерев'янистими, а й трав'янистими рослинами з високими багаторічними стеблами, яких зачисляють до фанерофітів. Деякі види з родини марантових, сцитамінових та інших мають висоту до 5–6 м. Трав'яний покрив складається з двох груп трав: тінелюбів і тіневитривалих, які розселилися на відповідних біотопах.

Виділити *мікроценози*, під якими розуміють однорідну сукупність рослин в межах фітоценозів, що охоплює всі яруси з міжярусними групами рослин знизу доверху, практично неможливо, зважаючи на велику кількість життєвих форм. У розвитку біомів вологих

екваторіальних і тропічних лісів, вирізняють сезонні, циклічні та послідовні, або сукцесійні, явища. Для прикладу наведемо характеристику флористичного складу бразильської і африканської гілей за Ф. Фукареском (1982).

Бразильські гілеї. Тут панують рослини з родин Миртові (Myrtaceae), Бобові (Fabaceae), Рутові (Rutaceae), Лаврові (Lauraceae), Пальмові (Arecaceae) тощо. Дуже характерна паразитна родина Баланофорові (Balanophoraceae). У бразильській гілеї дуже багато ліан з родин Бігнієві (Bignoniaceae), Бобові (Fabaceae), Сапіндові, Діоскорейні і Кірказонові (Sapindaceae, Dioscoreaceae, Aristolochiaceae). Надзвичайно характерна також для Південно-американських гілей велика кількість епіфітів. Серед них особливу роль відіграють представники ендемічної родини Бромелієвих. Озерця, утворені листовими розетками рослин цієї родини, заповнені водою, в них селяться не тільки водорості, а й личинки комарів, а також комахоїдна, великоквіткова утрикулярія (*Utricularia*). Частина бразильської гілеї щорічно затоплюється. В тихих заводях зростає вікторія амазонська (*Victoria amazonica*) з листками, що досягають 1,5 м у діаметрі. Вона належить до ендемічного для Південної Америки роду, три інших види якого трапляються в північній частині басейну Парани.

У гілеї, яка щорічно затоплюється, найбільш пишною є формація яварі. Дерева тут досягають 30–45 м заввишки. Найтиповішими деревами, які належать до видового складу лісу, є бомбакс (*Bombax*), фікуси (*Ficus*), гевея (*Hevea*), пальми, бактрис (*Bactris*) та інші види. Більшість дерев цієї формації є листопадними. Вони зростають на значній відстані одне від одного і не утворюють зімкнутого ярусу. Під ними розвивається здебільшого три зімкнених деревних яруси. Особливо багатий за систематичним складом нижній ярус, до якого належать дерева 5–10 м заввишки з родин Пасльонові (*Solanaceae*), Миртові (Myrtaceae), Стеркулієві (*Sterculiaceae*), Анонові (*Annonaceae*), Пальмові (*Arecaceae*). Значну роль тут відіграють повзучі рослини. На узліссі буйно розвивається іпомея (*Ipomoea*), різні види гарбузових (*Cucurbitaceae*). У наземному покриві багато папоротей, ароїдних, імбирних, орхідних, бромелієвих.

Серед різних типів вологого тропічного лісу найбільші площі займає вологий ліс Амазонської низовини, який росте на незатоплених

територіях. Видовий склад його деревного ярусу дуже різноманітний, але головне місце в ньому посідають представники центрів різноманітності родини Цезальпінієвих (Caesalpinaceae). Вона представлена цілою низкою яскраво квітучих дерев з таких родів, як *Dimorphandra*, *Elisabethon*, *Eperua*, *Heterostemon*, *Peltogyne* і *Swartzia*. До родини Мімозові (Mimosaceae) належить *Dinizia excelsa* – найвище дерево басейну Амазонки.

Гілеї, що не затоплюються, відрізняються ще більшою різноманітністю і багатством. Тут трапляються молочні дерева, молочний сік яких споживають, бразильський горіх (*Bertholletia*), пальма Максиміліана (*Maximilliana regia*) з листками 9–12 м завдовжки. Крім каучуку і какао, бразильські гілеї дають копайський бальзам, індиго, прянощі і цінну деревину.

Африканські гілеї простягаються від берегів Гвінейської затоки до гір Камеруну. Переважають тут бобові (Fabaceae), стеркулієві (Sterculiaceae), тутові (Moraceae), молочайні (Euphorbiaceae), анонові (Annonaceae). Африканські гілеї багаті ліанами й епіфітами. З ліан найпоширенішими є строфант (*Strophantus*), фізостигма (*Physostigma*), каучуконоси тощо. З рослин, що зростають в африканських гілеях, найбільше економічне значення мають пальма (*Caryota*), яку використовують для приготування вина і напою, еритрофлос (*Erythroflos*) з родини бобових, в корі якої містяться глікозиди серцевої дії, кока (*Coca*) з родини Стеркулієві, листки якої використовують як збуджувальний засіб. У західних гілеях Африки росте олійна пальма (*Elaeis guineensis*). Це світлолюбне дерево, що зазвичай належить до складу вторинних фітоценозів, які розвиваються на місці випаленої гілеї. Економічне значення її надзвичайно важливе.

Різноманітний і багатий рослинний покрив вологих екваторіальних і тропічних лісів створює численні екологічні ніші та сховища для **тваринного населення**. Воно надзвичайно різноманітне і розташоване у всіх ярусах, зокрема у верхніх. Оптимальні температурні умови та висока зволоженість повітря і ґрунтів, наявність великої кількості зелених кормів зумовили те, що гілеї не мають собі рівних за фауністичним багатством і життєвими формами. Тут формуються складні як за просторовою структурою, так і за трофічними зв'язками насичені полідомінантні угруповання тварин. У всі сезони року умови

середовища дають змогу тваринам розмножуватися, тому динаміка їхньої кількості не має різких піків та спадів.

У структурі зооценозів виділяють ґрунтовий, підстилковий і наземний яруси. До кожного деревного ярусу приурочені тваринні угруповання. Зокрема, в ґрунтово-підстилковому ярусі здебільшого живуть *сапрофаги* – споживачі відмерлої рослинної маси, у середньому і верхніх ярусах переважають *фітофаги* – споживачі живої рослинної маси (листя, кори, квітів, плодів). *Зоофаги*, тобто різноманітні хижаки, приурочені рівномірно до всіх висотних і глибинних ярусів.

Провідною групою сапрофагів є *терміти*, які будують гнізда як на ґрунті, так і на деревах. Проте (незалежно від розташування гнізд) кормом для них є ґрунт і підстилка, перетравлювати який їм допомагають одноклітинні джгутикові, розкладаючи їх на простіші вуглеводи – цукри. Без допомоги цих мікроорганізмів перетравити такий грубий корм терміти не можуть і гинуть. Це свідчить про те, що між термітами і джгутиковими наявні мутуалістичні зв'язки.

У тропічних лісах Південної Африки і в Австралії водяться гігантські ґрунтові дощові черви, які мають кількадеметрову довжину. Це рідкісні тварини, які занесені до Міжнародної Червоної книги. В наземному ярусі чимало різних гадюк, які полюють на гризунів, земноводних і плазунів, а також дрібних копитних. Найбільша з них амазонська анаконда, яка може сягати 11-метрової довжини. Чимало є й деревних змій, а також хамелеонів, геконів, жаб та ігуан.

У наземному ярусі африканського дощового лісу водиться людиноподібна мавпа горила, яка харчується переважно бамбуковими пагонами, травами і плодами дерев. На деревах селяться і харчуються деревні мавпи – колобуси або гверечи, мартишки (Африка), великі мавпи-ревуни (Південна Америка), гібони та орангутанги (Південна Азія). На Мадагаскарі цю нішу займають лемури, а в Австралії, де немає мавп, деревні сумчасті тварини – кускуси і деревні кенгуру. До деревних фітофагів належать лінивці, які населяють ліси Центральної і Південної Америки.

Копитні в африканському тропічному лісі нечисленні. Серед них значними розмірами вирізняються кистовуха свиня, велика лісова свиня, антилопа-бонго, карликовий бегемот, оленьок. У Південній

Америці водиться велика рослиноїдна тварина – рівнинний тапір. Тут трапляються білобородий пекар і дрібні шпицерогі олені-мазами. Поширені також великі гризуни капібара, паки й агуті.

Великі хижаки представлені кошачими: зокрема ягуар, оцелот і онцила – в Амазонії, леопард – в Африці і Південній Америці, димчатий леопард – в Південній Азії. В тропіках Старого Світу численними є генети, мангусти і цівети з родини вівєрових.

Винятково різноманітними формами представлені птахи. У дощових лісах всіх континентів водяться птахи бороданчики (*Capitonidae*) – близькі до дятлів, а також сови. В африканській гілеї багато турако (бананоїдів) та птахів-носорогів, в амазонській – туканів (*Rhamphostidae*), які своїми великими дзьобами нагадують птахів-носорогів, кракс, або шоломоносних курей (*Cracidae*), які влаштовують гнізда на деревах, гоацинів (*Opisthocomidae*), представлених єдиним видом. У дощових лісах Південної Азії і Північної Австралії широко поширені різноманітні голуби та папуги, дрібні, яскраво опірені нектарки і колібрі (Амазонія), а також щурки і трогони. На півночі Південної Америки в печерах гніздиться птах гуахар (*Steatornis*), який належить до родини дрімлюг (так званих жирних дрімлюг) і якого виловлюють заради жиру. У тропічних лісах немало справжніх птахів-хижаків, які полюють за великими гризунами, гадюками, мавпами. У лісах Амазонії живе птах гарпія-мавроїд, назва якого свідчить про його трофічну спеціалізацію.

Отже, тваринне населення вологих тропічних лісів дуже різноманітне, яке адаптувалося до екологічних умов довкілля й утворило складну систему з надзвичайно багатоманітними трофічними зв'язками.

Екосистеми вологих тропічних лісів у різних регіонах дуже подібні за структурою і найбагатші серед угруповань біосфери Землі. Незважаючи на значну різноманітність угруповань тропічного лісу, його біомаса в первинних лісостанах становить 350–700 т/га. Величини щорічної чистої продукції коливаються від 6 до 50 т/га, або від 1 до 10% біомаси.

Площа вологих тропічних лісів протягом ХХ ст. суттєво зменшилася. На зміну лісам формуються плантації шоколадного дерева, кокосової пальми, манго, гевеї та інших культур. Наприклад, афри-

канські тропічні ліси нині займають не більше 40% їхньої колишньої площі. Знищення загрожує корінним лісам в басейні Амазонки, які називають “легенями планети”. Це може спричинити глобальні зміни в біосфері. У 2005 році захисники амазонських лісів приготували для чиновників – винуватців знищення лісів Бразилії спеціальний приз – золоту пилу, який вручатимуть публічно. Цим вони прагнуть привернути увагу світової спільноти до цієї невідкладної й надзвичайно гострої екологічної проблеми. Цей приклад вартий наслідування й українськими природоохоронними організаціями, зокрема щодо захисту карпатських лісів.

Біоми мангрових заростей

У тропічних широтах інтразональними угрупованнями є *мангрові ліси*, або *мангри*, які ростуть у приливно-відливній зоні морських береж (рис. 8.12, 8.13). Мангри – це тропічна вічнозелена деревна рослинність, яка періодично затоплюється. Вони виконують важливу екологічну функцію, оберігаючи береги від руйнівної дії хвиль. Це низькорослі (до 15 м висоти) ліси, які складаються з вівіпарії, насіння якої має грушеподібну форму і проростає в незрілих плодах материнських рослин, а також ходульних та повітряних коренів. Ходульним корінням дерева закріплюються в мулистому дні, а повітряні стирчать

над водою, як стовпчики, і таким чином постачають дерево киснем.

Видовий склад мангрових лісів небагатий – близько 50 видів. Це, зокрема, пальма ніпа, ризофора, авіценія, бруїєра, соператія та ін. Серед епіфітів трапляються види з родини бромелієвих, здебільшого луїзіанський мох.

Тварини–жителі мангрових лісів (краби, раки-самітники, рибки мулисті стрибунці), пристосувалися до життя у двох середовищах – повітряному і водно-мулистому. На кронах дерев селяться папуги, хамелеони, мавпи, є різноманітні комахи.



Рис. 8.12. Мангрові зарості авіценії на Атлантичному побережжі Південної Америки (Ж. Дорст)

Біоми тропічних листопадних лісів, рідколісь і чагарників

Тропічні пояси характеризуються різними кліматичними умовами, що зумовило формування кількох типів біомів. Найбільший вплив на формування біомів має тривалість засушливого періоду, яке продовжується від одного до шести місяців у році. Зважаючи на зменшення кількості опадів і зростання відмін між сухим і вологим сезонами формуються лісові та чагарникові фітоценози, які суттєво відрізняються за структурою, життєвими формами, фенологічними фазами і продуктивністю.

Збільшення тривалості посушливого періоду і зменшення кількості річних опадів суттєво змінює лісові угруповання. Так найвищі породи скидають листя, а під їхнім покривом розвиваються вічнозелені дерева і чагарники, для яких створені відповідні мікрокліматичні умови. Такі ліси називають *напіввічнозеленими*. Зростання сухості сприяє формуванню листопадних тропічних лісів, які поділяють на *тропічні вологі листопадні* (вологі мусонні) і *тропічні сухі листопадні*. До сухих листопадних лісів за умови зростання сухості клімату наближаються біоценози *рідколісь і колючих чагарників*. У такому ж напрямку знижується й видова різноманітність біомів – від напіввічнозелених до колючих чагарників і пустель.

Рослинність. Ареал тропічних напіввічнозелених дощових лісів охоплює мусонні області Індостану, Бірми, Таїланду, півострова Малакка, де вони безпосередньо примикають до вологих тропічних лісів і з яким вони мають багато спільних рис. Відмінності у сезонній ритміці насамперед стосуються верхнього ярусу, який на 30% сформований з листопадних порід. Водночас нижні яруси містять значно більше вічнозелених видів. Трав'яний покрив утворюють здебільшого папоротеподібні та дводольні. Наприкінці сухого періоду багато дерев та



Рис. 8.13. Мангрові зарослі
(А. Алекринський)

ліси цвітуть тоді, як на ґрунті нагромаджується чимало сухого листя, яке досить швидко перегниває. У багатьох місцях ці типи перехідних угруповань значною мірою трансформовані у савани і плантації.

Тропічні вологі листопадні ліси сформувалися в таких гідротермічних умовах, коли тривалий сухий період (3–5 місяців) змінюється дощовим. Видова різноманітність таких лісів є біднішою, деревостан верхнього ярусу утворений здебільшого двома-трьома видами з родів диптерокарпус, салове дерево, тик (Південно-Східна Азія). У дощовий сезон ліси мають цілком гігрофітний вигляд, ліани й епіфіти ще численні, проте видовий склад досить обмежений. Одна з важливих структурних особливостей цих лісів – зімкнутий трав'яний покрив з дводольних, папоротеподібних з домішкою геофітів (паростки відновлення таких рослин – цибульки, корінці – сховані в ґрунті), зокрема амарилісових, рідше – злаків. Цвітіння більшості видів приурочено до сухого періоду.

Сухі листопадні ліси розвиваються, коли річна сума опадів 800–1000 мм. Вони вирізняються спрощеною структурою, набором життєвих форм і видовим складом. Деревя невисокі (10–12 м) і лише в окремих типах лісу досягають 20–22 м. Переважають пірамідальні або сплющені форми крони, викручені стволи з розрідженими гілками і товстою корою (рис. 8.14). Ліан на таких деревах мало, а епіфітів майже немає. Водночас зімкнутість трав'яного пориву зростає із зростанням розрідженості деревного ярусу. В трав'яному покриві зростає частка злаків. Унаслідок впливу пожеж, що часто трапляються

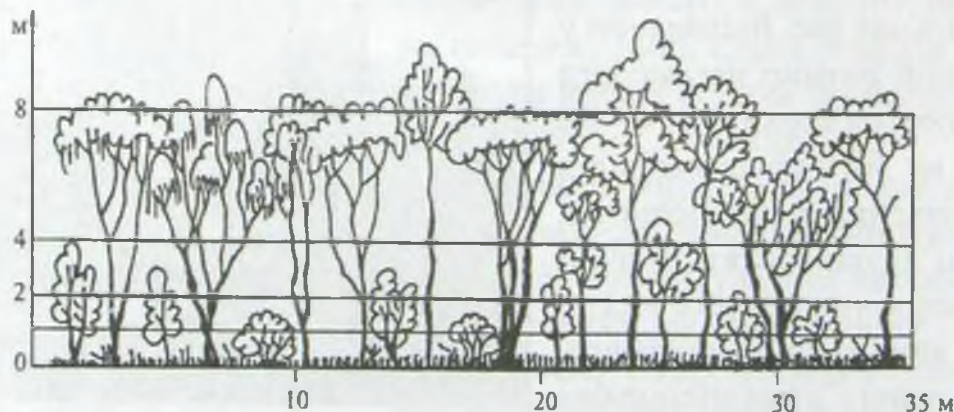


Рис. 8.14. Профільна діаграма сухих листопадних саванових лісів, ляноси Венесуели (Г. Вальтер, С.-В. Бреклі, 1985)

в таких лісах, протягом тисячоліть утворилося своєрідне поєднання сухих лісів із саванами, серед яких проростають окремі дерева або невеликі масиви дерев та зарості колючих чагарників.

У тих областях тропічних поясів, де засушливий період триває понад 6 місяців (8–9 місяців), а кількість опадів коливається від 300 до 800 мм на рік, сформувалися різноманітні *тропічні рідколісся* в поєднанні з угрупованнями колючих чагарників. Це невисокі (5–12 м), але важкопрохідні ліси з розрідженим деревостаном і порівняно небагатим видовим складом. Переважають колючі дерева, часто твердолисті, вічнозелені в поєднанні з тими, котрі скидають листя в сухий період року. Деревина має потужну кореневу систему, викривлені стовпи і гілки. Деревина з прямими стовпами і гілками трапляється досить рідко. Ксерофільні види мають сукулентні стовпи здебільшого з товстою корою, пляшко- або бочкоподібної форми. До складу угруповань належать також безлисті стеблові сукуленти колоно- і канделяброподібної форми, які часто визначають загальний вигляд рідколісь. Чагарниковий ярус добре розвинутий, а види, що його формують, зазвичай колючі, мають прутикоподібну форму, бо безлисті. Багато в ньому ліаноподібних дерев'янистих і трав'янистих рослин, хоча самотійно трав'янистий ярус виражений досить слабо. Тропічні рідколісся ще іноді називають савановими лісами, які в умовах зростання сухості клімату переходять у справжні савани природного походження.

Тваринне населення. Кліматична сезонність спричинила майже у всіх тварин сезонну ритміку життєвих процесів. Це виражається в тому, що період розмноження припадає переважно на вологий сезон, повна або часткова активність припиняється в багатьох наземних і ґрунтових безхребетних, земноводних і плазунів, а птахи і комахи, рукокрилі та копитні мігрують з цих біомів у сухий сезон за його межі.

У різних біомах листопадних лісів і рідколісь запаси фітомаси суттєво коливаються. У лісах вона становить 200–250 т/га (суха маса), а в рідколіссях не перевищує 150 т/га, зменшуючись до 100 т/га в колючих чагарниках. Відповідно коливається і річна первинна продукція від 30 до 10 т/га за рік. Запаси зоомаси становлять приблизно на три–чотири порядки менше від фітомаси.

Біоми саван

Трав'янисті угруповання тропічного поясу, які характеризуються зімкнутим злаковим покривом різної висоти в поєднанні з фрагментами чагарників і окремими деревами, називають *саваною*. Ареали саван найбільшу площу займають в Африці (класичні савани), дещо меншу – в Південній Америці, Азії і Австралії. Незважаючи на те, що савани формуються в різних кліматичних умовах, спільною рисою регіонів їхнього поширення є тривалість сухого сезону (тип суданських саван в Африці і серрадос – у центральних областях Бразилії). Своєрідний тип саван формується в умовах достатньо вологого тропічного клімату (савани Гвінеї).

Рослинність. Травостій саван складається зазвичай із ксероморфних злаків, для яких характерне щільне вкорінення. Його висота змінюється залежно від багатьох чинників, головним з яких є ступінь зволоження і трофність ґрунтів. Найвищий ярус трав'яного покриву належить декільком видам злаків та осок, а також деяким дводольним, як багаторічним, так і однорічним.

Дерева і чагарники саван мають потужну кореневу систему, яка проникає на значну глибину навіть за наявності невисокого наземного стовбура. Крона дерев зазвичай парасолеподібна (акації), стовбури покручені, рідше рівні, захищені товстою корою. Серед дерев і чагарників переважають листопадні форми, але трапляються й вічнозелені з твердим склерофільним листям. Такими, зокрема в австралійських саванах є евкаліпти.

Залежно від кількості опадів і тривалості сухого сезону формується травостій різної висоти і зімкнутості. Саме ці ознаки стали підставою для виділення кількох типових формацій саван – вологих, сухих, колючих.

Вологі савани формуються в умовах сухого періоду тривалістю від трьох до п'яти місяців і суми річних опадів від 800 до 2000 мм. Це високотравні фітоценози (від 1,5 до 3 м висоти), що утворюють суцільний зелений покрив у вологий і висохлий палево-бурий у сухий сезони. Деревних рослин або немає, або вони утворюють спорадичні групи, рідше окремі дерева. У долинах річок формуються галерейні ліси із зеленими видами, що домінують (до них подібні влітку байрачні ліси в Україні).

У травостої вологих саван досить чітко виділяються два яруси: *верхній*, утворений високорослими злаками, з довгими і широкими листками, видовий склад яких обмежений, але за біомасою вони в декілька разів переважають інші види; *нижній* – досить розріджений, який формують деякі багаторічні дводольні види. Цікаво, що початок вегетаційного періоду припадає на кінець засушливого періоду, перед настанням сезону дощів.

Сухі савани поширені в тих областях, де сухий період триває п'ять–сім місяців, а опадів випадає від 500 до 1 200 мм на рік. У складі угруповань переважають твердо- і вузьколистяні злаки висотою 1,5–2,0 метри, які не утворюють суцільної дернини, а ростуть спорадично. Досить часто в складі такої савани трапляються дерева. Це низкорослі (5–10 м) форми, з нерівними стовбурами, твердою деревиною і грубою корою. Серед них є листопадні і вічнозелені, а також дерева із сукулентними стовбурами. Сухі савани є дуже бідними за видовим складом, адже кліматичні умови не сприяють формуванню широкоамплітудних екологічних ніш.

Колючі савани формуються за умов високої ксероморфності. Сухий період триває від 8 до 10 місяців, а кількість опадів становить від 250 до 750 мм на рік. Висота травостою рідко досягає одного метра, а найчастіше – 30–50 см. За таких умов пасивними видами є сухостійні твердо- і вузьколисті злаки. Трав'яний покрив не суцільний, розріджений з домішкою чагарників та окремих невисоких (3–8 м) дерев, здебільшого колючих, іноді безлистих із сукулентними стовбурами. Чагарники різноманітні, переважно колючі, листопадні й вічнозелені з домішкою безлистяних лозеподібних форм тощо.

Савани, як і інші біоми, зокрема, вологі й меншою мірою сухі, займають тепер місцеположення, які колись займали тропічні ліси. Вони були вирубані, випалені, викорчовані, а травостій сухих саван свідомо випалений під ріллю. Як дерева, товста кора яких захищає їх від пожеж, так і травостій, який має багато пагонів відновлення в підземній частині кореневища, пожежі переносять без збитків, а то й сприятливо, розростаються дернини й кореневища.

Тваринне населення. Багатство трав'янистих рослин саван зумовило поширення тут різноманітних трав'яїдних тварин – від гризунів до великих копитних. У тварин простежується добра пристосованість

до перенесення несприятливого періоду засухи, навіть двох періодів. Зокрема, тривалість анабіозу в багатьох комах, земноводних і деяких плазунів у саванах значно довша, ніж у сезонно-вологих угрупованнях, а міграції птахів і великих трав'яїдних тварин набувають тотального характеру.

У саванах, як і в інших тропічних типах біомів, велику утилізаційно-трансформаційну роль виконують терміти. Щільність їхнього населення, кількість і розміри термітників досягають тут найбільших значень. Термітниками покрито до 30 % поверхні ґрунту, а загальна маса цих споруд становить 2 400 т/га. В розрахунку на гектар на деяких площах можна налічити до 2 тис. термітників.

За видовим складом і кількістю з птахів-фітофагів переважають види родини ткачикових. Деякі види, зокрема червонодзьобий ткачик (*Quelea quelea*), якого в Західній Африці налічують до 1,5 млрд особин, утворюють великі гніздові колонії. В пошуках кормів, вони знищують до 1,5 млн тон зерна, що становить 50% всього врожаю регіону. Колоніальну форму співжиття протягом всього року веде звичайний громадський ткачик (*Philaeterus socius*). Великі колонії гнізд на деревах – характерна ознака цих птахів.

Великі нелітаючі птахи-страуси – ще одна ознака трав'янистих саван. Головним кормом страусів є рослинний, який урізноманітнюється комахами та дрібними земноводними, плазунами і ссавцями. Африканський страус – найбільший із сучасних птахів. Його висота 2,7 м, а маса – до 90 кг. Австралійський страус ему має висоту



Рис. 8.15. Нанду – широко поширений безкрилий птах пампи (Ж. Дорст, 1977)

до 1,7 м, а південно-американський нанду сягає 1,5 м (рис. 8.15). Ссавці саван – найбільша група фітофагів. Вони представлені загонами парно-, непарнокопитних і хоботних. Найхарактернішими з копитних африканських саван є антилопи гну, великі стада яких мігрують щороку на сотні кілометрів відповідно до змін вегетації рослинного покриву.

За тими ж маршрутами мігрують зебри, а також дрібні антилопи (газель Томсона, або Томи) і дещо більша антилопа – газель Гранта. У саванах Східної Африки антилопи гну і томі – найпоширеніші види копитних.

Трав'янистий покрив і деревно-чагарникова рослинність є кормом для відповідно спеціалізованих видів тварин. Кожний вид використовує певний ярус рослинності, або навіть його частину і так на одній і тій же площі співіснують велика різноманітність тварин (рис. 8.16). Зокрема, дрібна антилопа дік-дік (*Madogua kirki*) обкушує нижні гілки чагарникових заростей; на приблизно метровій висоті ці ж чагарники обкушує чорний носоріг і антилопа імпала (*Aceruceros melampus*); на двометровій висоті це робить антилопа геренук (*Litogranus walleri*), або жирафова газель. На висоті 2–4 м гілки акації обдирає і споживає африканський слон, який може користуватися зеленим кормом і всіх нижче розміщених ярусів. Вище чотирьох метрів знаходить корм жирафа, яка сягає п'ятиметрового зросту. В австралійських саванах функцію копитних тварин виконують великі кенгуру та нелітаючі великі птахи – страус ему і шоломоносний казуар (*Casuarius casuarius*), маса якого сягає 80 кг, а зріст до 1,5 м (рис. 8.17).

Зоофаги, або хижаки саван, також представлені багатьма видами й родами. Великі хижаки переслідують стада антилоп, леви полюють на великих антилоп і зебр, гепарди – на дрібних антилоп. У південноазійських саванах водиться азійський тигр, який нині перебуває під загрозою зникнення і занесений до Червоної книги МСОП. Його кількість 1977 року не перевищувала 180 особин. Гірський ліс в Індії, де водиться цей хижак, оголошено національним парком. Окрім азійського тигра, тут водяться шакали і смугасті гієни. В Південній Америці поширений гривистий вовк (*Chrysocyon brachyurus*) і саванова лисиця (роду *Dusicyon*), або майконг, яка полює на дріб-

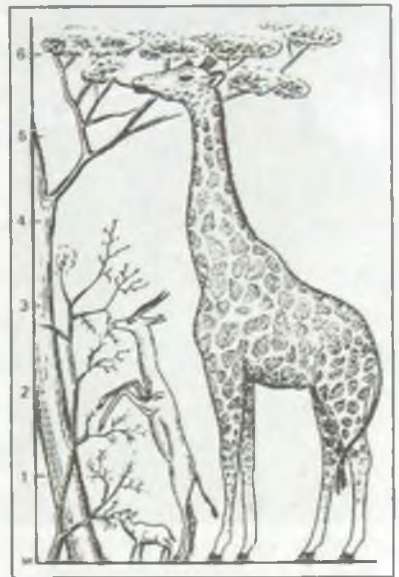


Рис. 8.16. Ссавці савани використовують корм рослинності всіх ярусів: дік-дік, жирафова газель і жирафа (Т. Халтенорт)



Рис. 8.17. Шоломоносний казуар

них гризунів, ящірок, жаб, птахів, крабів, а також споживає рослинну їжу (банани, манго, ягоди тощо). З появою людини на Австралійському континенті десь 40 тис. років тому тут появилася собака дінго. Інших хижаків на цьому континенті немає.

Щодо сукупних запасів біомаси, то в різних варіантах саван вони різні і становлять від 50 до 150 т/га сухої речовини. Продуктивність саван досить висока – від 5 до 15 т/га на рік, тобто близько 10% від загальної кількості біомаси. Зоомаса становить 100–130 кг/га, з якої половина припадає на дощових черв'їв, а четверть – на термітів.

Біоми пустель

Дефіцит вологи, а також значне випаровування, сухість повітря та інтенсивність сонячної радіації створюють екстремальні умови для живих організмів. До таких умов змогли адаптуватися небагато видів рослин і тварин. Пустельні біоценози наявні у помірному, субтропічному і тропічному теплових поясах, де випаровуваність значно перевищує кількість опадів та простежуються відмінності в їх тепловому режимі. Зовнішній вигляд, структура, динаміка пустельних угруповань, обсяг продуктивних процесів контролюють через рівень зволоженості та її розподіл упродовж року. Кількість опадів у різних пустельних регіонах і всередині них змінюється від 200–150 до 50–40 мм на рік, а іноді їх зовсім немає.

Рослинність. Адаптація рослин до фізичних умов поєднується з адаптацією до засолених безгумусних ґрунтів та високої температури. До таких умов змогли адаптуватися лише ті рослини, коренева система яких має високий осмотичний тиск та глибоке коріння. Зокрема, насіннєві паростки дерев і чагарників розростаються у стрижневі корені, довжина яких у десять разів перевищує наземні паростки, а деякі злаки утворюють кореневу систему у верхніх ґрунтових горизонтах, що нагадує войлок, і досягають метрової довжини. Чим сухіше, тим більше зростає маса кореневої системи.

Зрозуміло, що в пустельних регіонах повніше представлені рослини-ксерофіти та гіперксерофіти, для яких характерне зменшення площі поверхні, з якої випаровується волога. Такої залежності досягають шляхом редукції листя та скидання асимілюючих органів з підвищенням сухості ґрунту і повітря.

Особливу групу утворюють рослини-сукуленти, які нагромаджують вологу в листі, стеблах, корінні у *вологий* період і економно витрачають її в *сухий* період. У пустельних регіонах субтропічного і тропічного поясів формуються своєрідні *сукулентні формації* з двосезонним режимом випадання опадів, що забезпечує нагромадження вологи в паренхімі (запасаючих тканинах) листків і стебел. Крім сукулентів (кактуси, агави, алое, молочаї), у пустельних біоценозах значне місце належить рослинам склерофітам, які мають тверді й сухі стебла та вузькі листки. Вони можуть витрачати до 25% вологи і нормально вегетувати. До склерофітів належить багато видів злакових.

Окрему групу утворюють рослини з вкороченим життєвим циклом, який приурочений до вологих проміжків року, коли, наприклад, розтанув сніг і вдосталь сонячного світла і тепла. Насіння таких рослин (*ефемерів* і *ефемероїдів*) може зберігати схожість протягом кількох років.

Важливу роль у формуванні зовнішнього вигляду пустель відіграють ґрунти та субстрат, на якому вони формуються. Виділяють піщані, глинисті й кам'янисті пустелі. Так, у *піщаних* пустелях значну негативну роль відіграє рухомість субстрату; в *кам'янистих* і *галечникових* пустелях – щільність і загіпсованість ґрунтів та материнських порід. Цим зумовлена поява в рослин своєрідних пристосувань, залежно від яких виділяють екологічні групи псамофітів і гіпсофітів (рис. 8.18).

Ще більше несприятливими умовами характеризуються *глинисті* пустелі, де волога атмосферних опадів здебільшого випаровується з поверхні ґрунту до того, як



Рис. 8.18. Бромелія в пустині Перу – рослина-спіфіт, що використовує для живлення воду та мінеральні речовини з повітря (Ж. Дорст)

проникнути в нього. З огляду на це рослинний покрив тут ще більш розріджений, ніж у піщаних чи кам'янистих пустелях.

Дуже своєрідним є рослинний покрив *солончакових* пустель, де лімітуючим чинником є насамперед токсичні солі натрію і хлору. Такі умови формуються в місцях з неглибоким заляганням ґрунтових вод, зокрема, в приморських низовинах та солончакових депресіях. До таких екстремальних умов пристосувалися загалом дуже обмежена кількість видів-галофітів. Це зазвичай солянки, кермеки та інші види.

Едафічні та орографічні чинники в пустелях відіграють особливу роль, перерозподіляючи вологу в мікрорельєфі. Таким чином вони формують рослинний покрив пустельних біомів. Ця особливість найяскравіше виявляється в *напівпустелях* – окраїнних частинах пустель. Тут закономірно поєднуються в найбільш зволжених місцях фрагменти степів, саван з пустинними угрупованнями в особливо засушливих місцях.

Тваринне населення. Життя тварин у пустелі здебільшого приурочено до тих мозаїчних і розріджених фітоценозів, що адаптувалися до аридних умов. Спільними рисами для рослин і тварин в пустелях є тривалий період спокою в несприятливий для активного життя сезон року, зокрема, анабіоз – у безхребетних, сплячка – у гризунів і плазунів. Рухомі тварини, на відміну від рослин, можуть проводити під землею все життя або окремі його цикли (терміти, мокриці, личинки багатьох комах та інших безхребетних).

Морфологічні й фізіологічні особливості тварин свідчать про їхню пристосованість до умов пустелі, зокрема до економії вологи. Це і структура шкірного покриву, забарвлення, нагромадження жиру в деяких органах тіла копитними, мозолоногими і гризунами (хвіст у тушканчиків і піщанок, горб у верблюдів). Хімічне розкладання жиру в умовах дефіциту вологи забезпечує організм водою. Своєрідними адаптаціями тварин до аридних умов середовища є їхні міграції як всередині регіону, так і поза його межами. Далекі міграції властиві для копитних і більшості птахів, що гніздяться у пустелях.

Високі температури змушують багатьох тварин вести нічний і присмерковий спосіб життя, за якого активність припадає на сприятливі для них години доби. Багато тварин, котрі активні вдень, хова-

ються від спеки в тінь чагарників. Це, зокрема, комахи, ящірки, дрібні птахи. Деякі денні ящірки і гадюки залізають у середині дня на високі гілки чагарників, де повітря холодніше, ніж в приземному горизонті. В такі години можна побачити на гілках саксаулу чи акації агаму туркестанську (*Stellio lenmani*), шипохвоста звичайного або даба (*Uromastix aegyptius*), або гадюку-стрілу (*Psammophis lineolatus*).

Переміщення в піщаних пустелях сипучими пісками також потребує особливих пристосувань. У псамофільних ящірок і гризунів на пальцях є особливі щіточки з рогових лусок або видовжених твердих волосків. Деякі ящірки здатні вібраційними рухами тіла протягом кількох секунд зариватися в пісок. Тварини, які пристосувалися до життя в глинистих пустелях і риють там нори, мають міцні лапи з гострими кігтями, а деякі гризуни – міцні гострі різці на верхній челюсті.

Загальна біомаса в пустелях пересічно становить 2,5 т/га сухої органічної речовини, а в пустелях з ультраарідними умовами вона понижується майже до нуля, а в присаванних або напівпустельних районах може досягати 10 т/га. Найбільшими запасами біомаси характеризуються арідні рідколісся Австралії (до 25 т/га), а також біло- й чорносаксаульники Середньої Азії (до 50 т/га). Річна продукція таких угруповань становить близько 20% запасів біомаси (відповідно 5 і 8 т/га), зоомаси – від 10 до 120 кг/га. Найбідніші за запасами біомаси і продуктивністю пустелі Наміб, Атакама, багато районів Сахари, аравійські й центральноазійські пустелі Такла-Макан, Гобі та ін.

Субтропічні твердолисті ліси й чагарники

Субтропічні широти на сході материків характеризуються порівняно рівномірним розподілом річної суми опадів і відсутністю яскраво вираженого періоду літньої засухи. В цих умовах сформувалися лаврові ліси. На заході материків у субтропіках сформувався інший тип клімату, який одержав назву *середземноморського* – з вологою зимою і сухим літом. У таких умовах виникла формація *твердолистих лісів і чагарників середземноморського типу*, яка найширше представлена в Середземномор'ї та Австралії.

Рослинність. Волога і прохолодна зима, жарке й сухе літо є сприятливими кліматичними умовами для поширення *твердолистих*

вічнозелених дерев і чагарників. Такі угруповання належать до своєрідної групи *склерофітів*, для яких властива тверда кора на стволах, початок розгалуження на низькій висоті, широкі крони. Листки часто опушені, нерідко покриті восковою плівкою і містять ефірну олію. Коренева система багатьох дерев і чагарників сягає значної глибини. Чемпіоном є дуб кам'яний, коріння якого проникає тріщинами в породах на 10–20 м глибини. Велике різноманіття видів простежується серед чагарників з твердим листям і колючками. У трав'яному покриві є чимало цибулькових і бульбоподібних рослин, час цвітіння яких припадає на весну й осінь.

Корінними лісами Середземномор'я були вічнозелені твердолисті ліси з переважанням видів роду дуба (кам'яний, на заході – корковий). Нині серед чагарникових угруповань рідко трапляються дерева дуба кам'яного, висота яких сягає 20 м. Зникнення лісів у цьому регіоні – результат антропогенного впливу, що спричинило тотальну ерозію й широке поширення безплідних кам'янистих схилів. Там, де немає посівів або плантацій, поширені чагарники. Ці формації відомі під назвою *маквіс*, а в Криму – *шибляк*. Вони є первинною стадією деградації лісів. Чагарники й окремі дерева, що формують такі фітоценози, виробили стійкість до пожеж, а також швидко відновлюються після вирубок. Тут широко поширений верес деревоподібний, види ладанників, суничне дерево, а на сході Середземномор'я – дика олива, рожкове дерево, мірт, фісташка. Чагарники переважно переплетені ліаноподібними колючими рослинами.

На місцях, де природна рослинність типу маквіс знищена, розвивається інший тип формацій – *гарига* (угруповання низькорослих чагарників і ксерофільних (склерофітних) трав). Угруповання цього типу широко представлені родинami губоцвітих, бобових, розоцвітих та інших, що виділяють ефірні олії. На найбільш кам'янистих та бідних ґрунтах гарига складається з низькорослих колючих рослин.

Подібні за структурою, сезонною ритмікою, життєвими формами рослинні формації поширені і в інших районах світу. У Північній Америці – це твердолисті ліси з вічнозелених дубів й чагарників, зовнішньо подібних до маквісу. У Південній півкулі такі угруповання поширені на всіх континентах, зокрема в Африці й Австралії, – на півдні і південному заході, в Південній Америці – на західному

узбережжі на схилах Анд та в ущелинах. В Австралії жорстколисті чагарники одержали назву *скреб*. Вони складаються з багатьох видів казуаринів з прутиковими гілками, а також представників бобових та миртових.

Тваринне населення. Як жарке сухе літо, так і волога прохолодна зима не створюють сприятливих умов для більшості тварин субтропічного поясу. Максимальна активність тварин – весняний і осінній періоди, коли найсприятливіше поєднання тепла й вологи.

Угрупування субтропічних лісів і чагарників межують з тропічними сезонно-сухими лісами, саванами і пустелями, з одного боку, та лісами помірних широт, з іншого. З огляду на це набір видів і груп тварин дуже схожий з фауною сусідніх біомів – від термітів, дощових черв'яків і молюсків (тварини сапрофаги) до хижаків (ласки, борсука, шакала і вовка).

За запасами біомаси різні варіанти субтропічних сухих лісів, рідколісь і чагарників можуть відрізнятися залежно від умов зволоження. Біомаса в найпоширеніших угрупованнях (маквіс Середземномор'я, чапараль Північної Америки) становить 50 т/га, продукція – 10 т/га, що дорівнює 20% від сукупного запасу біомаси. Частка зоомаси в загальній біомасі не перевищує 3–5 %.

Біоми степів і прерій

У центральних частинах Північної Америки і Євразії значні площі займають *ксерофільні трав'яні формації*, що мають назву *прерій і степи* (рис. 8.19). У цих регіонах панує континентальний клімат із суворими зимами і потужним сніговим покривом та засушливим літом. Оподи розподіляються більш-менш рівномірно протягом всього року. Степова рослинність тісно пов'язана з родючими чорноземними і каштановими ґрунтами, у формуванні яких вона бере найактивнішу участь.

Рослинність. Травостій степів і прерій формується головню з багатолітніх ксерофільних дерновинних злаків родів ковила (*Stipa*), костриця або типчак (*Festuca*), келерія (*Koeleria*), тонконіг (*Poa*) та ін. У преріях значну роль відіграють види роду бородач (*Andropogon*) та іншим, які не є широко поширені в Євразії. Крім злаків, у видовому складі степів чимало представників дводольних ксерофітних

рослин, які становлять степове різнотрав'я. У складі степових угруповань, зокрема в особливо засушливих регіонах, прижилася група ефемерів і ефемероїдів, які формують весняно-ранньолітній аспект фітоценозів.

У складі степової рослинності значне місце посідають чагарники, які утворюють досить помітні скупчення з різних видів роду спіреї (*Spiraea*), степової вишні, дерези та інших видів. У монгольських степах такі чагарникові степи формуються з карагани скіфської і кущової (*Saragana scythica* і *S. frutex*), яка утворює своєрідний чагарниковий степ.

Коренева система степових рослин проникає на значну глибину, водночас вона добре розгалужена на поверхні ґрунту й утворює степову повстину (войлок). Для нормального розвитку дернинних злаків і багатьох видів різнотрав'я потрібно розрихлювати войлок і відділяти живі рослини від мертвих пагонів. Таку функцію виконують травоядні тварини, які випасаються в степах, а також гризуни, які споживають частину травостою і риють глибокі (до 2–3 м) нори. Викидаючи землю на поверхню, бабаки і ховрахи змінюють мікрорельєф і формують комплексність рослинних угруповань. До підвищених мікроформ рельєфу приурочені одні види рослин, а до понижених – інші.

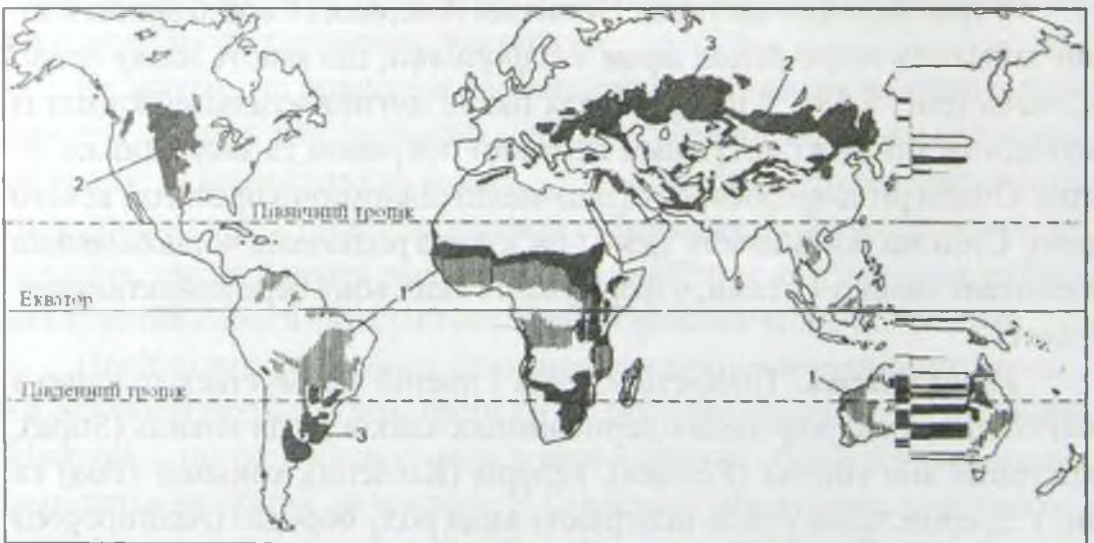


Рис. 8.19. Поширення саван (1), степів (2) і прерій (3). (Т. Халтенорт)

У степах простежується постійна зміна аспектів від ранньої весни до пізньої осені, зумовлена почерговим масовим цвітінням сон-трави, горицвіту, гіацинтів, ірису, анемони, ковили (рис. 8.20), шавлії та інших рослин.

У межах євразійських степів середня річна температура змінюється від 11°C (в угорській пушті), до 8° (в Україні) і навіть до 0,5° (в Сибіру). Опадів випадає від 500 до 250 мм на рік. Очевидно, нестача вологи, як екологічний чинник, зумовила безлісся степів, а також зміну видового складу трав'яного покриву, його висоти і фітомаси, співвідношення різних життєвих форм. Саме ступінь зволоження з півночі на південь спричинив поділ євразійських степів на підзони: *лучних степів* і *остепнених луків*, *справжніх* та *опустинених степів*.

Лучні степи закономірно поєднують степові ділянки з невеликими лісовими масивами, що дало підставу називати цю підзону лісостепом. Перерозподіл рельєфом вологи спричинив приуроченість степової рослинності здебільшого до вододілів і плакорів, а лісової – до річкових долин і балок, а в окремих місцях і вододілів, утворюючи на заході цієї підзони значні лісові масиви з дуба, бука, граба, клена, липи та інших широколистих порід.

У Західному Сибірі та степах Алтайського краю лісові біоценози овальної форми, які приурочені до понижених мезоформ рельєфу,



Рис. 8.20. Ковиловий степ (С. Морозюк)

називають *околки*, або *колки*. Вони утворені осиково-березовими асоціаціями за участю ожини, смородини та інших чагарників. З півночі на південь видове багатство зменшується: спочатку випадає деревна рослинність, потім зменшується кількість видів різнотрав'я, а ще південніше, в опустинених степах, зростає доля ксерофітів – напівчагарничків, серед яких домінують значення має полин.

У *північноамериканських преріях* зменшення кількості опадів відбувається зі сходу на захід, що визначило субмеридіональне простягання таких підзон і смуг: *лісостеп*, де чергуються фрагменти дібровних лісів; *високотравна прерія* з високих злаків (до 2 м) та різнотрав'я (антенарія, баптизія, астрагали, флокси, фіалки, анемони, соняшник сисиринхій, айстри, календула, настурція та ін.); *змішана і низькотравна прерія* з пануванням двох низькорослих злаків – трави грама (*Bouteloua gracilis*) і бізонової трави (*Buchloe dactyloides*). Кількість різнотрав'я тут обмежено, а домінуючим є полин.

У помірному поясі Південної Америки значне поширення має *пампа* або *пампаси*, які значною мірою нагадують наші степи. Вони утворилися в ліпших умовах температурного та гідрологічного режимів. Холодного зимового періоду майже немає, хоча морози іноді бувають. Середні річні температури становлять вище 12–15°C, а річна кількість опадів суттєво коливається від 550 до 2 000 мм у різні роки. Влітку може бути нетривалий засушливий період, досить часто простежуються сильні вітри. Ґрунти нагадують наші чорноземи, які утворилися на лесах і лесовидних суглинках.

Рослинність ксероморфна з домінуванням злаків: ковили, проса, гречки, тонконога, костриці, трясучки, перлівки та ін. Ковилові степи поширені зазвичай у північній частині біому. Трапляються болота й засолені ділянки, зайняті злаками і різнотрав'ям. На ліпше дренованих ділянках пампи до її господарського освоєння росли лісові угруповання, які майже не збереглися, за винятком придорожних смуг. Великі задерновані ділянки утворені місцевим видом гречки (*Paspalum quadrifolium*), називають *туссоками*. Ця назва поширена і на злакові угруповання півдня Нової Зеландії, які утворилися в умовах помірно холодного клімату.

Тваринне населення. Степи, прерії і пампа тепер здебільшого розорані, що призвело до різкого збіднення фауни, а деякі види ціл-

ком зникли. Натомість сильно розмножилися зерноїдні гризуни. В євразійських степах ще в XVII ст. випасалися тури (*Bos prmgienius*), а до середини XIX ст. можна було зустріти тарпанів або диких коней (*Eguus gmelini*). Степові зубри трапляються лише в європейських заповідниках, бізони – в заповідних об'єктах прерій Північної Америки.

Травоїдні тварини, що досі збереглися, ведуть стадний спосіб життя, здійснюючи добові та сезонні міграції. У степових районах нижнього Поволжя і Казахстану випасаються великі стада сайгаків, поголів'я яких вдалося відновити за допомогою природоохоронних заходів (у 30-ті роки цей вид був на межі зникнення). У монгольських степах поширена антилопа-джейран, а також трапляється кулан (*Eguus hemionus*) та дикі коні. У північноамериканських преріях водяться олень-вапіті та вилорога антилопа; в південноамериканських пампах – гуанако і пампасний олень. З великих хижаків-ссавців поширений вовк і койот (у преріях), в пампі – пампасна лисиця, гривистий вовк, патагонська ласка. Степовий тхір (*Mustela eversmanni*) найчастіше трапляється у степовій зоні. З півдня сюди заходить куниця-перев'язка (*Vormela peregusna*). Представники родини куніцевих легко проникають в нори гризунів і знищують їх безпосередньо в сховищах.

У євразійських трав'янистих біомах широко поширені риючі гризуни: ховрахи, хом'яки, тушканчики, байбаки; в американських преріях – лучні собачки, гофери (східні й західні), кролики; в пампасах – туко туко (*Stenomys*), які ведуть підземний спосіб життя. Нори цього гризуна мають глибину 20–30 см, які поєднуються між собою вертикальними з'єднаннями. Члени колонії перекликаються між собою голосними вигуками “туко-туко”, які добре чути з-під землі. Іспанці називають цю тваринку “окульто”, що означає “невидимий” або “прихований”. Злобливою і дратівливою вважають її пастухи-гаучо Патагонії, які спостерігали, як накидаються ці звірки на ошелешеного барана, захищаючи свої володіння.

Степові птахи, зокрема сіра куріпка, перепел та декілька видів жайворонків, змушені будувати гнізда на землі. У преріях лучний тетерук, каліфорнійський перепел, степовий орел живляться гризунами – від полівки до лучних собачок. Саранчею харчуються дрібний сокіл пустельний (*Falco tinnunculus*) (рис. 8.21). Як у преріях, так і в пампі зрідка трапляється дуже винищений вилохвостий шуліка.



Рис. 8.21. Сокил пустельний

Запаси біомаси в трав'яних угрупованнях помірних широт залежать від висоти і густоти трав'яного покриву. Зокрема, у високотравних преріях сукупний запас біомаси може сягати до 150 т/га сухої речовини, а в сухих степах і низькорослих преріях – лише 10 т/га. Середні запаси біомаси в цих угрупованнях наближаються до 50 т/га, а продуктивність відповідно коливається від 30 до 5 т/га в рік і становить 20–50% запасів річної біомаси. Зоомаса в природних угрупованнях з великою кількістю гризунів і копитних може сягати від 10 до 50 кг/га, що прирівнюється до зоомаси тропічних саван.

Біоми лісів помірного поясу

У помірному поясі Євразії та Північної Америки простягається широка зона лісових біомів, яка на півночі змінюється лісотундрою, а на півдні – лісостепом. Під лісовою зоною біогеографи розуміють територію, на плакорах якої едифікаторну роль відіграє деревна рослинність. У межах лісової зони значну територію займають азональні угруповання, зокрема низинні та верхові болота.

Клімат в арсалі лісової зони помірно прохолодний, різної континентальності, але опадів достатньо для проростання деревної рослинності (від 350 до 1000 мм на рік). Оподи протягом року розподіляються досить рівномірно, але максимум припадає на теплу пору року. Літній і зимовий сезони чітко виражені, а в розвитку біоти простежується сезонна ритміка, яка припадає на теплу пору року з перервою вегетації взимку. Залежно від ступеня континентальності клімату зими можуть бути майже безморозними (приатлантичні райони Європи) або ж зі стійкими морозами і потужним сніговим покривом.

Ґрунти віддзеркалюють кліматичні умови, змінюючись від мерзотно-тайгових на півночі до підзолистих, дерново-підзолистих і сірих лісових на півдні. До цих ґрунтів відповідно приурочені лісові угруповання хвойних (рис. 8.23), мішаних і широколистяних лісів.

Рослинність. Бореальні хвойні ліси, утворені модриною, кедром сибірським, ялиною сибірською, ялицею та кедровим стелюхом, називають тайгою. Ліси, в яких домінують нетайгові породи – ялина європейська та фінська, сосна, ялівець звичайний, тайгою не вважають.

Хвойні дерева добре переносять сильні зимові холоди і здатні до асиміляції навіть у дуже прохолодні сезони (рис. 8.22). Позитивну роль в умовах низьких температур відіграють живиця та товста кора, які захищають стовбур дерева від розтріскування, а вузькі крони зменшують можливість їх відламування від великої кількості снігу, а також ліпше використовувати світло при низькому сонцестоянні.

Хвойні ліси поділяють на *темнохвойні*, що складаються з тінелюбивих видів ялин, ялиць, тсуг тощо, і *світлохвойні*, що складаються зі світлолюбивих сосни та модрини. Всі тайгові ліси мають чітко виражену ярусну структуру: деревний ярус, чагарниковий (ступінь вираженості залежить від типу лісу), чагарничково-трав'яний і мохово-лишайниковий наземний покрив.

Види родів ялини, ялиці, сосни і модрини є головними лісоутворювальними породами Євразії і Північної Америки. У Північній Америці до цих порід домішуються тсуга (*Tsuga*) і псевдотсуга. В чагарничково-трав'янистому ярусі домішуються ягідні рослини – чорниця, брусниця, буяхи (лохина). Флористичні відмінності серед хвойних лісів простежуються з півночі на південь і з заходу на схід. Це зумовлено поступовим підвищенням температури і проникненням в тайгову зону південніше розміщених видів широколистяних лісів. Зростання континентальності з заходу на схід в умовах Сибіру формує холодні, дуже



Рис. 8.22. Секвоядендрон гігантський, або мамонтове дерево

морозні зими, які здатні переносити лише модрина сибірська і даурська, що мають надзвичайно смолисту деревину.

Своєрідний флористичний склад мають притихоокеанські (західні) хвойні ліси Північної Америки, які гірськими хребтами заходять аж до Каліфорнії. Тут у сприятливих кліматичних умовах (кількість опадів сягає 100 мм) хвойні ліси вирізняються високостовбурними деревами і максимальною різноманітністю порід: ялин, ялиць, тсуг, псевдотсуг (висота сягає до 75 м), туй (до 60 м) та кипарисовиків. Тут наявний ареал секвої вічнозеленої – одного з найвищих і наймогутніших дерев (рис. 8.22), висота якого сягає 120 м, а тривалість життя – до 5 тис. років. Споріднений з нею вид секвоя гігантська характеризується такими ж розмірами і тривалістю життя, але він трапляється дедалі рідше. Західні хвойні ліси – це своєрідний заповідник хвойних порід, які збереглися від теплішої палеогенової флори. А загалом флора Північної Америки значно багатша від євразійської.

У Південній Америці екологічну нішу хвойних бореальних лісів займають араукарієві ліси, які за останнє століття надмірно вирубували (рис. 8.24).

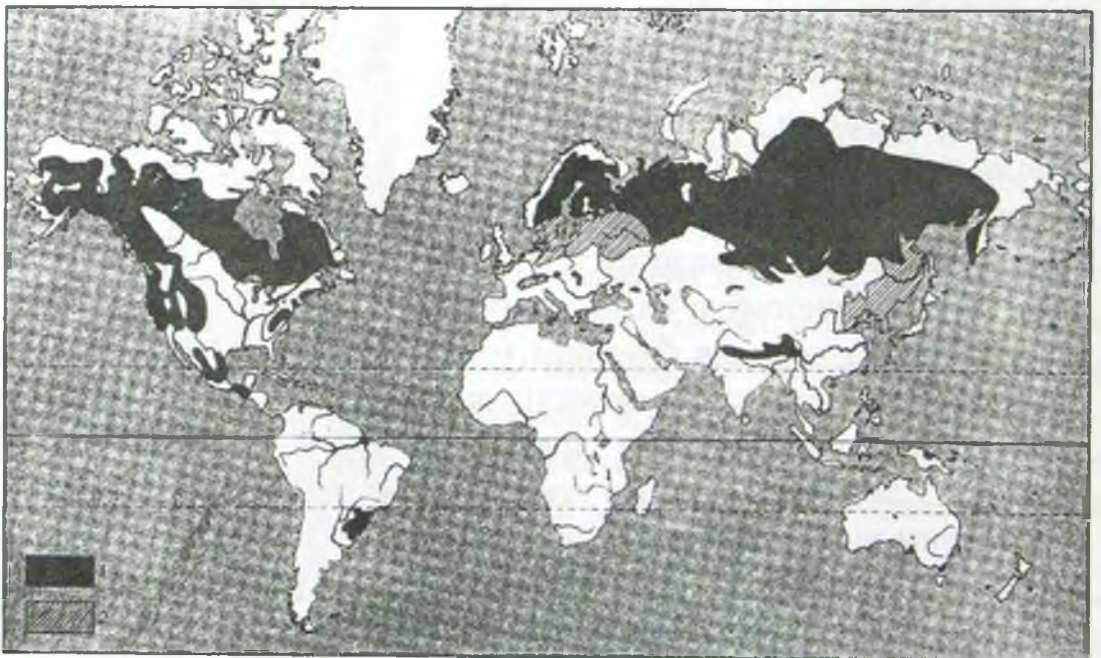


Рис. 8.23. Поширення хвойних лісів (В. Шафер)

На місці корінних хвойних лісів, унаслідок пожеж і вирубок формуються похідні вторинні *дрібнолисті ліси*, де переважають береза й осика. Ці породи найлегше відновлюються, оскільки вони найменше вимогливі до умов зростання. Дрібнолисті ліси широкого поширення набули в лісостеповій підзоні Західного і Середнього Сибіру, де утворили смугу острівних ареалів – колок.



Рис. 8.24. Хвойний ліс, утворений араукарією бразилійською (Бразилія, Парана, В Шафер)

Тваринне населення. Малосприятливі умови тайги змушують тварин пристосовуватися до активного способу життя на час суворої зими, або ж впадати на цей час у сплячку, анабіоз, мігрувати за межі зони. Зважаючи на це, тваринне населення особливим видовим багатством не вирізняється. Серед копитних ссавців тут водиться лось і олень (заходить з лісотундри), які поїдають листя і пагони молодих рослин. У тайзі важливим харчовим ресурсом є насіння хвойних дерев, яке споживають птахи, гризуни і навіть хижаки, найбільше шишкарі (*Loxia*) і горіхівки (*Nucifraga*) (рис. 8.25).

Тетереви влітку харчуються ягодами, пагонами, листям, а також дрібними безхребетними, а взимку змушені споживати хвою і пагони дерев. В Євразії характерний звичайний і кам'яний глушці (*Tetrao urogallus T.urogalloides*), орябок (*Bonasa bonasia*), а на Далекому Сході – дикуша (*Falci penis falci penis*), у Північній Америці – канадська дикуша (*Falci penis canadensis*). З наземних тварин насінням, зеленню та дрібними безхребетними харчуються лісові полівки (червона, червоно-сіра), бурундуки (сибірський, американський смугастий і малий). Білки, окрім насіння хвойних, харчуються також ягодами, грибами, рідше комахами. Тритони, ящірки і жаби харчуються дрібними безхребетними, а гадюки – гризунами і жабами. У літній період у тайзі збирається різноманіття комахоїдних птахів – дроздів, горихвісток, славок, очеретянок, кобилочок. На зиму в тайзі залишають-



Рис. 8.25. Птахи, що зимують у помірних лісах: 1 – шишкар, 2 – горіхівка, 3 – смеречник, 4 – глушець (А. Кищинський)

ся синиці, корольки, пищухи, повзики, дятли, які добувають комах з-під кори дерев. На тетеруків та інших птахів полюють хижакі, серед яких виділяються великий яструб – тетерев'ятник. Яструбина сова, бородата сова, довгохвоста сова полюють здебільшого на дрібних гризунів.

Дрібні гризуни – ласка і горностай – також харчуються дрібними гризунами і птахами, а соболь і колонок (*Mustela sibirica*), американська куниця полюють на білку та інших гризунів.

Найбільший представник куничних в тайзі – всеїдна росомаха (*Gulo gulo*). Лисиця, вовк і бурий ведмідь широко поширені в тайзі й утворюють чимало підвидів і форм. Великі хижаки полюють на лосів та оленів, середні та дрібні – на зайців, мишиних гризунів і землерийок, а рись харчується зайцями, птахами і навіть нападає на молодих лосів і оленів. З комах у тундрі багато кровососів, комарів, мошки, мокреців, а також іксодових кліщів, які живляться кров'ю наземних хребетних.

Південніше від хвойних лісів розташована перехідна смуга *змішаних хвойно-широколистяних лісів*, де в її межах ростуть шпилькові й листопадні широколистяні породи. Південніше цієї перехідної смуги розташована підзона *широколистяних лісів*, яка займає досить широку смугу в північній і дуже обмежену площу в південній півкулі. Широколистяні ліси утворили свій біом у вологих і помірно вологих умовах з максимальними опадами і сприятливими температурами, які за літо коливаються в різних регіонах від 13 до 22°C. Середньозимові температури не понижаються в межах підзони нижче ніж 6–7°C. Але лімітуючими для широколистяних лісів є не стільки середньо зимові, як мінімальні температури. Такою температурою, зокрема, для бука європейського, є -37°C. Там, де трапляються нижчі температури, бук

європейський не утворює суцільного ареалу. Під широколистяними лісами сформувалися сірі лісові (опідзолені) ґрунти, в горах – бурі лісові.

Рослинність В Європі переважають букові, дубові, грабові й липові формації. Окрім цих головних лісоутворювальних порід, долучаються ясен, клен, ільм. Чагарниковий ярус формується з ліщини, свидини, крушини, глоду, бруслини, жимолості, черемхи та ін. Азійські широколистяні ліси найбагатші на Далекому Сході, в Китаї, Японії. Це переважно мішані ліси, в яких по сусідству ростуть криптометрії, сосни, ліквідамбар (*Liquidambar*), карія, цефалотаксус, маокія і місцеві види дуба, клена, горіха, а також види з багатим підліском з барбарису, ломиносу, садового жасмину, гледичії, глоду. Ліани представлені китайським лимонником, ліаною-деревогубом.

Північноамериканські широколистяні ліси подібні до східноазійських. Вони утворюють кленово-букові, дубово-карієві ліси з дуба білого та різних видів карії (*Caria*), дубові й дубово-каштанові фітоценози. Також тут ростуть тюльпанове дерево, ліквідамбар, липа та ін. В підліску поширені глід, кизил, бруслина, падуб, рододендрони тощо. Трав'яний покрив широколистяних лісів формується переважно з тінелюбного різнотрав'я: анемона, копитняк, зеленчук, медунка, яглиця та інших видів.

У Південній півкулі *широколистяні літньозелені ліси* займають дуже обмежені площі. В умовах перезволоженого клімату вічнозелені ліси, структурно і флористично мало відрізняються від субтропічних. У Патагонії і на вогняній землі трапляються широколисті ліси з бука південного і магнолії. Підлісок таких лісів формується з бамбука і папоротей. Поряд з широколистими літньозеленими угрупованнями можуть рости араукарія бразилійська, коперніція та інші хвойні породи.

Отже, в Південній Америці виділити в чистому вигляді широколистяні літньозелені ліси практично неможливо, як і в усій південній півкулі.

Тваринне населення. Рясний зеленолистяний і трав'яний корм влітку та гілочний взимку сприяв поширенню різноманітних тварин у всіх надземних і підземних ярусах широколистяних лісів північної і південної півкуль.

Утилізує відмерлу рослинну масу в широколистяних лісах група тварин-сапрофагів, серед яких головну роль відіграють дощові черви.

Кореневу масу споживають личинки комах, переважно жуків, зокрема хрущів. У нижньому і середньому ярусах на стовбурах і гілках дерев поселяються комахи-ксилофаги – споживачі деревини (личинки жуків-оленів). Корою харчуються личинки златок. Гусениці метеликів поїдають листя різних порід дерев. Серед фітофагів є й ссавці, зокрема, дрібні гризуни – рижа полівка, лісова й жовтошия миші, а в Північній Америці білоногий і золотистий хом'ячки.

Найбільшу масу зелених кормів гілок і кори у широколистих лісах споживають великі копитні. Наприклад, лось протягом року споживає близько 7 т кормів, дещо менше – благородний олень, який в Північній Америці має назву вапіті. На сході цю функцію виконує плямистий олень, а на заході до оленя приєднується лань, кількість якої протягом останніх років значно зменшилася. Дикий кабан споживає не тільки надземні частини рослин, а й підземні (коріння, бульби, цибулини) разом з різноманітними безхребетними. У наземному ярусі чимало земноводних і плазунів: бурі жаби, тритони, саламандри. Саламандр особливо багато в лісах Північної Америки. В усій зоні нерідко трапляються ящірки і гадюки.

Комахоїдні птахи, зокрема дрозди, мухоловки, синиці, славки, пуночки збирають корм у кронах дерев і лісовій підстилці (рис. 8.26).



Рис. 8.26. Тиранова мухоловка

В північноамериканських лісах також водяться дрозди і синиці, а екологічну нішу мухоловок займають тирані або тиранові мухоловки (Tyrannidae) – найбільша родина примітивних горобиних (115 родів і 362 види). Назва родини пояснюється агресивністю цих невеличких птахів, які самовіддано захищають свою гніздову і кормову територію.

Хижаки характерні як для надземного, так і деревного ярусів. У надземному ярусі водяться хижаки, ареал яких виходить за зону широколистяних лісів: вовк, лисиця, бурий ведмідь (в минулому), горностай, ласка. На далекому сході є чорний ведмідь і єнотоподібна собака, яка інтродукована в європейських лісах. Вона тут завдає неабиякої шкоди птахам, які

гніздяться в покриві. У Північній Америці нішу чорного ведмедя займає близький до нього ведмідь барабал (*Ursus americanus*). Деревний ярус контролюють рись, дикий лісовий кіт та лісова і американська куниця, а на далекому Сході – харза (*Martes flavigula*), досить велика й своєрідна своєю будовою тіла та яскравим забарвленням куниця (рис. 8.27). Харза настільки відрізняється від інших куниць, що іноді її виділяють в окремий рід.



Рис. 8.27. Харза

Про первинне населення широколистяних лісів можна стверджувати за історичними даними та залишками природних біоценозів на територіях заповідників і національних парків, а також віддалених слабозмінених територій. Адже тривале сільськогосподарське освоєння цих біоценозів спричинило різке збіднення і цілковите зникнення, зокрема, великих ссавців.

Запаси біомаси в широколистяних літньоозелених лісах досить великі (500–400 т/га в рік). Зоомаса в цих лісах досягає 1 т/га і більше, що є одним з найвищих показників серед усіх біомів суходолу. Дещо нижчими є відповідні показники у тайговій підзоні лісів помірного поясу, хоча в південній і далекосхідній частинах тайги загальна біомаса сягає 8–10 т/га. У розріджених модринових лісах північної тайги біомаса і продуктивність значно нижчі й коливаються відповідно від 50 до 150 і від 4 до 6 т/га в рік.

Тундра й арктичні пустелі

У приполярних холодних кліматичних поясах, для яких характерна тривала зима з низькими температурами, полярною ніччю, сильними вітрами та коротким літом з цілодобовим сонячним освітленням, промені якого падають під низьким кутом і не особливо нагрівають поверхню Землі, виділяють два біоми – тундри й арктичних пустель.

Тундра. Ареал тундри займає великі євразійські й північноамериканські простори, охоплюючи чимало островів Північного льодовитого океану. Зважаючи на вічну мерзлоту та коротке прохолодне літо, низькі температури і сильні вітри, тут немає деревної рослинності.

Опадів випадає небагато (200–400 мм в рік), але в умовах низького випаровування простежується висока вологість повітря. Негативний вплив на живі організми мають значні коливання температури повітря. У всі місяці вегетаційного періоду, який триває всього 80–100 днів, можуть бути від'ємні температури. Сніговий покрив лежить 200–280 днів у році, а його товщина коливається від 20 до 50 см. А з огляду на низькі температури і короткий вегетаційний період процеси хімічного вивітрювання гірських порід сповільнені, що спричинило слабкий розвиток ґрунтового покриву.

Потужність ґрунтового профілю коливається від 10 до 30 см. Вміст поживних речовин у таких ґрунтах мінімальний внаслідок сповільнених процесів мінералізації і слабого розвитку мікроорганізмів. Найбільше в тундрі поширені полігональні (характеризуються мережами тріщин або каміння – полігонами), болотними та підзолисто-глейовими ґрунтами. Серед болотних ґрунтів виділяють торфово-глейові, дерново-глейові та торфові.

Рослинність. До екстремально несприятливих умов змогли адаптуватися небагато видів рослин. Флора тундри охоплює близько 600 видів. Водночас суворі умови спричинили низькорослість усіх видів. Висота рослин не перевищує 10–15 см, серед яких виділяють чагарниково-трав'янистий і мохово-лишайниковий яруси, а за життєвими формами – гемікриптофіти і хамефіти. З однорічних рослин (терофіти) трапляється всього два-три види, зокрема кенігія (*Koenigia islandica*). Це пояснюється тим, що для проходження всіх фенофаз за



Рис. 8.28. Карібу лісовий

один вегетаційний період терофітам не вистачає ні часу, ні достатньої кількості тепла.

У тундрі широко поширений північний олень, якого в Америці називають *карібу* (рис. 8.28). Крім рослинної їжі, вони споживають деколи лемінгів і пташині яйця. Взимку олені переважно споживають

так званий “оленячий мох”, або ягель (лишайник, що має чагарникову форму), або мігрують у лісотундру, де значно легше знайти корм.

Особливістю тундри є те, що тут трапляється багато зимозелених видів: ялівцевих (*Juniperus nana*), соснових (*Pinus pumila*); брусничних, вересових та інших, а також літньо-зелених чагарників і чагарничків, брусничних, березових та ін. Поширені тут стелюхові і шпалерні форми, які утворені різними видами вербових (*Salix polaris*, *S. reticulata* та ін.).



Рис. 8.29. Вівцебик

Трав'янисті рослини-подушки представлені кількома видами ломикаменя (*Saxifraga*), крупки (*Draba*), а також подушкоподібним чагарничком – діапензією лапландською (*Diapensia lapponica*).

Окремі рослини тундри у фенофазі цвітіння або з молодими пагонами (ломикамінь супротивнолистий – *S. oppositifolia*) входять в сувору полярну ніч і навесні репродуктивні органи відживають і продовжують розвиток. Нерідко рослини тундри мають великі яскраві квітки, що приваблює комах для запилення, оскільки вегетаційний період дуже короткий (дріада – *Drias punctata*), незабудка (*Miosotis alpestris*) та ін. Усі ці рослини за своєю фотичністю належать переважно до видів “тривалого дня”.

Зважаючи на мінливість умов від полярної межі лісу в напрямку до вищих широт тундру поділяють на субарктичну, арктичну і високоарктичну. Високоарктичну небезпідставно деякі вчені зачисляють до *полярних пустель* (В. Александрова).

У південній півкулі на субантарктичних островах південніше межі поширення деревних порід клімат океанічний з холодним літом, невеликим коливанням місячних температур, високою вологістю (середньорічна температура – близько 0°C). Важливим екологічним чинником є *сильні вітри*, які досить часто бувають ураганними. За таких умов формується угруповання з переважанням рослин, що належить до життєвих форм великих трав'янистих подушок, що сягають у діаметрі метрової величини. Вони утворені переважно злаками, до складу угруповань належать також папороті, плауни, лишайники,



Рис. 8.30. Морж

значно менше мохів, а чагарникових та чагарникових форми немає.

Зауважимо, що фітоценози тундри, а ще більше арктичних пустель, дуже вразливі до антропогенного впливу, тому господарську діяльність тут слід вести надзвичайно обачно, зважаючи на тривалість періоду їх відновлення.

Тваринне населення. Бідність рослинного покриву тундри спри-

чинила бідність видового складу і спрощену структуру тваринного населення. Короткий вегетаційний період рослин зумовив активність більшості тварин лише в літні місяці, а решту часу (понад півроку) вони перебувають в стані анабіозу (безхребетні), сплячки (хом'яки, ховрахи) або мігрують за межі тундри в південніші широти (майже всі птахи і ссавці). Лише деякі тварини здатні бути активними в тундрі протягом всього року, наприклад лемінги, деякі полівки, частково північні олені, зайці-біляки, песці, вовки, білі куріпки, полярні сови. Життя тварин в тундрі сконцентроване переважно в ґрунтово-приземному ярусі. Кількість тварин у різні роки значно коливаються залежно від кліматичних умов, а також зміни запасів рослинних кормів. Серед сапрофагів за кількістю переважають дуже дрібні круглі черви (нематоди, мікроантроподи, кліщі), а також дрібні черви (енхітреїди та дощові черви і личинки комах-типулід). За біомасою переважають дощові черви, представлені єдиним видом – ейзенією Нордшельда, довжина якої сягає 30 см. Протягом всього року зелену масу рослин споживають лемінги (*Lemmus lemmus*) і лемінгові полівки (*Alticola lemmingus*). У копитного лемінга, який поширений в західному секторі Євразії, до зими кігті третього і четвертого пальців переростають у міцні вилоподібні копита, якими він легко копає зимові підсніжні ходи і добуває їжу (листя, пагони, кору). Влітку лемінги харчуються ягодами, грибами, лишайниками і швидко розмножуються. Ховрахи і хом'яки живляться здебільшого рослинними кормами і насінням, а також деякими безхребетними. На зиму вони впадають у сплячку.

У гірських тундрах поширений сніговий або товсторогий баран. В арктичній тундрі в постльодовиковий період значно ширше, ніж тепер, був поширений своєрідний родич цих баранів – мускусний вівцебик. Нині його ареал обмежується північним узбережжям Північної Америки і деякими полярними островами, зокрема Гренландією. Відновлена популяція вівцебика на Алясці, а також на Таймирі, а також на острові Врангеля в заповідниках. Стада оленів супроводжує тундровий вовк, який має світле та пишне хутро.

Зелена маса рослин є кормом і для багатьох птахів, зокрема білої і тундрової куріпок, що змінюють літнє яскраво-коричневе опірнення на зимове білосніжне. Обидві куріпки мають циркумполярний ареал, хоч на зиму можуть мігрувати в лісотундру. Більшість тундрових птахів є перелітними: білий або тундровий лебідь, білолоба гуска, чорна, червоновола і канадська казарка, а також пуночка та подорожник лапландський з вівсянкових. Найширше представлені кулики (понад 25 видів), для яких кормом є комахи, павуки, черви, молюски, навіть дрібні рачки. Характерним мешканцем тундри є довгохвостий поморник, який руйнує гнізда птахів, поїдає яйця й пташенят, а також лемінгів і полівок.

На скелястих побережжях тундри формуються великі зграї птахів – пташині базари, де переважають кайри і чайки. Вони здебільшого харчуються рибою та іншими морепродуктами. У деяких місцях на островах можна простежувати великі лежаки морських ссавців – моржів і гренландських тюленів.

Особливу групу зоофагів утворюють комахи-кровососи й паразити. Влітку в тундрі багато комарів, мошки, оводів, що нападають на ссавців і птахів.

На островах субантарктики гніздуються пінгвіни (декілька видів), а також гігантський буревісник та капський голубок. Деякі острови є місцем розмноження моржів та морських слонів (рис. 8.30, 8.31) та південних котиків, які поживу добувають у морі. Велику загрозу для розмноження пінгвінів становить великий поморник, який поїдає яйця і пташенят.



Рис. 8.31. Морські слони

У різних варіантах тундр біомаса коливається від 10 до 50 т/га, а продуктивність – від 1 до 5 т/га за рік, тобто 10% від біомаси. На субантарктичних островах біомаса максимальна для тундр – близько 50 т/га, а продуктивність – 10 т/га за рік, що становить 20% всієї біомаси. Біомаса **арктичних пустель** мінімальна і не перевищує 5–10 т/га, а щорічна продуктивність (3–5 ц/га), що дорівнює менше 10% від загальної біомаси.

8.5. Центри походження культурних рослин та свійських тварин

Землеробська культура в деяких народів виникла понад 10 тис. років тому. За цей період людство залучило в агровиробничий процес понад 2 500 видів диких рослин, що становить 5% від кількості відомих науці видів. Ці рослини займають тепер значні площі посівів і насаджень на місці колишньої лісової, лучної та болотної рослинності.

Галузь біогеографії, що вивчає центри походження та поширення культурних рослин, їхню пристосованість до ґрунтово-кліматичних умов у різних регіонах суходолу, називають *географією культурних рослин*.

За походженням і віком культурні рослини поділяють на три групи: *давні*, або *археофіти*, *сегетальні*, або ті, що ростуть у посівах сільськогосподарських культур, і *молоді*, або *неофіти*. Час і місце залучення давніх (археофітних) видів у культуру землеробства з'ясувати дуже важко, тому що їхні прародичі в природному стані не збереглися або невиявлені. Центри походження таких культурних рослин визначені за опосередкованими ознаками. До цієї групи належать просо, сорго, горох, біб, фасоль та інші види.

Сегетальні види рослин стали об'єктами землеробської культури в тих регіонах, де культурні рослини не змогли належним чином адаптуватися до ґрунтово-кліматичних умов і давали низький врожай. Зокрема, внаслідок просування землеробства на північ озиме жито витіснило вимогливішу до природних умов пшеницю, а така культура, як рижій льоновий (*Camelina alyssum*), яка поширена в Західному Сибірі як олійна, в умовах Полісся супроводжує посіви льону.

Молоді (неофітні) види культурних рослин походять від предків, які досі поширені в дикому стані. З огляду на це з'ясувати центри походження їхнього окультурення значно легше. До таких видів належать плодові (яблуна, груша, слива, вишня, агрус, смородина, малина, суниця), усі баштанні (кавун, диня) та овочеві (буряк, редька, ріпа, редиска, морква) та ін.

Селекціонерам добре відомо, що для виведення нових високоврожайних і стійких до захворювання сортів культурних рослин найліпшим матеріалом є дикорослі види. Саме це стало поштовхом для ретельних досліджень центрів походження культурних рослин і свійських тварин. Вивчення географії культурних рослин започаткували ще древні вчені. Вони вважали, що протягом тисячоліть людина вирощує деякі рослини, і що ці рослини суттєво вирізняються від їхніх прародичів, втрачають деякі природні властивості. Зокрема, деякі рослини втрачають властивості до природного розсіювання, а свійські тварини – захисне забарвлення шкіри, властиве їхнім диким предкам.

У новий і новітній часи географію культурних рослин розробляли такі всесвітньо відомі дослідники, як О. Гумбольдт, Ч. Дарвін, А. Декандоль. А. Декандоль вперше 1880 року описав географічні області походження культурних рослин. Його описи стосуються великих регіонів, в тому числі й цілих континентів.

Визначенням центрів походження культурних рослин і свійських тварин все дослідницьке життя займався видатний російський біогеограф і генетик, академік М. Вавилов (1887–1943). Він запропонував новий метод, який назвав *диференційованим*. Сутність цього методу полягає в тому, що колекцію певної культурної рослини, зібраної в різних місцях вирощування, детально аналізують з морфологічного, фізіологічного й генетичного поглядів, визначають область максимального зосередження різноманітності форм, ознак і різновидів. Такий аналіз дає змогу визначити вірогідні місця залучення дикого виду в культуру. Разом із співробітниками М. Вавилов зібрав унікальну колекцію культурних рослин, яка налічує понад 250 тис. позицій. М. Вавилов вважав, що для виникнення центру походження культурних рослин необхідною умовою є не лише багатство дикорослої флори, придатної для вирощування, а й наявність високої земле-

робської культури. Він виділив сім головних географічних центрів походження культурних рослин (рис. 8.32).

Послідовники М. Вавилова (Ф. Бахтеєв, П. Жуковський, О. Купцов та інші) продовжили вивчення центрів походження культурних рослин. Виділені М. Вавиловим центри доповнено новими, які разом утворили єдину систему центрів походження культурних рослин з 12 регіонів (рис. 8.33).

1. *Китайсько-Японський*. Звідси походить понад 100 видів культурних рослин, зокрема, рис, соя, гречка, просо, ячмінь (багаторядний та голозерний), чумиза, овес (голозерний), квасоля, редька, яблуна, груша, абрикос, слива, хурма, можливо апельсин, цибуля, шовковиця, цукрова китайська тростина, чайне дерево, коротковолокнистий бавовник, женьшень тощо.

2. *Індонезійсько-Індокитайський*. Звідси походять деякі сорти рису, бананів, хлібного дерева, кокосової та цукрової пальм, цукрової тростини, окремі сорти лимона, бавовнику азійського, високорослих видів бамбука та ін.

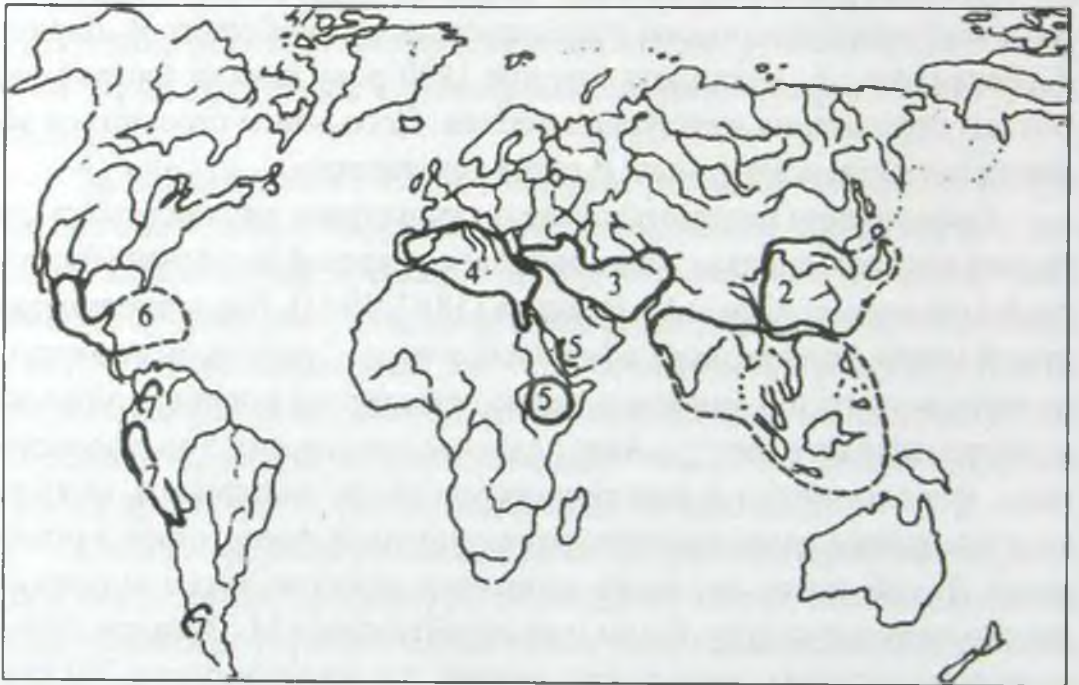


Рис. 8.32. Центри походження культурних рослин (М. Вавилов)

1 – Південноазійський тропічний; 2 – Східноазійський; 3 – Південнозахідноазійський; 4 – Середземноморський; 5 – Ефіопський; 6 – Центральноамериканський; 7 – Андійський

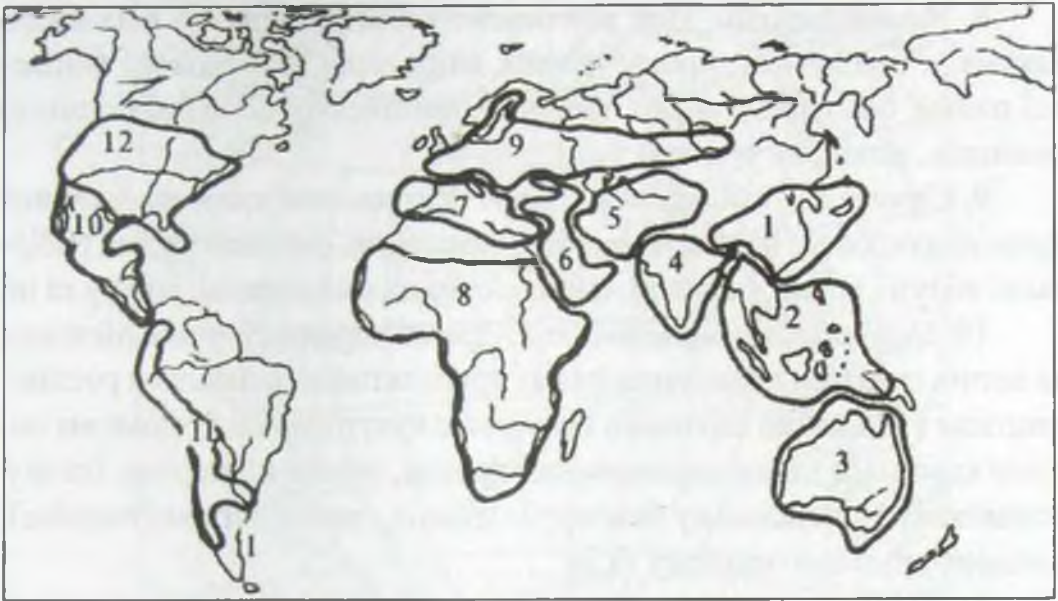


Рис. 8.33. Центри походження культурних рослин (П. Жуковський):

1 – Китайсько-Японський; 2 – Індонезійсько-Індокитайський; 3 – Австралійський; 4 – Індостанський; 5 – Середньоазійський; 6 – Передньоазійський; 7 – Середземноморський; 8 – Африканський (Ефіопський); 9 – Європейсько-Сибірський; 10 – Центральоамериканський; 11 – Південноамериканський; 12 – Північноамериканський

3. *Австралійський*. Флора цього центру дала людству 9 видів бавовнику, 21 вид тютюну, декілька видів рису, льон новозеландський, евкаліпти. Загалом ця флора центру бідна на їстівні плоди, тут використовують інтродуковані види.

4. *Індостанський*. Півострів є батьківщиною кулястозерної пшениці, деяких сортів квасолі, баклажанів, огірків, джута, цукрової тростини, нуту, індійської коноплі, чорного перцю, кориці, манго, апельсинів, мандаринів, лимонів та ін.

5. *Середньоазійський*. З давніх часів тут вирощували абрикоси, грецький горіх, фісташку, мигдаль, гранат, інжир, персики, виноград, груші, дикі види яблуні, квасолю, чину, диню, пшеницю м'яку тощо.

6. *Передньоазійський*. Звідси походять пшениця одно- і двозерна, жито, ячмінь, синя люцерна, еспарцет, вика, гарбуз, алича, черешня, виноград та ін.

7. *Середземноморський*. Тут розпочали окультурення дикого винограду, вівса, льону, маку, білої гірчиці, оливкового дерева, капусти, моркви, буряка, цибулі, часнику та інших видів.

8. *Африканський*. Цей континент є батьківщиною всіх видів кавуна, а також рису, проса, деяких видів кави, оливкової і фінікової пальм, бавовнику, сорго, твердої й англійської (28-хромосомної) пшениць, цикорію, орхідей та ін.

9. *Європейсько-Сибірський*. З цим центром пов'язано виникнення культур цукрового буряка, конюшини, люцерни, європейської та сибірської яблуні, груші, черешні, ожини, суниці, смородини, агрусу та ін.

10. *Центральноамериканський*. Древні народи сучасної Мексики та інших центральноамериканських країн активно займалися рослинництвом з головною харчовою культурою кукурудзою і декількома видами квасолі, а також вирощували гарбузи, червоний перець, батату, соняшник, американську бавовну – упленд, динне дерево (папайю), плодову опунцію, махорку та ін.

11. *Південноамериканський*. Анди – батьківщина найдавніших видів картоплі та різних видів помідорів, арахісу, хінного дерева, ананасів, каучукового дерева – гевеї, суниці чилійської, довговолоконистого “єгипетського” бавовнику, “турецького” тютюну та ін.

12. *Північноамериканський*. Звідси в культуру ввійшло багато видів дикого винограду та соняшника, люпину і слив, а також великоплідної журавлини і високорослої лохини.

Найбільші площі сьогодні у світі займають три “головні хліби людства” – рис, пшениця й кукурудза, на дещо менших ростуть ячмінь, жито, овес, просо, сорго. Великі площі займають крохмальні рослини (картопля в країнах з помірним кліматом), а в областях з жаркішим кліматом – батат, ямс, таро та ін.

Центри приручення свійських тварин вивчено значно менше, ніж центри походження культурних рослин. Причиною цього є насамперед те, що диких предків багатьох тварин людина винищила.

Схему центрів приручення свійських тварин вперше розробила група фахівців під керівництвом М. Вавилова 1934 року, а опубліковано 1938 року (В. Алексєєв, 1984). З деякими змінами пропонуємо цю схему для вивчення центрів одомашнення свійських тварин. Великими крапками показані головні центри, малими – ймовірні межі периферії приручення коня та великої рогатої худоби (рис. 8.34).

Дослідники припускають, що країни Близького Сходу й узбережжя Середземного моря були батьківщиною великої рогатої худоби,



Рис. 8.34. Центри одомашнення свійських тварин (М. Вавилов):
 1 – Китайсько-Малайський; 2 – Індійський; 3 – Південно-Західноазійський; 4 – Середземноморський; 5 – Андійський; 6 – Тибето-Памірський;
 7 – Східнотуркистанський; 8 – Східносуданський; 9 – Абісінський;
 10 – Південномексиканський; 11 – Саяно-Алтайський

кіз, овець, свиней, собак, ослів; степові райони Азії і Європи – коней; Аравія – верблюдів; Індія – бика голяла і курей; Південна і Південно-Східна Азія – буйвола і бика бантенга; Північна Азія – оленів; Африка – цесарок; Північна Америка – індиків; Південна Америка – лам. Нижче подана коротка характеристика центрів приручення свійських тварин.

1. *Китайсько-Малайський*. З цього центру походять: золота рибка, кілька видів шовкопряда, індійська бджола, кури, качки, китайські гуси, кілька видів свиней, ймовірно собака.

2. *Індійський*. Тут приручено індійську бджолу, курей, павичів, собак, індійського kota, зебу, азіатського буйвола, бика-гаяла.

3. *Південно-західноазіатський*. У цьому центрі приручено велику рогату худобу, кіня східного типу, вівцю, козу, свиню, одногорбого верблюда-дромедара, голубів.

4. *Середземноморський*. З цього центру походять велика рогата худоба, кінь західного лісового типу, вівця, коза, свиня, качки, гуси нільські, кролик, кіт, антилопа-газель.

5. *Андійський*. Тут приручено ламу, альпаку, мускусну качку, морську свинку.

6. *Тибето-Памірський*. В цьому центрі приручено яка.

7. *Східнотуркестанський*. Тут приручено двогорбого верблюда-бактріана.

8. *Східносуданський* центр є батьківщиною одnogорбого верблюда-дромедара.

9. *Абіссінський*. Тут приручено нубійського осла, бджолу Адансона.

10. *Південномексиканський* центр – батьківщина індика.

11. У *Саяно-Алтайському* центрі приручені курдючна вівця та північний олень. Процес одомашнення диких тварин продовжується. Зокрема, у перехідному стані, на стадії від диких до свійських тварин перебувають плямисті олені, песці, соболі, норки, нутрії, олені-марали, лосі та ін. У цьому випадку центри їхнього приручення переважно збігаються з ареалами сучасного поширення.

Запитання для контролю і самоконтролю

1. Що означає поняття “ареал”?
2. Назвіть головні типи ареалів.
3. Як поділяють ареали за величиною території?
4. Які чинники впливають на розселення організмів?
5. Які види вважають ендемічними і за якими ознаками їх поділяють?
6. Які види належать до реліктових? Що таке формаційні релікти?
7. Що розуміють під поняттям “біом”?
8. Які чинники впливають на формування біомів?
9. Що розуміють під поняттям “ідеальний континент”?
10. Що означає “реліктова”, “міграційна” та “неоендемічна” складові біоти?
11. Яким чином морфоструктурні елементи континентів впливають на формування біомів?
12. Охарактеризуйте ареали, рослинність, тваринне населення та запаси біомаси біомів:
 - а) вологих екваторіальних і тропічних лісів;
 - б) тропічних листопадних лісів, рідколій і чагарників;
 - в) саван, степів, прерій і пампи;
 - г) пустель;
 - д) субтропічних твердолистяних лісів і чагарників;

- е) лісів помірного поясу;
 - є) тундри і арктичних пустель.
13. Що вивчає географія культурних рослин?
 14. Для чого потрібно знати прародичів культурних рослин та свійських тварин?
 15. Охарактеризуйте внесок М. Вавилова в дослідження центрів походження культурних рослин та свійських тварин.
 16. Охарактеризуйте центри походження культурних рослин та одомашнення свійських тварин.

Список літератури

- Биогеография: Учебник. для студ. вузов / Г. М. Абдурахманов, Д. А. Криво-
луцкий, Е. Г. Мяло, Г. Н. Огуреева. М., 2003.
- Вальтер. Г. Общая геоботаника. М., 1982.
- Воронов А. Г., Дроздов Н. Н., М'яло Е. Г. Биогеография мира: Учебник для
студ. геогр. спец. ун-тов. М., 1985.
- Географія рослин з основами ботаніки: Навч. посіб. // За ред. С. Морозюк.
К., 1991.
- Делеган І. В., Делеган І. І., Делеган І. І. Біологія лісових птахів і звірів. Львів,
2005.
- Жизнь животных: В 7 т. 2-е изд М., 1983–1989.
- Жизнь растений: В 6 т. М., 1976–1982.
- Киселев В. Н. Биогеография с основами экологии: Учеб. пособие. Мн.,
1995.
- Лопатин И. К. Зоогеография. Мн., 1989.
- Пузанов І. І. Зоогеографія. Київ; Львів, 1949.
- Фесенко Г. В., Бокотей А. А. Птахи фауни України: польовий визначник.
К., 2002.
- Фукарек. Ф Растительный мир Земли. / Пер. с англ. М., 1982.
- Экологические очерки о природе и человеке. / Под. ред. Б. Гржимека. Со-
кращ. пер. с нем. М., 1988.
- Władysław Szafer. Ogólna geografia roślin. Warszawa, 1964.

9. ФЛОРИСТИЧНА, ФАУНІСТИЧНА ТА БІОТИЧНА РЕГІОНАЛІСТИКА

Нагромадження даних про поширення рослин і тварин на Земній кулі стало підставою для порівняння окремих територій за домінантними, ендемічними та реліктовими видами. Таке порівняння дало змогу спочатку розробити схеми окремо для флористичного й фауністичного районування, а згодом синтезувати їх у єдине біогеографічне або біотичне районування (П. Второв, Н. Дроздов, 1978). В основі біогеографічного районування лежить регіонально-генетичний принцип, тобто спільність походження певних таксонів (видів, родів, родин тощо) організмів у межах території з однорідними або подібними екологічними умовами.

Важливим показником оригінальності регіонів є наявність у складі біоти ендемічних видів, що разом з абіотичними особливостями (геокомпонентами) життєвого середовища є пріоритетними ознаками для їх виділення.

Для всіх видів районування здебільшого використовують таку систему таксономічних одиниць: царство—область—провінція—округ—район. Ми подаємо аналіз флори, фауни й біоти на рівні царств і областей, а в окремих випадках і підобластей. Характеризуємо царства та області за добре вивченими групами вищих рослин і хребетних тварин. Характеристику провінцій та підпровінцій подаємо лише стосовно біотичного районування території України, головню на підставі поширення фітоценозів.

Для об'єктивної характеристики регіонів важливе значення мають палеоботанічні та палеонтологічні дані, які разом з відомостями про сучасні біотопи та кліматичні умови дають ключ до вивчення генезису не лише біоти, а й географічних ландшафтів загалом.

9.1. Деякі загальні закономірності біотичної регіоналістики

Усі види рослин, що населяють певну територію (регіон, країну тощо), незалежно від умов їх зростання та участі в тих чи інших рослинних угрупованнях, становлять флору певної території. До складу флори зазвичай не зачисляють культурні рослини. Проте якщо занесений свого часу людиною свідомо чи несвідомо вид здичавів або проник у природні угруповання, то його розглядають як складову флори.

Фауна – це сукупність усіх видів тварин певної території, яка тісно пов'язана з флорою. Іноді термін “фауна” застосовують для характеристики складу тварин того чи іншого часу, наприклад, юрська, міоценова чи сучасна фауна. Фауна того чи іншого регіону формується в процесі історичного розвитку різних груп тварин (фауністичних комплексів) та окремих видів, що проникли на цю територію з інших регіонів у різний історичний час. У будь-якому регіоні є види флори – автохтони (грец. *autochton* – туземний, корінний житель). Це види, які виникли на території, яку займає певна флора, та існують тут від часу становлення цієї флори, та види алохтони (грец. *allos* – чужий, інший і *chton* – земля), які, виникнувши за межами певної флори, проникли на її територію внаслідок розселення. Співвідношення між автохтонними й алохтонними таксонами в різних флорах і фаунах різне. Аналізуючи алохтонні елементи флори, з'ясовують не лише їхні ареали, а й питання про те, звідки і яким чином вони потрапили на територію, флора якої вивчається. Наведені закономірності стосовно флори великою мірою характерні й для фауни, а отже, і для біоти загалом. Сукупність флори й фауни на певній території формують її біоту.

Флора характеризується певними ознаками, що дає змогу не лише вивчати її, а й зіставляти їх переліки у процесі порівняльного дослідження. Важливими ознаками будь-якої флори є систематичний склад, ендемізм, історизм, зв'язок з іншими флорами тощо. Флора будь-якої території пов'язана з флорами інших територій і водночас є частиною єдиної флори Землі. Зв'язки окремих флор дуже різноманітні; отже, процес становлення флори певної території (*флорогенез*) – це надзвичайно складне явище. Види, що становлять флору певної території, вирізняються генезисом, віком, рясністю тощо.

Вивчення видового складу флори дає уявлення про загальну кількість видів, їх розподіл між таксонами вищого рангу (родами, родинами і т. д.). Перелік видів, що формують флору певного регіону, є його багатством. Різним флорам властиві різні співвідношення між дерев'янистими і трав'янистими рослинами, між одно-, дво- й багаторічниками. Екологічна природа флори яскраво виявляється і у співвідношеннях життєвих форм. Кожній флорі властиві певні кількісні співвідношення видів, що належать до різних систематичних груп.

Порівняння флори і фауни певної території із суміжними дає змогу через окремі види (роди, родини) налагоджувати зв'язки з відповідними біотами (реліктова, ендемічна, міграційна). Наявність ендеміків у складі біоти свідчить про її самобутність; чим вищий таксономічний ранг ендеміка і більша його систематична ізольованість, тим біоту вважають самобутнішою

Шляхи історичного становлення біоти визначають на підставі вивчення елементів флори, в які об'єднуються види (роди, родини), близькі за поширенням і походженням. Види, що належать до складу флори і фауни і мають подібні ареали, розглядають як географічний елемент біоти. Види, які мають спільне географічне походження, розглядають як генстичний елемент біоти. Уявлення про генетичні елементи біоти будуть достовірними за умови, якщо у процесі їх дослідження беруть до уваги не лише поширення таксонів у межах досліджуваної території, а й загальне тло їхніх ареалів.

Визначення географічних елементів біоти має важливе значення не тільки для розкриття просторових зв'язків таксонів, а й є необхідною умовою для розкриття генезису біоти. Характер географічного поширення рослин зумовлюється як умовами середовища, так і історичним періодом виникнення та розселення видів. Проте накладання ареалів один на одного, зокрема рослин, певної флори, може мати вторинний характер і бути відповіддю (реакцією) екологічно близьких видів на ідентичні умови природного довкілля.

9.2. Флористичне районування суходолу

Під час вивчення флори важливого значення набуває аналіз *ендемічних* та *реліктових* видів у її складі. Саме ендеміки та релікти

зумовлюють специфіку флори і вирізняють її від інших флор. Різні флори характеризуються різним характером і різним ступенем розвитку ендемізму, що може коливатися в значних межах. Вік ендеміків може бути різним, що також важливо для з'ясування специфіки тієї чи іншої флори. Наявність реліктів у флорі є свідченням змін, що відбулися в ній протягом певного історичного часу. Проте релікти, як і ендеміки, можуть мати різний вік. Аналізуючи генезис флори, насамперед з'ясовують відносний вік певних видів, зокрема, ендеміків і реліктів певної флори, їх сучасне положення, зв'язки з іншими видами. Чітких, різко виражених меж між флорами в природі немає. Склад флор змінюється як у просторі, так і в часі. Саме з огляду на це питання класифікації флор є складним. Виділення одиниць флористичного районування (*фітохоріонів*) базується на флористичному принципі й має ієрархічний характер.

Флори, різні за своїм складом у тих або інших одиницях районування, об'єднують на підставі подібності їхнього складу. Подібність флор визначається як за кількісними показниками (абсолютна кількість або відсоток подібних і відмінних таксонів), так і за ступенем систематичної спорідненості представників різних груп рослин. Особливо важливо у флористичному районуванні брати до уваги ендемізм, ступінь його вираження, локалізацію ендеміків. У системі флористичного районування під час визначення значення тієї чи іншої територіальної одиниці дуже важливо брати до уваги таксономічний ранг ендеміків флори. Основою для побудови системи флористичного районування є поширення видів таких відділів, як *покрито- й голонасінні*.

Відмінності між фітохоріонами, особливо вищого рангу, не можна пояснити лише сучасними природними умовами, зокрема кліматом. У межах тропічного поясу на підставі особливостей флори виділяють два царства. Очевидно, що на формування флори значний вплив мали історичні чинники. Флора кожного царства формувалася своїми шляхами. Важливе значення мали зміни конфігурацій материків, переміщення земної кори як у горизонтальному (рух плит), так і у вертикальному (опускання і підняття суші) напрямках. Унаслідок цих процесів у різні періоди історії Землі у певних регіонах припинявся вільний обмін флорами або, навпаки, створювалися умови для зв'яз-

ку між флорами, що раніше були роз'єднані. Розглядаючи питання формування флор, треба зважити й загальну еволюцію рослинного світу, внаслідок якої одні таксони вимирали, а інші виникали. В умовах ізоляції внаслідок геологічних процесів це вело до збільшення своєрідності флор кожної з відокремлених територій.

На суходолі є регіони, котрі за характером флори суттєво відрізняються між собою. Такі регіони називають “*флористичними царствами*”. Їх виділяють здебільшого шість. *Царство* – це вища ієрархічна одиниця. Царства поділяють на *області*, а ті – на *провінції*. Нижчою одиницею є *округ*. Крім основних одиниць, наявні й проміжні категорії – підцарство, підобласть тощо.

Флористичні царства виділяють на підставі високого родового й видового ендемізму та наявності ендемічних таксонів вищого рангу. Для флористичної області характерний є також певний набір панівних родин з відносно постійним їхнім співвідношенням. Фітохоріони всіх рангів характеризуються своєрідністю флори, чим і зумовлюється їхнє розмежування. А. Тахтадж'ян флору суходолу поділяє на шість царств, у межах яких виділяє 34 області (рис. 9.1).

Голарктичне царство

Голарктичне флористичне царство – найбільше за площею. Воно охоплює позатропічну частину північної півкулі, тобто всю Євразію, за винятком Індокитаю та Індостану, що лежать на південь від тропіка Козерога, північну позатропічну Африку і майже всю Північну Америку. На території Голарктики трапляються арктичні пустелі, тундри, ліси (хвойні, мішані, широколистяні літньозелені, субтропічні), середземноморські ліси і чагарники, степи, прерії, напівпустелі, пустелі, рослинність гір помірних широт.

У складі флори цього царства наявно 50 повністю або частково ендемічних родин, зокрема гінкгові, телігонові, адоксові, букові, платанові, розові, вербові, селерові тощо. Найбагатша серед флор Голарктичного царства флора *Бореального підцарства*. Вона налічує в своєму складі багато ендемічних родин і родів; для деяких областей характерна наявність значної кількості давніх і примітивних родин і родів.

Циркумбореальна область, яка є найбільшою в Бореальному підцарстві, охоплює всю Європу (крім Середземномор'я), Північну



Рис. 9.1. Флористичні регіони суходолу (А. Тахтадж'ян)

I. *Голарктичне царство*. Области: 1 – Циркумбореальна; 2 – Східноазійська; 3 – Атлантично-Північноамериканська; 4 – Скелястих гір; 5 – Макаронезійська; 6 – Середземноморська; 7 – Сахаро-Аравійська; 8 – Ірано-Туранська; 9 – Мадреанська (Сонорська);

II. *Палеотропічне царство*. Области: 10 – Гвінео-Конголезька; 11 – Судано-Замбезійська; 12 – Калахарі-Намібська; 13 – островів св. Олени і Вознесіння; 14 – Мадагаскарська; 15 – Індійська; 16 – Індокитайська; 17 – Малазійська; 18 – Фіджійська; 19 – Полінезійська; 20 – Гавайська; 21 – Новокаледонська;

III. *Неотропічне царство*. Области: 22 – Карибська; 23 – Гвіанського нагір'я; 24 – Амазонська; 25 – Центральнобразильська; 26 – Андійська;

IV. *Капське царство*. Области: 27 – Капська;

V. *Австралійське царство*. Области: 28 – Північно-Східноавстралійська; 29 – Південно-Західноавстралійська; 30 – Центральноавстралійська;

VI. *Голантарктичне царство*. Области: 31 – Хуан-Фернандеська; 32 – Чилійсько-Патагонська; 33 – Субантарктичних островів; 34 – Новозеландська; а – межі царств, б – межі областей

Анатолю, Кавказ (крім Талишу й аридних областей), Урал, Сибір (крім південно-східної частини течії р. Амур), Камчатку, Північний Сахалін, північні Курильські острови (на північ від о. Ітуруп), Алеутські острови, Аляску і більшу частину Канади. У флорі області немає ендемічних родин. Кількість ендемічних родів також порівняно незначна. До них належать кінський часник, лунарія, шиверекія, сольданела, яглиця (рис. 9.2), медунка, водяний різак, гніздівка тощо. Більшість ендемічних родів зростає в Піренеях, Альпах і на Кавказі. Найбільш насичені ендемічними видами Піренеї, Альпи, Карпати, Крим, Кавказ, гори Сибіру і Канади.



Рис. 9.2. Яглиця звичайна



Рис. 9.3. Калина звичайна

Характерними для Циркумбореальної області з хвойних є види сосни, ялини, ялиці, модрина, в Канаді – тсуги і туї; з широколистяних – дуба, бука, берези, вільхи, клена, граба, тополі, верби, ясени, в'яза, липи, горіха, хмелеграба, кизилу. Досить поширені види сливи, глоду, груші, яблуні, горобини, рододендрона, калини (рис. 9.3), бузини тощо.

Більша частина Циркумбореальної області зайнята хвойними, мішаними і широколистяними лісами. На півночі області переважають болота і тундра, на півдні – лісостеп і степ. У горах рослинність формується відповідно до закономірностей вертикальної поясності. Пояс високогірної рослинності найбагатший ендемічними таксонами.

Східноазійська область охоплює Східні Гімалаї, гірську Північну М'янму, гірський Північний Тонк, значну частину континентального Китаю і о. Тайвань, півострів Корею, острови Рюкю, Кюсю, Сікоку, Хонсю, Хоккайдо, південні острови Курильської гряди, південну і центральну частини Сахаліну, Примор'я, значну частину басейну р. Амур, а також південно-східну частину Забайкалля і східну та північно-східну частини Монголії. Флора області дуже своєрідна й багата. В її складі 14 ендемічних родин і понад 300 ендемічних родів; усього близько 17 тис. видів. Такі ендемічні роди, як гінкго (рис. 9.4), елеутерокок, лимонник, магнолія та деякі інші свідчать, безумовно, про давній вік цієї флори.

Атлантично-Північноамериканська область займає простір від атлантичного узбережжя Північної Америки до Великих рівнин

і від узбережжя Мексиканської затоки до південних районів Канади. Флора цієї області характеризується великим багатством і високим ендемізмом. Ендемічними тут є дві родини і майже 100 родів; дуже багато ендемічних видів, серед яких чимало третинних реліктів. Дослідженнями виявлено, що у флорі Атлантичного узбережжя Північної Америки і флорі Східної Азії є багато спільних родів і близьких вікарних видів, що, безумовно, свідчить про існування



Рис. 9.4. Гінкго дволопатеве

в минулому зв'язків між Азією і Північною Америкою. Ці зв'язки були двобічними, проте основною все ж була флора Східної Азії.

Область Скелястих гір розміщена в межах Західної Канади і західних штатів Північної Америки, від Аляски до Нью-Мехіко. Її флора близька до флори Циркумбореальної області, водночас і досить самотуння для виділення в самостійну. Тут є одна ендемічна родина, кілька десятків ендемічних родів і значна кількість ендемічних видів. Переважають на території області хвойні ліси, до складу яких належать сосна жорстка, туя складчаста, секвоя вічнозелена (рис. 9.5).

Макаронезійська область охоплює Азорські острови, Мадейру, Канарські острови та острови Зеленого Мису. Тут порівняно небагато ендемічних родів. Найбагатша флора Канарських островів, яка характеризується досить високим видовим ендемізмом. Значна частина ендемічних видів є давніми, реліктовими. Це види лавру (рис. 9.6), суничника, чагарникової капусти. Для рослинного покриву Макаронезії характерні вічнозелені лаврові ліси, які серед сучасних



Рис. 9.5. Секвоя вічнозелена:
а – стовбур, б – хвоя



Рис. 9.6. Лавр благородний

рослинних формацій є найближчими до міоценових і пліоценових лісів Європи і Кавказу.

Середземноморська область охоплює Піренейський, Апенінський і Балканський півострови, острови Середземного моря, Мароко, Північний Алжир, Туніс, північно-західну Триполітанію, узбережжя Палестини, Ліван, західну Сирію, західну Анатолію, а також південно-гірську частину Криму і Чорноморське узбережжя Кавказу. Ендемічними у флорі області є родина афілантових, близько 150 родів, більшість з яких належать до родин капустяних, кипарисових, бобових, селерових, айстрових і злакових. Видовий ендемізм у флорі області досягає 50%.

Природний рослинний покрив Середземномор'я зберігся тільки в деяких гірських районах. На рівнині та в передгір'ях він дуже видозмінений або й цілком знищений і замінений культурною флорою. Типовими рослинними угрупованнями області є жорстколисті і хвойні ліси з дубів кам'яного і коркового, лаврів, каштана посівного, сунічника дрібноплідного, миртів, оливки, сосен чорної, далматської, пінії, ялиць білої, грецької, македонської, кедрів ліванського (рис. 9.7) і атласького, а також, різноманітні формації чагарників і чагарничків (шибляк, гарига) з дуба пухнастого, граба, оливки, подушкоподібних форм астрагалів та інших видів.



Рис. 9.7. Кедр ліванський

Сахаро-Аравійська область охоплює пустелі Північної Африки, Аравійського півострова і Малої Азії. Всього у флорі області налічується близько 1500 видів, понад 300 з яких є ендемічними. У рослинному покриві переважають пустельні та напівпустельні формації та рідколісся. До цієї області належить найбільша пустеля світу Сахара (близько 1300 видів на

9 млн км²). У цій пустелі виникла дуже цікава життєва форма, так звана “їєрихонська роза”, що характерна для рослин з різних родин. Цікавими є також їстівні лишайники. Зокрема, аспіцилія кущова, леканора їстівна, алекторія борозниста, що відомі під назвою “манни небесної”.



Рис. 9.8. Саксаул чорний

Ірано-Туранська область розміщена в межах Передньої, Середньої та Центральної Азії від Центральної і Східної Анатолії на заході до пустелі Гобі на сході. Флора цієї області характеризується досить високим родовим і особливо видовим ендемізмом (близько 25%). Найпоширенішими рослинними формаціями є напівпустельні та пустельні, в окремих місцях збереглися реліктові ділянки мезофільних і значні площі ксерофільних дубових лісів. Представниками ендемічних родин тут є акантолимон, бунгея, колідіум. Багато ендемічних родів налічують родини хресто- та складноцвітих, маревих, гвоздичних.

Мадреанське, або Сонорське підцарство (область) займає простір від південного заходу Орегони через Каліфорнію до північної частини нижньої Каліфорнії і охоплює жаркі пустелі від Південної Каліфорнії до Аризони, Нью-Мексіко та Техасу і далі на південь до Мексиканського нагір'я, більшу частину Невади та Юти й окремі частини сусідніх штатів США. У флорі підцарства є чотири ендемічні родини і значна кількість ендемічних родів (близько 10%); видовий ендемізм досягає 40%. Характерними є види сумахи, фісташки (рис. 9.9), глоду, модрини, кипариса.

Палеотропічне царство

Палеотропічне царство охоплює тропіки Старого Світу: Африку до Капського царства, Мадагаскар і Сейшельські острови, півострів Індостан, Малайзію та Полінезію. До його складу належать всі тропічні острови Тихого океану. Флора цього царства дуже багата і своєрідна. Тут близько 40 ендемічних родин, найбільш



Рис. 9.9. Фісташка техаська

відомими з яких є непентесові, бананові, панданові та ін. Рослинний покрив царства дуже різноманітний. Тут трапляються різні типи тропічних лісів, мангри, савани, колюче рідколісся, тропічні зарості чагарників, напівпустелі, пустелі, болота і високогірна рослинність тропіків.

Царство поділяють на 12 областей. Тут є дві відокремлені флори – африканська та індомалайська, що знаходяться на значній відстані одна від одної.

Флора *Африканського підцарства* дуже своєрідна – чверть усіх квіткових рослин є ендеміками. Саме тут, у пустелях Намібії, росте вельвічія дивна (*Welwitschia mirabilis*), яка належить до однойменної родини ряду гнетових відділу голонасінних і є далекою родичкою нашої ефедри того ж ряду гнетових (рис. 9.10). У Суданській області



Рис. 9.10. Вельвічія дивна

налічують 25 ендемічних родів рослин. Деякі з них є спільними з Мадагаскарським царством. Ендемом цієї області є баобаб (*Adansonia digitata*, рис. 9.11) – дерево висотою 10–25 м з дуже могутнім стовбуром (до 20 м в діаметрі), життя якого триває до п'ять тисяч років.



Рис. 9.11. Баобаб

Мадагаскарське підцарство (область) характеризується високим ендемізмом (85%). Тут є 9 ендемічних родин, 300 ендемічних родів і багато видів. За кількістю видів на першому місці орхідні, потім айстрові і молочайні, значна кількість пальм, зокрема сейшельська (*Lodoicea seychellarum*), а також дерево мандрівників (*Ravenala madagaskariensis*, рис. 9.12). Мадагаскарська флора має споріднені зв'язки з малайзійською, що характеризується високим ендемізмом і наявністю великої кількості давніх, примітивних форм квіткових рослин.

Індомалайзійське підцарство характеризується надзвичайним багатством

флори, за специфікою якої його поділяють на п'ять областей. Тут трапляється 11 ендемічних родин і дуже багато ендемічних родів і видів, кількість яких ще й досі не відома. Найбільшу цікавість викликає родина дегенерієвих, представники якої мають примітивну квітку паразитного роду рафлезія, один з видів якого має квітку метрової величини, та пальми, що відіграють важливу роль у формуванні рослинних угруповань Індомалазії.

Самобутньою є флора *Полінезійського підцарства*, до складу якого належать *Гавайська й Полінезійська області*. Ця острівна флора характеризується досить високим родовим і дуже високим видовим ендемізмом (до 90%). Ендемічних родин тут немає. Виявлено зв'язки з індомалазійською й африканською флорами.

Новокаледонське підцарство (область). Це також острівна флора, що характеризується високим ендемізмом. У її складі 5 ендемічних родин і понад 130 родів, багато не лише ендемічних, а й примітивних видів. Саме тут трапляється 6 з 12 безсудинних родів квіткових. Флора Новокаледонської області споріднена з індомалазійською та австралійською флорами. На Новій Каледонії зростає близько 2700 видів, 90% з них є ендеміками. Найбільша кількість ендемічних видів з родин пальмових, маренових, аралієвих, бобових, миртових та ін. Ендемічною для цієї області серед хвойних є паразитна рослина паразитаксус (*Parasitaxus*) з родини подокарпових.

Неотропічне царство

Неотропічне царство займає тропічну частину півострова Флорида, низовини й узбережжя тропічної Мексики, всю Центральну Америку, Антильські та інші тропічні острови, більшу частину Південної Америки, крім півдня континенту. У флорі Неотропіків є близько 25 ендемічних родин, багато ендемічних родів і видів. Флора цього царства має багато спільних родів з Палеотропіками, що



Рис. 9.12. Равенала мадагаскарська – дерево мандрівників



Рис. 9.13. Гевея бразильська

свідчить про наявність у минулому тісного зв'язку між цими царствами.

Неотропічне царство поділяють на п'ять областей: Карибську, Амазонську, Бразильську, Андійську і Гвіанського нагір'я.

У флорі *Карибської області* є дві ендемічні родини і понад 500 ендемічних родів. Монотипний рід мікроцикас, що належить до саговникових, зростає лише в Західній Кубі.

Область Гвіанського нагір'я налічує одну ендемічну родину і близько 50% ендемічних видів, у високогір'ях ендемізм зростає до 90–95%.

Амазонська область найбагатша за кількістю видів (понад 40 тис.). Ендемічними в межах області є одна родина, близько 500 родів і понад 3 тис. видів. Найхарактернішою рисою цієї області є вологі тропічні ліси (гілеї), у складі яких субдомінантом є гевея бразильська (рис. 9.13). Тут трапляються також рідколісся, чагарникові зарості, південноамериканські савани – прерії.

У флорі *Бразильської області* ендемічних родин немає. Тут близько 400 ендемічних родів і багато ендемічних видів. Рослинний покрив представлений переважно колючими чагарниками і кактусовими рідколіссями та саванами, трапляються гірські вічнозелені та дуже своєрідні хвойні араукарієві ліси з араукарії бразильської (*Araucaria brasiliana*, див. рис. 8.24) та коперніції (*Copernicia cerifera*), яку ще називають восковою.

Андійська область. Флора області порівняно бідна. У її складі є одна ендемічна родина і чимало ендемічних родів. Область цікава тим, що в її складі є значна частина видів, характерних для Голантарктики і Голарктики, що проникли сюди гірськими хребтами як з півночі, так і з півдня.

Капське царство

Капське царство складається з однойменної області. Воно найменше серед флористичних царств на Землі. Капське царство роз-

ташоване в південно-західній частині Африки на вузькій смузі 80 км завширшки і 1 800 км завдовжки (на південь від р. Оранжевої, на сході до Драконових гір). Флора області дуже багата, у її складі налічують сім ендемічних родин, понад 280 родів і близько 7 тис. видів. Видовий ендемізм досягає 90%. Зважаючи на аридизацію клімату Південної Африки, територія, зайнята капською флорою, весь час регресує.

Найпоширенішим типом рослинності тут є вічнозелені склерофільні чагарники, яких називають “капським маквісом”, у складі котрих багато ендемічних видів. Трапляються також окремі ділянки вічнозелених лісів з подокарпусів, оливкового дерева, а також представників численних родин вересових, протейних, айстрових та ін. Капська флора відома як всесвітній центр походження декоративних рослин, зокрема цибулинних (рис. 9.14) і бульбоносних. Своєрідність капської флори пояснюють особливостями її формування та існування, адже саме ця частина Африки належала до складу Гондвани, а згодом розвивалася в умовах ізоляції, що наявна й понині. Пустелі, що лежать на північ від Капського царства, є непереборним бар’єром для обміну між сусідніми флорами півдня Африки.

Австралійське царство

Австралійське царство займає всю Австралію та о. Тасманію. Флора його дуже багата й самобутня. Внаслідок тривалої ізоляції, яку спричинила морська трансгресія у крейдяному періоді, біота, насамперед флора, материкової частини Австралії має значні відмінності. Тому після регресії моря й аридизації клімату тут утворилися три центри еволюції організмів: північно-східний, центральний і південно-західний. Це стало підставою для виділення А. Тактадж’яном відповідно трьох флористичних областей.

У складі флори налічують близько 20 ендемічних родин, понад 570 ендемічних родів і 75% ендемічних видів, що сформу-



Рис. 9.14. Капське царство – батьківщина гладіолусів



Рис. 9.15. Австралійський
евкаліпт

валися ще в крейдяний період. Найважливішу роль відіграють злакові, бобові, миртові, протейні, орхідні, лілійні, молочайні. Ядро австралійської флори виникло з давньої голантарктичної флори під впливом ксерофітизації. Проте певну роль тут відіграла й палеотропічна флора, що дала початок таким характерним елементам флори Австралії, як евкаліпти (рис. 9.15) й акації. В Австралії немає хвоців, підродини яблуневих, родини валеріанових, чайних, вересових, бегонієвих та ін. Флора Австралії є *дериватом* (залишком) елементів давньої флори Гондвани.

Голантарктичне царство

Голантарктичне царство охоплює південно-західну частину Південної Америки, Вогняну Землю, Фолклендські острови, Нову Зеландію. У флорі царства налічують близько 2 тис. видів рослин, з яких 10 родин вважають ендемічними, також наявна значна кількість родів та видів. Видовий ендемізм сягає 75%. З хвойних характерні подокарпуси, араукарії, з листяних – нотофагус, або бук південний (рис. 9.16).



Рис. 9.16. Бук південний

Флора антарктичних островів дуже бідна, переважають спорові, квіткових усього 20–25 видів. Флора царства виникла від давньої помірної флори Гондвани. Простежується флористична близькість, зокрема острова Кергелен та Вогняної Землі. Зокрема, із 30 видів флори Кергелену 17 видів – спільні з вогнеземельними.

9.3. Фауністичне районування суходолу

Серед всієї різноманітності живих організмів, що населяють нашу планету, важливе значення мають тварини. Тварини – це найчисленніші організми планети як за кількістю відомих науці видів, так

і за різноманітністю еволюційних рівнів своїх представників. Фауна складається з видів різного походження, екологічно дуже різноманітних, що проникли у певний регіон різними шляхами в різний час. Оскільки будь-яка ділянка земної кулі тією чи іншою мірою екологічно неоднорідна, а склад рослин і тварин визначається здебільшого їх зв'язками з географічним середовищем, то й фауна будь-якої досить значної території також неоднорідна за своїм просторово-часовим генезисом, тобто гетерогенна.

Принцип *гетерогенності* є універсальним у формуванні фауни і має велике значення у процесі формування фауни будь-якої території. Ті ж причини, тобто залежність фауністичного складу від типу рослинності, і в кінцевому підсумку від особливостей географічного середовища загалом, лежать в основі принципу *зональності* щодо поширення тварин. Саме ці два принципи (географо-генетичної гетерогенності й зональності) лежать в основі сучасного районування фауни планети, тобто її поділу на окремі частини, що вирізняються за своїм походженням, шляхами формування та адаптивними особливостями організмів. Важливим критерієм фауністичного районування під час виділення найвищих одиниць є *історичні регіональні зв'язки* та закономірності генезису фауни.

Наявні значні розбіжності щодо вивченості розміщення й розподілу різних тварин на території Землі. З огляду на це для характеристики фауни доцільно брати до уваги особливості розміщення хребетних тварин, зокрема птахів і ссавців, оскільки їх розміщення, як і еволюція загалом, вивчені досить добре.

Фауністичні області й підобласті визначаються головно історичним процесом розвитку фауни у зв'язку з геологічною історією Землі. У процесі виділення фауністичних одиниць нижчих рангів (провінцій, округів) доцільно брати до уваги сучасні *екологічні критерії*, оскільки на першому місці є принцип зональності та адаптивності фауністичних елементів і окремих видів тварин до сучасних умов їх існування.

В. Гептнер виділяє на суходолі три фауністичні царства (геї), а в їхньому складі п'ять областей (рис. 9.17). Зокрема, царство Нотогея охоплює одну Австралійську область, Неогей – Неотропічну область, Арктогея – три області (Ефіопську, Східну або Індо-Малайську та

Голарктичну). Всі області поділяють на підобласті. Останнім часом виділяють шосту область – Антарктичну.

Царство Нотогея

Австралійська область охоплює територію материка, острови Нової Гвінеї, Нової Зеландії, Тасманію, Тимор, архіпелаг Бісмарка та інші острови. Клімат області змінюється від субекваторіального до помірному. Кліматична та флористична різноманітність території впливає на склад тваринного світу в різних частинах цього царства. Найважливішою рисою австралійської фауни є те, що вона має острівний характер. Деякі з островів цього царства не були з'єднані ні з материком, ні один з одним. Якщо такі зв'язки у певні геологічні



Рис. 9.17. Фауністичні регіони суходолу (В. Гептнер, з деякими змінами)

Царство Нотогея. Области: I. Австралійська область. Підобласті: 1 – Австралійська; 2 – Папуаська; 3 – Новозеландська; 4 – Полінезійська; 5 – Гавайська;

Царство Неогей. Области: II. Неотропічна область. Підобласті: 6 – Центральноамериканська; 7 – Антільська; 8 – Бразильська; 9 – Чилійська;

Царство Арктогея. Области: III. Ефіопська область. Підобласті: 10 – Східноафриканська; 11 – Західноафриканська; 12 – Південноафриканська; 13 – Мадагаскарська; IV. Східна (Індо-Малайська) область. Підобласті: 14 – Індійська; 15 – Малайська; V. Голарктична область. Підобласті: 16 – Арктична; 17 – Канадська; 18 – Сонорська; 19 – Європейсько-Сибірська; 20 – Середземноморська; 21 – Центральноазійська; 22 – Манджуру-Китайська; VI. Антарктична область. Підобласті: 23 – Антарктична; а – межі царства, б – межі областей

періоди й існували, то це було дуже давно. Зважаючи на це, фауна в межах Австралійського царства порівняно бідна, а також характеризується давністю та глибоким ендемізмом. Про це свідчить наявність однопрохідних, панування сумчастих ссавців і майже цілковита відсутність плацентарних, за винятком гризунів.

В Австралійському царстві поширені дві родини з підкласу однопрохідних ссавців (качконіс (рис. 9.18), єхидна) і шість родин сумчастих. Качконоси поширені на півдні Австралії й Тасманії, а два роди єхидн трапляються на Новій Гвінеї та на всьому материку, крім пустель. Багато груп тварин сюди не змогли проникнути.

Вищі (плацентарні) ссавці представлені тільки гризунами і рукокрилими, які потрапили на цю територію дуже давно й охоплюють примітивні специфічні форми – щурі, миші кенгурові, чіпкохвості та ін. Собаку динго завезли сюди порівняно недавно, яка згодом здичавіла.

Найбільша різноманітність характерна для сумчастих тварин. Тут їх налічують 8 родин, близько 50 родів (162 види). Багаторіздцеві сумчасті представлені в Австралійському царстві 47 видами комахоїдних і хижих тварин різної величини – від миші до собаки. Серед них – сумчаті миші (найменші з них до 5 см).

Найбільш поширеними серед сумчастих є смугасті куниці, борсуки (бандикоти), білки, кроти. Лазячі сумчаті (кускуси) представлені 64 видами і займають великі ареали. До цієї групи сумчастих, крім численних видів кускусів (кузу, або чіпкохвостий кукусу, гігантський, карликовий та ін.), належать сумчатий ведмідь коала, який зберігся лише в заповідних місцях на східному узбережжі Австралії. Кенгуру – найчисленніша родина сумчастих Австралії (за даними різних джерел налічують від 29 до 86 видів). Поширені вони від Тасманії до Нової Гвінеї. До цієї родини належать валабі, мускусний, скельний, деревний кенгуру. Багато з цих видів були знищені, а деякі трапляються дуже рідко (рис. 9.19).



Рис. 9.18. Качконіс – представник першозвірів



Рис. 9.19. Кенгуру з дитям

різноманітний світ папуг. Ендемічні родини серед птахів, які найбільше поширені в Новозеландській підобласті, – ківі, пастушки уека, совині папуги, папуги-нестори.

Фауна *плазунів* Австралійського царства має чіткі риси островного характеру. На материку трапляються зміїношиї черепахи, австралійський вузькорилий крокодил (ендемік), новогвінейський крокодил. Із ящірок найбільш поширені гекони. Найбільшу заціка-



Рис. 9.20. Райський птах

Птахи цього царства представлені великою кількістю (близько 600) і різноманітним набором видів, понад 400 з них – ендеміки. Із великих нелітаючих птахів у Австралійському царстві поширені казуароподібні: на материку і на острові Тасманія поширені ему (1 вид), в північно-східній частині материка і на Новій Гвінеї – масивні птахи казуари (3 види). Серед птахів Австралії заслуговують уваги лірохвости (2 види), які поширені в південній частині материка. У південно-західній частині материка є чагарникові птахи, на півночі – райські птахи (рис. 9.20), у засушливих районах – смітні кури. Досить

різноманітний світ папуг. Ендемічні родини серед птахів, які найбільше поширені в Новозеландській підобласті, – ківі, пастушки уека, совині папуги, папуги-нестори.

Фауна *плазунів* Австралійського царства має чіткі риси островного характеру. На материку трапляються зміїношиї черепахи, австралійський вузькорилий крокодил (ендемік), новогвінейський крокодил. Із ящірок найбільш поширені гекони. Найбільшу заціка-

леність серед плазунів викликає гатерія – “довгожитель” суходолу нашої планети (150 млн років). Змії представлені родиною аспідових. Найбільші з них тайпани (до 3,5 м), тигрові змії та пітони.

Фауна *земноводних* характеризується цілковитою відсутністю хвостатих амфібій, а серед безхвостих вирізняються здебільшого свистуни, квакші та жаби. Австралійська жаба, яка поширена в пустелях центральної частини материка, здатна нагромаджувати так багато води в порожнині тіла та лімфатичних вузлах, що аборигени використовують їх як джерело питної води.

Прісноводних *риб* в царстві мало, зважаючи на те, що немає розгалуженої річкової системи, хоч тут зберігся представник двоякодишаючих риб – рогозуб. Цікавими представниками *членистоногих* є комахи, зокрема зелені мурашки, метелики, медові мурашки. Прямокрилі представлені багатьма видами, особливо сарановими. У північних і центральних районах материка поширені терміти (170 видів).

Загалом для фауни характерна значна кількість представників мезозою, хоч сучасний етап розвитку характеризується вкоріненням різноманітних інтродукованих видів тварин та знищенням первісної фауни. Щоб зберегти рідкісні види реліктової й ендемічної фауни, необхідні дієві природоохоронні заходи. Насамперед створення великих заповідних резерватів.

Царство Неогей

До цього царства належить одна *область* – *Неотропічна*. Вона охоплює всю південну і більшу частину Центральної Америки, а також ряд островів – Великі й Малі Антильські, Багамські, Галапагос, Хуан-Фернандес та ін.

Тривала ізоляція Неотропічної області сприяла формуванню своєрідної і багатой фауни з неповторними рисами і великою кількістю ендеміків високого рангу. Однак тут немає груп тварин, які поширені в інших областях. В цій області майже немає однопрохідних, комахоїдних ссавців із плацентарних (кротів, їжаків), наявні деякі групи сумчастих, копитних, велика різноманітність неповнозубих.

Серед *ссавців* сумчасті представлені багаторізцевими. Тут поширені понад 30 видів сумчатих щурів, або опосумів (північний опосум, водяний опосум (рис. 9.21)). Особливо примітивними вважають родини ценолестових. Із комахоїдних поширені іммігранти – землерийки та ендемічна родина щелезубів.

Рукокрилі представлені дев'ятьма родинками, з них зайцероті, дискокрилі, листоносі, димчасті летючі миші та ін. Більшість форм належать до листоносих



Рис. 9.21. Водяний опосум

летючих мишей, які трапляються здебільшого у тропічних районах. Серед рукокрилих поширені вампіри, які живляться кров'ю великих тварин (рис. 9.54).

Ряд неповнозубих, що бере свій початок від примітивних палеоценових комахоїдних, властивий всій області Неотропиків, а також простежується їхнє проникнення в Північну Америку. Сучасні неповнозубі – це лише залишки в минулому дуже багатой та своєрідної фауни. Вони представлені трьома родинами – мурашкоїдами, лінивцями, броненосцями.

Мавпи Неотропиків належать до 20 ендемічних родин широконосих мавп – ігрункові та чіпкохвості (капуцини). Серед ігрункових виділяють 33 види (мармозетки, ігрунки, тамарини), трапляються дуже дрібні мавпи (15 см завдовжки і масою 70 г). Серед капуцинів дуже великі види (до 90 см завдовжки і масою 9 кг), цікавими є мавпи-ревуни, звуки яких чути за 2–5 км.

Гризуні Неотропиків також досить різноманітні. Налічують 10 ендемічних родин. Серед них є свинкові, водосвинкові (найбільший гризун – капібара (*Hydrochoerus hydrochaeris*), довжина тіла яких сягає 1,5 м, а маса – 50–60 кг (рис. 9.22). До молодих компонентів фауни зачисляють у Неотропіках копитних і хижих ссавців.

Більша частина видів не досягла тут родового ендемізму. Типовими із великих котячих для цієї області є ягуари, пуми, оцелоти, ендемічні – патагонський пампаський кіт та ягуарунді. Трапляються в Неотропіках очковий ведмідь, у саванах – дрібні лисиці, чагарникові собаки, довгогриві вовки. Із хижаків значної різноманітності досягли куницеви.

Копитні в цьому царстві представлені тапірами, які живуть у заболочених лісах. Парнокопитні представлені родиною пекарі, по-



Рис. 9.22. Капібара

ширені на південь до Патагонії. Найрізноманітніші з копитних – олені (болотний, андійський, мазама). Широко відомі американські верблюди – лама і альпака (одомашнені види) і два види диких – гуанако і вікунья. Крім гірських областей, ці види верблюдів водяться у пампасах і чагарникових заростях.

Орнітофауна Неотропічного царства надзвичайно багата і різноманітна. З 67 родин понад 30 ендемічні, 15 ендемічних родин належать до негоробиних, а дев'ять – примітивних кричущих горобиних. Серед ендемічних родин є монотипові – гуахарові, сонячні чаплі, пасушкові журавлі, гоацини, є й численні за видовим складом пічники (215 видів), мурашколовкові (224 види), котингові (94 види). Деякі родини виходять за межі Неотропіків в Антарктичне царство – траворізіві, велетенські дрімлюги (рис. 9.23) та ін.

Фауна царства має дуже широкі контакти та обмін з Неарктикою. Найбільші родини, спільні для Неотропіків і Неарктики: колібрі (320 видів), тиранові (360 видів), касики (90 видів), пересмішникові (30 видів), американські славки (110 видів), танагри (200 видів). Із дуже поширених груп птахів у Неотропіках – різноманітні гомілкові (голінасті), пластинчатодзьобі, хижі, сови, зозулі, голуби, папуги, дятли. Тут немає журавлів, дрохв, птахів-носорогів, рогодзьобів та інших родин. Порівняно бідно тут представлені співочі горобині, що компенсується величезною кількістю примітивних кричущих горобиних. Зокрема, із 15 родин кричущих світової фауни дев'ять – ендемічні для Неотропіків, а з 50 родин співочих – тільки сім. Усе це характеризує велику давність неотропічної орнітофауни і значну самостійність осередку її формування.



Рис. 9.23. Велетенська дрімлюга

Земноводні для Неотропіків менш характерні. Із черепах поширені родини кайманових та мулових, а також сухопутні й прісноводні. Палеомедузові черепахи демонструють зв'язки Неотропіків з Ефіопським царством, а зміїношиї – з Австралійським. У річках поширені крокодили-каймани.

Серед ящірок численними та різноманітними є ігуанові. Морські ігуани живуть на Галапагоських островах. Для цього царства характерна велика кількість і різноманітність змій, особливо аспидових (65 видів), вужевих. Земноводні цієї області представлені головню безногими і безхвостими амфібіями. Родина ропух представлена ендемічними родами дрібних листових жаб, рогаток, свистунів.

Надзвичайно різноманітні тут квакші, сумчаті квакші, квакші-філомедузи, які живуть у кронах великих дерев (рис. 9.24).

Іхтіофауна Неотропічного царства найбагатша у світі (налічує 2700 видів). Цікавою є родина мускатників, до якої належать двояко-дихаючі риби (лепідосирен). Одна з найдавніших родин прісноводних



Рис. 9.24. Квакша –
деревна жаба

костистих риб – араванові – має в Неотропіках своїх представників. Це гігантська арапаїма, що досягає довжини 2,4–14 м і маси 90–200 кг. Половина неотропічних риб належить до сомоподібних, хоч справжніх сомів тут немає. Друге місце за кількістю видів посідають харацініди (800 видів). Серед них найбільш відома піранья, дрібна, але дуже кровожерла риба. Ендемічною є монотипна родина електричних вугрів.

Членистоногі цього царства характеризуються великою різноманітністю та кількістю. Незважаючи на тривалу ізоляцію, фауна Неотропічної області формува-

лася під впливом інших областей, з якими були сухопутні зв'язки в геологічному минулому або наявні в сучасних умовах.

Царство Арктогея

До царства Арктогея належать три області – Ефіопська, Східна, або Індо-Малайська, та Голарктична. Для всього царства характерна відсутність сумчатих і панування різноманітних плацентарних.

Ефіопська область займає більшу частину Африканського материка – із самого півдня до пустелі Сахари на півночі. Крім того, до царства належать південний край Аравійського півострова і такі острови: Сокотра, Мадагаскар, Вознесіння, Святої Олени. На півночі межі не виходять із тропічного поясу, а на півдні вони зміщені в субтропіки.

Фауна Ефіопської області типово материкова, дуже багата й різноманітна. У неї багато спільних рис з тваринним світом Індо-Малайської області. Для фауни характерні ендеміки високого рангу, які зосереджені в районі Конго, а також на островах і мають обмежені ареали.

Самобутність та багатство характерне для фауни *ссавців*, яку представляють комахоїдні – золотокроти, видрові землерийки, довгоноги та стрибуниці. Численні, як і скрізь у тропіках, летючі миші. Тут вони належать до родини гладко- і підковоносих. Надзвичайно поширені в Ефіопській області такі мавпи: родини мартишко- і людиноподібних, напівмавп, лоризид. Трапляються також такі ендемічні роди, як павіан (рис. 9.25), мандрил, мартишка, гвереца, шимпанзе, горіла.

Ендемічні для Ефіопської області монотиповий ряд трубказубів, родини шилохвостих (3 роди і 10 видів), бегемотів (2 роди і 2 види), жирафів (2 роди і 2 види – окапі і жираф). Особливо різноманітні представники родини порожнисторогих, саме тут міститься їхній осередок видової різноманітності та наявні підродини характерні для Ефіопського царства, зокрема, дукери, карликові гвинторогі, коров'ячі й шаблерогі антилопи, водяні козли, газелі.

Варте уваги поширення ламантинів: один вид родини населяє прісні води Африки, а інший (близький вид) – басейн Амазонки. Ряд ящерів, або панголінів, представлений гігантським ящером. Серед хижих ссавців також багато груп, спільних для вище зазначених царств. Такими є лев, леопард, гепард, каракул, смугаста гієна, звичайний шакал, медоїд та ін. Проте в Ефіопській області є чимало й ендемічних родів хижаків – гієновий собака, плямиста гієна, конголезька видра, різні віверові. Хоботні представлені одним ендемічним родом і видом – африканським слоном. З даманів субендемічних тільки один з десяти видів ряду проникає на північ за межі області. Із видів родини носорогів лише два види ендемічні.

Орнітофауна охоплює 67 родин, більшість із них спільні з Голарктикою та Східною областю або поширені по всій Земній кулі. Проте тут трапляються і представники двох ендемічних рядів – страусів (один вид) і птахів-мишей (шість видів), чотирьох ендемічних родин – китоголових (один вид), птахів-секретарів (один вид), тура-



Рис. 9.25. Павіан

кових (п'ять родів з вісімнадцятьма видами) та лісових сорокопудів (три роди з дев'ятьма видами). Монотипна родина молотоголових чапель поширена також на Мадагаскарі. Родини цесарок медуокажчиків, рогодзьобів, птахів-носорогів споріднюють Ефіопську область зі Східною і частково з Палеарктикою, а родина піпових, дронтових, нектарниць, ткачків і білозірок – і з Австралійською. Ефіопську область можна охарактеризувати як центр фауністичного різноманіття та ймовірного виникнення медуокажчиків, птахів-носорогів (рис. 9.26), нектарниць і ткачків.

Центр різноманітності сухопутних *черепах* розміщені в Голарктичній області. Тут їх є чотири роди, а також м'якошкірі (два роди) і пеломедузові черепахи. Із крокодилів найвідоміший нільський крокодил. У Західній Африці живуть тупорилий і африканський вузькорилий крокодили. Основний кістяк видової різноманітності ящірок Ефіопської області утворюють родини геконових, агамових, сцинкових, справжніх ящірок і варанів.

Серед *змій* найпоширенішою є родина вузькоротих та аспидових. У Центральній Африці наявні найбільший осередок формування родини гадюкових. Тут живуть найпримітивніші гадюки – земляні,



Рис. 9.26. Птах-носоріг

жаб'ячі, африканські. В Африці водяться численні отруйні аспидові змії – кобри, водяні кобри, мамби, які пристосовані до життя на деревах.

У цьому царстві дуже поширені безхвості *земноводні*: родина піпових, шпорцева жаба, родина веслоногих жаб. Справжні жаби саме в тропічній Африці мають центр різноманітності. Тут живе найбільший вид родини – жаба-голіаф (25 см завдовжки, маса 3,3 кг). Водночас зазначимо, що тут немає квакш.

Фауна *риб* досить різноманітна. Серед них – двоякодихаючі лускатники (три види), які поширені в басейнах рік Сенегалу, Нілу, Конго, Замбезі. Ендемічними родинами є кнерієві, кромерієві та ін.

Протоптер відрізняється від мускатника кількістю зябрових дуг та зябрових щілин (по одній менше), зважаючи на це, їх виділяють в окрему родину – Protopteridae (рис. 9.27).

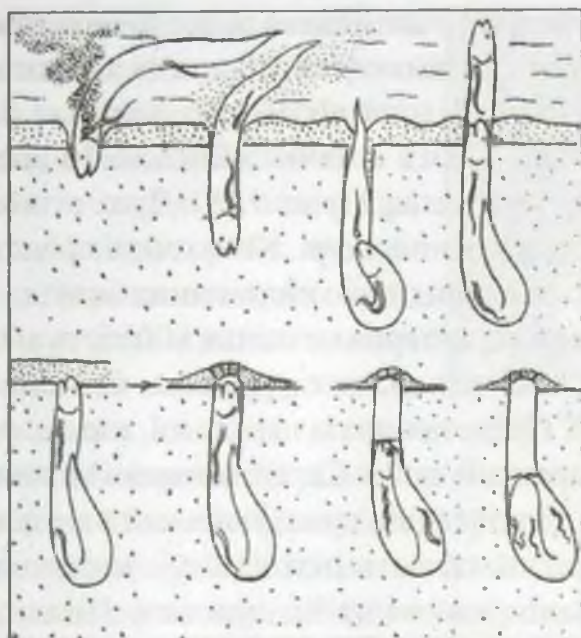


Рис. 9.27. Заривання протоптера в мул, де він перебуває протягом засушливого сезону (Ж. Ж., т. 4)

Дуже різноманітна фауна безхребетних: членистоногі – скорпіони, сольпуки, павуки-птахоїди; багатоніжки – ківсяки, сколопендри, терміти (700 видів). Фауна Ефіопської області характеризується цілою низкою ендемічних рядів і родин, причому центр ендемічних форм міститься в басейні р. Конго та на островах.

Індо-Малайська (Східна) область. Територія області досить розчленована й охоплює півострови Індостан, Індокитай та Шрі-Ланку, Малайський архіпелаг, Філіппінські та ін. Минулі та сучасні територіальні контакти Індо-Малайської, Голарктичної і Австралійської областей зумовлюють їхній значний взаємний вплив. Більша частина території області розміщена в тропіках. Фауна цієї області має риси як материкової, так і острівної. Зважаючи на багатство і різноманітність видів та родів, в ній порівняно невелика кількість ендемічних груп високого рангу.

Із *ссавців* поширені тут шерстокриллі (ендемічний ряд). Ці звірки, які перелітають з дерева на дерево, трапляються на півострові Індокитай, островах Ява, Суматра, Калімантан, Філіппінських. Ряд приматів тут представлений широко, три родини цього ряду обмежені в своєму поширенні межами царства. Це тупайї, лоризиди і гібонові.

На островах Суматра і Калімантан живе орангутанг з родини людиноподібних мавп, трапляються гібони. Із хижих звірів ендемік – червоний вовк (Індія, Індокитай, Великі Зондські острови), велика кількість віверових. Серед котячих (близько 10 видів) типові найбільші – тигр, леопард, гепард (рис. 9.28). Дуже різноманітні гризуни і дикобрази, піщанки, миші, щурі. Комахоїдні представлені різними видами кротів, однією родиною ендемічних їжаків.

Для копитних характерна незначна кількість антилоп, але багато биків, з яких такі великі, як гаур, гайял, бантенг. Наявна велика кількість свиней. Представником невеликої, але цікавої групи непарнокопитих є чепрачний тапір. Серед непарнокопитих ендемічні три види носорогів – індійський, суматранський і яванський, що мають родичів в Ефіопській області. Індійський слон поширений від Індії до Суматри, а раніше жив і на Калімантані. Цікаво, що індійський слон більш споріднений не з африканським слоном, а з вимерлим мамонтом, з яким об'єднаний в один ряд.

Орнітофауна Індо-Малайської області налічує 66 родин, з яких лише одна – ендемічна – листівкові. Листівкові заселяють усі області цього царства. Це невеличкі, яскраво забарвлені горобині птахи з пензликом на кінці язика для збирання нектару. Чимало родин птахів мають в Індо-Малайському царстві центр різноманітності й, очевидно, виникнення. Це фазанові, рогодзьобі, пікноотові, білозіркові. На родовому рівні в цьому царстві багато ендеміків, особливо серед фазанових. Добре представлені в цьому царстві птахи-носороги, нектарниці (рис. 9.29), ткачикові, хоча центр їхньої видової різноманітності наявний в Ефіопській області.



Рис. 9.28. Гепард

У цій області простежується різноманітність серед *плазунів*. Тут наявні ендеміки на рівні таких родин: безвухі варани, щитохвості змії, гавіали, променисті змії. Поширені в Індо-Малайській області кобри, товстоголові й валькуваті змії.

Земноводні в цій області представлені рядами безхвостих, хвостатих і безногих. Трапляється значна кількість веслоногих жаб та вузькоротих.

Древніх *риб* тут немає, хоча й область є центром різноманітності таких широко поширених *риб*, як карпо- і сомоподібні. Тільки родина карпових представлена в цьому царстві двома тисячами видів. Різноманітні тут і лабіринтові *риби*, які можуть дихати атмосферним повітрям. Багата фауна *комах* (понад 4000 видів) – метелики, палочники, жуки-листоїди, златки, вусачі, жуки-носороги.



Рис. 9.29. Нектарниця

Голарктична область найбільша за площею й охоплює майже весь суходіл північної півкулі – Північну Америку, Європу, Північну Африку і більшу частину Азії. Ця область характеризується великою різноманітністю кліматичних умов та ландшафтів. Не зважаючи на значну територію, ця область фауністично бідна як за абсолютною кількістю видів, так і за кількістю систематичних категорій високого рангу. В області ендемізм виражений слабо. Головні риси фауни Голарктики:

- широтна зональність фауни. На крайній півночі області фауна дуже бідна й одноманітна, але вона збагачується внаслідок просування на південь, де сприятливіші природні умови.
- риси спільності фауни Голарктичної області найліпше виражені в північних районах і зменшуються на південь. Фауна тундри Євразії та Північної Америки майже немає відмінностей, ця схожість добре виявляється у лісовій зоні. У південних районах Голарктики подібність фауни значно менша, оскільки простежується більша фізико-географічна диференціація. У межах області виділяють сім підобластей, які об'єднують у субцарства – Палеоарктичне та Неарктичне.

Палеарктична субобласть охоплює весь материк Євразію, за винятком півдня Аравійського півострова, Індостану та Індокитаю. Крім того, до Палеарктики належить і Північна Африка.

Природні умови Палеарктики досить різноманітні. Фауна за своїм походженням належить до древньої тропічної фауни Євразії, яка за-

знала суттєвих змін під впливом аридизації й особливо четвертинного зледеніння. З огляду на це фауна значно збіднена, їй властиві значна кількість молодих груп, які мають високу сухо- і холодостійкість. Наявність незначної кількості реліктів засвідчує минулі фауністичні зв'язки цієї субобласті з територією південних областей.

Серед *ссавців* Палеарктики є одна ендемічна родина селевиній (один вид), субендемічна родина тушканчиків, багато родин мають давнє коріння (їжаків, свині, коні, бичачі, мишачі, віверові, гієнові, мартишки та ін.).

Комахоїдні охоплюють вихухолевих, кротів, їжаків, землерийок, серед яких найбільш поширені буро- і білозубки. Летючих мишей небагато. Вони зосереджені на півдні й південному заході Палеарктики. Хижаки представлені гієновими і віверовими в південних районах. Найбільша частка серед хижих припадає на котячих, куницевих і ведмежих. Із копитних ендеміками є серна (рис. 9.30) і козуля, трапляються кулани та кінь Пржевальського. Серед копитних значна кількість диких кабанів, овець, кіз, зубрів, різноманітних оленів та верблюдів. Немає тут таких груп тварин, як носороги, слони, людиноподібні мавпи.

Птахи Палеарктики за видовим складом бідніші, ніж у попередніх областях. Тут є одна ендемічна родина – тинівки. Окремі групи досягли значної різноманітності – славкові (понад 300 видів), тетереви, курині. Зозулі, дятли поширені значно менше, ніж у тропіках. Папуг і птахів-носорогів, нектарниць та інших, які поширені в тропіках, тут або немає взагалі, або наявні одиничні види.

Широко представлені в Палеарктиці *плазуни* родин Старого Світу – агамові й справжні ящірки. В усіх регіонах трапляються отруйні змії, які належать до гадюкових. До них приєднуються одиничні види ямкоголових (щитомордники)



Рис. 9.30. Серна

й аспидові (кобри). На крайньому півдні водяться окремі види хамелеонів, сліпозмійок, крокодилів та черепах.

Земноводні тут дуже різноманітні. Із хвостатих земноводних переважає ендемічна родина кутозубів, решта (скритозяберники, справжні й безлегеневі саламанд-

ри, протеї) – голарктичні. Із безхвостих – ендемічні круглозязичі, а на крайній південній схід проникають вузькороті і веслоногі жаби.

Прісноводні *риби* представлені такими родинами, як карпові, окуневі, лососеві (рис. 9.31). Із ендеміків на родовому рівні в Палеарктиці немало карасів, гірчакоподібних (*Rhodeinae*, або *Acheilognathinae*), які налічують 6 родів і 40 видів.

Безхребетні менш різноманітні, ніж в тропіках, хоч серед комах ендемізм добре виражений на родовому рівні (30%). Найбільший ендемізм простежується в гірських областях південної Палеарктики.

Неарктична область охоплює всю Північну Америку з прилеглими островами. Зважаючи на значну протяжність, тут простежується зміна всіх типів кліматів, окрім тропічних. Для цієї підобласті, як і для Палеарктики, характерне поступове збіднення фауни в напрямку на північ, а найбільша різноманітність простежується у південних районах.

Серед *ссавців* в Неоарктиці виділяють три ендемічні родини. Із гризунів це родина аплодонтових (гризун, який живе під землею), гоферових (близько 40 видів), сумчастих стрибунів, які трапляються у південних районах. Особливу монотипну родину, ендемічну для Неоарктики, утворює антилопа-вилоріг (рис. 9.32), яка населяє прерії заходу.

Із Неотропіків у межі субобласті проникають американський опосум, летючі миші родини листоносих і вампірів, броненосці, американські дикобрази, еноти, пекарі. Спільними з Палеарктикою є кротові, кажанові, пищухові, зайцеві, білячі, хом'яки, полівки, куницеви. Є інші спільні з Палеарктикою види: бобер, вовк, бурий і білий ведмеді, горностай, лось, благородний олень, сніговий баран та багато інших. Із хижаків ендеміками є рижий вовк, сіра лисиця, американський



Рис. 9.31. Лосось



Рис. 9.32. Антилопа-вилоріг

борсук, скунси. Відсутність у Неарктиці гризунів родини мишачих (щурів) та їжаків, компенсує велика кількість і різноманітність хом'якових.

Орнітофауна Неарктики має багато спільних рис з Палеарктикою і Неотропіками. У північних районах Неарктики виявлено родини птахів, спільні з Палеарктикою – чистикові, тетерукові (рис. 9.33), омелюхові, синицеві, королькові, вівсяникові. Спільність на рівні видів характерна й для інших голарктичних родин птахів, особливо пов'язаних водним середовищем (чистунові, пластинчатодзьобі, кулики).



Рис. 9.33. Тетеруки

Субендемичні для Неарктики індікові, які проникають з півдня, а також американські зозулі. З півдня сюди також проникають американські грифи, колібрі, тиранові тощо.

Фауна *плазунів* характеризується цілкомовитою відсутністю справжніх ящірок і гадюкових змій. Ендеміком є родина ядозубів (*Helodermaidae*) (два види північноамериканських ящірок). Найбільш відомі ігуанові ящірки, ямкоголові змії – щитомордники, гримучки. Аспідових тут небагато, а кобр взагалі немає. Проникають сюди удави (каліфорнійський) та вужеподібні.

На півдні трапляються представники неотропічної родини алігаторів. Різноманітні в Неарктиці хвостаті *земноводні* – велетенська саламандра. Із безхвостих земноводних сюди заходять вузькороті жаби, квакші, ропухи, справжні жаби. У південній частині області поширені прісноводні, сухопутні (черепаша-гофер), кайманові та мулові черепахи.

Іхтіофауна містить давні форми: щукові, мулові риби, лопатоноси, веслоноси. Спільними для Неарктики та Палеарктики є родини щукових, лососевих, осетрових, а з неотропічної іхтіофауни – зубаті карпи, американські соми, харацинові.

Фауна *безхребетних* має багато спільних рис з Неотропіками та Палеарктикою. Такими є двостулкові молюски, терміти, паличникові, волохатокрильцеві та твердокрилі.

9.4. Біотичне районування суходолу

Біотичне районування як синтез флористичного й фауністичного районування 1978 року запропонували П. Второв і М. Дроздов (рис. 9.34). Ми скористаємося їхньою схемою та категоріями поділу, які охоплюють *царства та області*. Нижчі категорії (провінції, округи, ділянки) не будуть предметом нашого розгляду. Зазначимо, що у процесі біотичного районування у випадках, коли межі флористичного й фауністичного регіонів не збігалися, автори районування пріоритет надавали флористичним межам.

Біоти царств, розташованих в екваторіальних і тропічних широтах, мають не лише складнішу структуру та багатший видовий склад, а й тривалішу історію формування. Це дало підставу авто-



Рис. 9.34. Біотичні регіони суходолу (П. Второв, Н. Дроздов)

I. Орієнтальне царство. Области: 1 – Індійська; 2 – Індокитайська; 3 – Малайська; 4 – Тихоокеанська. *II. Афротропічне царство.* Области: 5 – Суданська; 6 – Конголезька; 7 – Калахарі-Намібська; 8 – Атлантична. *III. Мадагаскарське царство.* Области: 9 – Мадагаскарська. *IV. Капське царство.* Области: 10 – Капська. *V. Австралійське царство.* Области: 11 – Материкова; 12 – Новогвінейська; 13 – Фіджійська; 14 – Новокаледонська. *VI. Антарктичне царство.* Области: 15 – Магелснова; 16 – Хуан-Фернандеська; 17 – Циркумпольярна (Антарктична); 18 – Новоzeландська. *VII. Неотропічне царство.* Области: 19 – Карибська; 20 – Гвіанська; 21 – Амазонська; 22 – Південнобразильська; 23 – Андійська. *VIII. Голарктичне царство.* Области: 24 – Циркумпольярна (Арктична); 25 – Канадська; 26 – Міссісіпська; 27 – Кордільєрська; 28 – Сонорська; 29 – Європейська; 30 – Ангарська; 31 – Середземноморська; 32 – Сахаро-Сіндська; 33 – Ірано-Туранська; 34 – Центральноазійська; 35 – Східноазійська; *a* – межі царств; *b* – межі областей

рам біотичного районування запропонувати хронологічний принцип формування біоти царств (від найдавніших до наймолодших): Орієнтальне, Афротропічне, Мадагаскарське, Капське, Австралійське, Антарктичне, Неотропічне та Голарктичне. Нижче подана коротка характеристика біоти царств та їх поділ на області. Зазначимо, що стосовно меж регіонів, запропонованих авторами біотичного районування, у вчених є різні погляди.

Орієнтальне царство. У цьому царстві поширені як давні таксони, так і пізнішого походження. Найбагатші давні форми континентальної частини царства, до яких належить простір від півострова Індостан до півострова Малакка. Субендемичними родинами *рослин* є диптерокарпові й непентесові. Родовий ендемізм високий, особливо багато ендеміків на островах – від Великих Зондських до Гавайських. Найбагатшою на ендемічні форми вважають флору острова Калімантан, на якому виявлено понад 11 тис. видів вищих рослин. На Гавайських островах налічується 150 ендемічних родів, а видовий ендемізм сягає 90%.

Для Малайської області ендемічним є рід рафлезії (*Rafflesia*), який об'єднує 12 видів паразитичних рослин, що живляться корневими соками ліан роду *Cissus*. Найвідоміша серед них рафлезія гігантська (*Rafflesia arnoldi*), м'ясиста квітка якої досягає в поперечнику одного метра, а маса – 10 кг (рис. 9.35). Родина рафлезієвих поширена в Південній Америці, на півдні Африки, на Мадагаскарі, а деякі види проникли у Північну Америку й Середземномор'я.

В Індійській області ендемізм флори не досягає рівня родин, проте на родовому й видовому рівнях виявляється досить широко. Найбільшу частку тут становлять малайські види, на півночі проникає палеарктична флора, а на заході понад третину видів становлять ви-



Рис. 9.35. Рафлезія

хідці з аридних областей південно-західної частини Палеарктики. Яскраво виражений ендемізм флори простежується на острові Шрі Ланка, де з 3100 видів вищих рослин близько 800 є ендемічні.

Флорі Тихоокеанської області характерні риси острівної. Зокрема, на островах Полінезії є ендеміки родового рівня:

на Самоа – пальми (*Solfia*) з родини маренових (рис. 9.36), на Товариства – ревнользія (*Reynoldsia*) з родини аралієвих, метатрофіс (*Metatrophis*) з родини тутових, на Таїті – гітоя (*Hittoa*) з родини маренових та ін.

Багата й самобутня **фауна** Орієнтального царства. Прісноводні *риби* представлені чотирма ендемічними родинами риб. Це центр різноманітності таких широко поширених груп риб, як карпо- й сомоподібні. Родина карпоподібних представлена в цьому царстві двома тисячами видів. Різноманітні тут і лабіринтові риби, які можуть дихати атмосферним повітрям. Наприклад, анабас (*Anabas scandens*) під час посухи залишає водойми, що пересихають, і може долати значні відстані суходолом у пошуках води.

Ендемічних родів *земноводних* багато (літаючі жаби *Rhacophorus*, вузькороті жаби *Kaloula* та ін.), ендемічних родин немає. Родина вузькоротих, зокрема, характерна не тільки для південних, а заходить і в північні царства.

У фауні *плазунів* ендемічні безвухі варани (*Lanthanotidae*) (рис. 9.37), щитохвості змії (*Uropeltidae*), гавіалові крокодили (*Gavialidae*) і, можливо, променисті змії (*Xenopeltidae*). З великої родини вужевих два роди товстоголових змій населяють Орієнтальне, а третій широко поширений в Неотропіках. Це саме стосується родини валькуватих змій: один рід поширений в Неотропіках, а два населяють Орієнтальне царство.

З *птахів* є лише одна ендемічна родина листівкових (*Chloropseidae*) з 12 видами. Орієнтальне царство вважають центром виникнення й різноманітності форм фазанових, рогодзьобих (*Eurylaimidae*), пітових (*Pittidae*), білозіркових (*Zosteropidae*). Водночас добре представлені птахи-носороги, нектарниці, ткачикові.



Рис. 9.36. Пальма сольфія



Рис. 9.37. Варан

Із *ссавців* наявний ендемічний монотипний загін шерстокрилів (*Dermoptera*), який населяє півострів Індокитай та Великі Зондські острови і Філіппіни. Ряд приматів представлений трьома родинами: тупай, лоризид і гібонових, монотипні роди людиноподібних мавп орангутангів та індійських слонів. Ендемічними є три види носорогів, що мають родичів у Ефіопському царстві, а також чепрачний тапір (рис. 9.38). Інші три види роду поширені в Неотропіках. У третинному періоді тапіри населяли й північні континенти.

Деякі родини і заgonи ріднять фауну Орієнтального царства з фауною Афротропіков. Такими є людиноподібні мавпи, носороги, слони, напівмавпи, птахи-носороги, нектарники, ткачикові. У Малайській і особливо Тихоокеанській областях різко виділяються острівні риси біоти: високий ендемізм, збіднення флори і фауни.

Афротропічне царство. Біота цього царства пов'язана з біотами Мадагаскарського й Орієнтального царств досить широко і давно. Зв'язки з Палеарктичною частиною Голарктичного царства слабші, але перехідна область досить широка. Що стосується Капського царства, яке територіально примикає до Афротропічного з півдня, то значна спільність простежується тільки в молодших групах фауни (птахи і ссавці), а давні компоненти фаун і флор є різними.

У **флорі** судинних рослин Конголезької області є п'ять ендемічних родин, у тому числі *Dioncophyllaceae* і *Medusandraceae*. Для Калахарі-Намібської області характерна голонасінна рослина із загону



Рис. 9.38. Тапір чепрачний

гнетових вельвічія (*Welwitschia mirabilis*), що належить до монотипної родини вельвічієвих (*Welwitschiaceae*). Значно вищий ендемізм простежується на родовому рівні: 25 ендемічних родів рослин поширені в Суданській, 5 – в Атлантичній області. Крім цього, в цих областях поширено ще 22 ендемічні роди. Зокрема, в Суданській

області на острові Сокотра ростуть 25 ендемічних родин, а 1 рід вербенових є спільним з флорою Мадагаскару.

Високий родовий ендемізм простежується і на острові Святої Олени. Деякі роди Афротропічного царства ріднять його флору з флорою інших областей. Зокрема, акації (рис. 9.39) поширені в Нео-

тропічному царстві, на півдні Неарктичної частини Голарктики, в Орієнтальному царстві, на островах Тихого океану. Головний центр їх поширення в Австралійському царстві, де вони широко представлені групою філодійних акацій, у яких листова пластинка замінена сплюсненим листовидним черешком-філодієм. Баобаби трапляються в Афротропічному, Мадагаскарському царстві, а один вид (*Adansonia gregori*) – в Північній Австралії. Простежуються зв'язки сучасної Афротропічної флори з флорою Капського царства.

З *хребетних тварин* в Афротропічному царстві *риби* охоплюють низку ендемічних родин, хоча багато видів виходять за межі царства в низів'я Нілу. Зв'язки з Неотропічним царством простежуються в родині харацинових риб, яких багато (понад 100 видів) є в Афротропічному царстві, здебільшого в басейні Конго, але центр різноманітності розміщений в Неотропіках. Пантропічна родина цихлід має центр різноманітності в Афротропічному царстві. З близько 600 видів 200 видів населяють озера Ньяса і Танганьїка. Три види двоцихлих риб роду *Protopterus* споріднені з південноамериканською лепідосиреною й австралійським неocerатодом. Ці види добре пристосовані до життя у водоймах, що пересихають.

Ендемічній загін дзьоборилих (*Mormyriiformes*) представлений двома родиними з понад 100 видами, і загін багатоперих (*Polypteriiformes*) з однією родиною і двома родами широко поширені в екваторіальних і тропічних широтах.

В Афротропічному царстві є представники пантропічного загону *безногих земноводних*. З *безхвостих* родина піпових ріднить фауну Афротропічного царства з фауною Неотропічного, а родина *веслоногих жаб* має тут центр різноманітності понад 200 видів. Ці види об'єднуються в роди, як ендемічні, так і спільні з Капським і Мадагаскарським царствами. Тут же розміщений центр різноманітності справжніх жаб (*Ranidae*). Тут водиться, зокрема, найбільша зі справжніх жаб – жаба-голіаф (*Rana goliath*), що досягає 25 см довжини і 3,3 кг маси, водночас зауважимо, що квакш тут немає.



Рис. 9.39. Акація зонтична

З плазунів тут розташований центр різноманітності сухопутних черепах (родина Testudinidae). Родина пеломедузових черепах (Pelomedusidae) спільна з Неотропічним царством. Серед ящірок і змій простежується значна спільність з Орієнтальним і Неотропічним царствами. Широко представлені родини геконових, агамових, сцинкових, справжніх ящірок і варанів утворюють центр видової різноманітності ящірок у цьому царстві. Правда, вони добре поширені і в інших царствах східної півкулі. Як і змії, серед яких аспидові (Elapidae) представляють пантропічну групу, вузькороті (Leptotyphlopidae) зв'язують Афротропічне царство з Неотропічним, а пітонові (Pythoninae) – з Орієнтальним царством. З трьох видів крокодилів два види вважають ендемічними.

Фауна птахів охоплює широко поширені або спільні форми з Голарктичним і Орієнтальним царствами. Є два ендемічні загани – африканські страуси (один вид) (рис. 9.40) і птахи-миші (шість видів), а також чотири ендемічні родини – китоголових (один вид), птахи-секрестарі (один вид), туракові (п'ять родів і 18 видів), лісові сорокопуди (три роди з дев'ятьма видами). Афротропічне царство – центр різноманітності медовказчиків, птахів-носорогів, ткачиків і нектарників. Ці птахи споріднюють його з Орієнтальним царством, а родина пітових, дронтових, нектарниць, ткачикових та білозірок – з

Австралійським.



Рис. 9.40. Африканський страус

Із ссавців ендемічні монотипний загін трубкозубів, родини шилохвостих (Anomaluridae, три роди, десять видів), бегемотів (два роди, два види), жирафів (два роди, два види), видрових землерийок (Potamogalidae, три види). Велика кількість видів порожнисторогих, у тому числі різних підродин антилоп, з яких окремі види виходять в Капське царство, на південь Голарктики і в Орієнтальне царство. Зв'язки з Орієнтальним царством мають різноманітні ящери, або панголіни, слони, носороги, з видів-хижаків – лев, леопард, гепард, каракал (рис. 9.41), смугаста гієна, звичай-

ний шакал, медоїд та інші, які частково заходять і в південну частину євразійського сектора Голарктики. Родина ламантинів зв'язує прісні води Африки з Амазонкою. Златокроти (близько 20 видів) і монотипна родина довгоногів трапляються і в Капському, і в Афротропічному царствах.

Отже, молодші зв'язки в біоті Афротропічного царства простежуються з Орієнтальним і Голарктичним (в його євразійській частині) царствами, а давніші – з Неотропічним. Що стосується Капського царства, то давні компоненти фауністичного і флористичного комплексів є різними, а новіші – спільними завдяки наявній в цей час відкритій наземній межі.

В Афротропічному царстві виділяють такі області: Суданську, Конголезьку, Калахарі-Намібську й Атлантичну (острови Святої Олени і Вознесіння).

Мадагаскарське царство охоплює острів Мадагаскар, Маскаренські, Сейшельські, Амірантські, Коморські острови. З представників різних таксонів, що мешкають у Мадагаскарському царстві, одні – релікти раніше широко поширених груп, інші – спадщина новіших зв'язків з Афротропічним і Орієнтальним царствами, що були наявні до четвертинного періоду.

У флорі царства налічують шість–дев'ять ендемічних родин квіткових рослин, у тому числі *Didiereaceae*, охоплюючи сукулентні види чагарників і дерев. Кількість ендемічних родів становить не менше 450, а з близько 8500 судинних рослин ендемічних є понад 80%, зокрема, квіткових – близько 89%.

За кількістю видів перше місце серед родин посідають орхідні (понад 900 видів). З ендемиків варто зазначити сейшельську пальму (*Lodoicea sechellarum*) з великими плодами-двійнятами і “дерево мандрівників” (*Ravenala madagascariensis*), що належить до роду *Ravenala*, другий вид якого (*Ravenala guianense*) іноді зачисляють до особливого роду (*Phenakospermum*), що трапляється в Гвіані та північній Бразилії.



Рис. 9.41. Каракал

Стосовно фауни хребетних, то нечисленні прісноводні *риби* мають головно ефіопське походження. Жаб *Rhacophorus* в Африці немає, центр їх різноманітності – в Орієнтальному царстві. Із сухопутних черепах родини *Testudinidae* ендемічними є маленька павукова черепаха і величезна черепаха *Testudo gigantea*, що нині збереглася тільки на островах Альдабра (Індійський океан). З пеломедузових черепах, представлених у Мадагаскарському царстві трьома родами, є один мадагаскарський вид з роду *Podocnemis*, решта сім видів водяться тільки в Південній Америці. Сюди не проникають агами, варани і звичайні ящірки з родини *Lacertidae*, але є два ендемічні роди ігуан, а також ендемічний рід геконів *Uroplatus*. Тут простежується найбільша різноманітність хамелеонів не тільки на видовому, а й на родовому рівні. Водяться як найбільші особини виду (завдовжки 60 см), так і найменші – всього 45 мм. Отруйних змій і пітонів немає.

З *птахів* для царства характерні шість ендемічних родин: мадагаскарські пастушки (*Mesitornithidae*), два роди і три види, дронтові (*Raphidae*), два роди, три види яких були винищено в XVII ст. Немає таких широко поширених груп, як синиці, вівсянки, сорокопуди, справжні в'юрки. В історичний час (ймовірно, не більше 150 років тому) вимерли спіорніси, що виділялися в ендемічний загін *Aeryornithiformes* (налічували не менше дев'яти видів). Найбільший вид (*Aeryornis maximus*) досягав триметрової висоти і 400 кг ваги.



Рис. 9.42. Лемур-ката

З примітивних форм *ссавців* особливу різноманітність мають напівмаври, серед яких ендемічна родина лемурів (*Lemuridae*) з шістьма родами і 16 видами (рис. 9.42), родина інді (*Indridae*) і монотипна родина руконіжок (*Daubentoniidae*).

Представники родини тенреків з комахоїдних (*Tenrecidae*) налічують 9 родів і 28 видів (рис. 9.43). Нині вони трапляються тільки на Мадагаскарі і Коморських островах і є порівняно близькими до щелезубів Ангільських островів. З гризунів ендемічна підродина мадагаскарських

хом'яків (*Nesomyiinae*), представників широко поширеної родини мишачих немає. Єдине копитне – кистевуха свиня, яку, як вважають, завезла сюди людина.

Загалом Мадагаскарське царство досить однорідне, тому в його межах виділяють єдину Мадагаскарську область, хоча острівний характер виявляється в тому, що



значна кількість видів і навіть родів властиві лише частині острівних груп, переважно Мадагаскару, або одному з архіпелагів. Відособлене від сусідніх царств, передусім від Афротропічного, воно має підстави, щоб його територію вважати біотичним царством.

Капське царство. Його флористична своєрідність безперечна. Що стосується фауни, то молодші групи, особливо представники наземних хребетних, зокрема, широко рухомі ссавці і птахи, мають значну афротропічну спорідненість і досить широко представлені в Капському царстві дуже рідкісними видами та специфічними підвидами. Наземні безхребетні, які, як і рослини, мають високий рівень ендемізму і пов'язані з давніми фаунами Неотропічного і Австралійського царств.

Флора царства характеризується високим ендемізмом і незвичайною для такої невеликої території різноманітністю. Близько 7000 видів зведено в 210 ендемічних родів і 7 ендемічних родин, до яких зачисляють *Grubbiaceae*, *Vrugiaceae*, *Greyiaceae* та ін. Понад 280 родів центром різноманітності мають Капське царство. Велика частина ендемічних родів моно- або оліготипні. Ендемічні 13 родів родини протейних, а один (*Leucadendron*) налічує близько 80 ендемічних видів і один, що проростає за межами царства – в Драконових горах. Кількість ендемічних видів не менше ніж 80%. З родини протейних у Капському царстві проростає 14 ендемічних родів, з них 13 – з підродини *Proteoideae*. Так само в Капському царстві багато представників родини ресціонових (*Restionaceae*), більшість родів і видів якої характерні для австралійського центру видоутворення. Є й інші групи, що характеризують південні зв'язки флори Капського царства. Чимало таксонів мають північне походження. Це родини *Celtis*, *Olea*, *Pittosporum*, види підродини *Ericoideae* родини вересових та ін.

Рис. 9.43. Тенрек звичайний

Значної різноманітності досягають представники родини Aizoaceae. Тут трапляються багато родів, у тому числі сукулентних *Stapelia*, *Huernia*, епіфіти *Dischidia*, майже безлисті чагарники *Leptadenia*, максимальна видова різноманітність простежується в родах верес (*Erica*), пеларгонія (рис. 9.44), яку в кімнатній культурі називають геранню (*Pelargonium*), а також ростуть лілейні та амарилісові. Капське царство – невичерпне джерело декоративних рослин, передусім цибулькових і бульбоносних. Десятки видів, переважно лілейних, ірисових, орхідних, введені в культуру.

Фауну Капського царства вважають не такою своєрідною, як флору. Такий висновок роблять на підставі аналізу головно наземних хребетних. Це пояснюють тим, що тварини мають власні засоби



Рис. 9.44. Пеларгонія

руху і ті бар'єри, які для рослин стають перешкодою для розширення ареалу, тварини все-таки долають. З фауни хребетних варто зазначити родину *Galaxiidae* з прісноводних *риб*, що має представників у Південній Америці й Австралії. З наземних хребетних є декілька ендемічних видів дрібних черепах, змій. Тут характерна

більша різноманітність і велика кількість птахів-мишей та представників родини жайворонкових.

З фауни *ссавців* у Капському царстві зосереджена більшість видів родини золотокротів з ряду комахоїдних. Ці риучі звірки (до 24 см) сліпі і ведуть підземний спосіб життя. Представники іншої родини комахоїдних (стрибунцевих) також найбільш поширені в цьому царстві. Вони невеликі (до 32 см завдовжки), з довгим хвостом, населяють посушливі ландшафти, живляться мурашками, термітами і сарановими. Характерно, що за межі царства виходять гризуни, зокрема, кафрський довгоніг, капський землекоп (*Georychus capensis*) (рис. 9.45), чотирипала суриката (*Suricata tetradactyla*) з родини вівер, великовуха лисиця (*Otocyon megalotis*) та деякі інші. Аналіз свідчить, що рівень відмінностей Капського царства від решти Африки за птахами і ссавцями відповідає рангу підобласті або області, але особливості фауни в цілому свідчать про те, що виділення Капського царства цілком виправдане.

Австралійське царство охоплює Материкову, Новогвінейську, Новокаледонську та Фіджійську області. Проте такий склад областей приймають не всі дослідники. Зокрема, А. Тахтадж'ян (1978) відносить Новогвінейську, Новокаледонську та Фіджійську області (в різному ранзі) до Палеотропічного царства, з них Новокаледонську область виділяє в особливе підцарство – Новокаледонське, а Фіджійську і Папуаську області відносить до Індо-Мелазійського підцарства Орієнтального царства. Такі розбіжності в поглядах свідчать про те, що межі Австралійського біотичного царства (особливо за його флорою) не дуже чіткі, і тут може бути виділена широка перехідна смуга.



Рис. 9.45. Землекоп капський

Флора австралійського царства охоплює понад десять ендемічних родин, у тому числі *Brunoniaceae*, *Cephalotaceae*, *Platyzo-mataceae*, *Austrobaileyaceae*, *Emblingiaceae*, *Akaniaceae*, *Tetracarpaeaceae*, *Gyrostemo-naceae*. В Австралійському царстві розміщені центри різноманітності багатьох родин. Найбільшу роль у флорі царства відіграють родини злакових, бобових, складноцвітих, орхідних, лілейних, молочайних, осокових, рутових, миртів. Немає представників родин вересових, бегонієвих, валеріанових, а також хвощів і бамбука. Виняткову роль в австралійській флорі відіграють евкалипти (*Eucalyptus*) з миртів, акації (з бобів), казуарини (*Casuarina*) (рис. 9.46), протейні, особливо види роду банксія (*Banksia*). Тут є 570 родів квіткових рослин, з яких одні (мирти, рутові, роди акація і казуарина), пов'язані з тропічною флорою, інші (протейні) – з флорами південної півкулі.



Рис. 9.46. Казуарина

Обмін флори через Антарктиду з південними районами Південної Америки тривав до початку олігоцену. Зважаючи на це, є багато спільних між цими царствами родин – араукарієві (*Araucariaceae*), подо-

карпові (Podocarpaceae), вінтерові (Winteraceae), протейні, ресціонові, а також рід бука південного.

Фауна Австралійського царства надзвичайно своєрідна. Достатньо зауважити, що це єдине царство, де є ендемічній підклас *ссавців* – однопрохідні (Monotremata), представлені качкодзьобом (один вид) і східною (п'ять видів на материк і Новій Гвінеї).

Давні компоненти є в *іхтіофауні* прісних вод Австралії. Це передусім дводихаюча риба рогозуб (*Neoceratodm forsteri*). Тут поширені голантарктичні риби галаксиди, що трапляються також у Магеллановій області Антарктичного царства та в Капському царстві. Карпових і зубастих коропів немає.

Із *земноводних* у фауні царства переважають квакші та свистуни, ареал яких охоплює Неотропічне царство, Південну Африку і Австралію. Справжні жаби є на півночі царства і на островах Фіджі.

З *плазунів* характерні дві ендемічні родини; з черепах – двокігтеві (*Carettochelidae*), з ящірок – лусконогі (*Pygopodidae*). Багато ендемічних родів в родинах сцинкових, агамових, аспидових. Сюди не проникли ігуанові (за винятком Фіджійської області), справжні ящірки, гадюкові. Тільки на півночі є вужині. В Новогвінейській і Континентальній областях палеотропічну підродину представляють *Rythoninae* з псевдоногих, на сході є рід *Candoia* – тихоокеанський удав з неотропічної підродини *Voinae*.

Фауна *птахів* характеризується високим ендемізмом на рівні родин. Зокрема, ендемічні родини казуарів, ему (*Dromaidae*), смітєвих курей (*Megaropodidae*), птахів-лір (*Menuridae*), чагарникових птахів (*Atrichogni-tidae*), ластівкових сорокопудів, флейтових птахів, сорочачих жайворонків, райських птахів, що виходять за межі царства на деякі острови. Дуже багато ендеміків на рівні роду родини медоносів і папуг.

Із *ссавців*, окрім однопрохідних, є стародавня група *сумчатих*, які в інших царствах займають екологічні ніші, зайняті плацентарними ссавцями. Вони представлені сімома ендемічними родинами: хижих сумчатих, сумчатих мурашкоїдних, сумчатих кротів, бандикутів (*Peramelidae*), кускусів (*Phalangeridae*), вомбатів (*Phascologyidae*) (рис. 9.47), кенгуру (*Macropodidae*). Плацентарні ссавці представлені тільки гризунами родини мишачих і рукокрилих. Собака динго із

собачих проники в австралійське царство в історичні часи разом з людиною.

Фауністична належність Нової Гвінеї до Австралійського царства не викликає сумнівів. У флорі Нової Гвінеї (як і Фіджі) переважає орієнтальний елемент, який є новим нашаруванням того періоду, коли в міоцен-пліоцені Нова Гвінея з Австралією увійшли до тропічних широт. З іншого боку, в Новогвінейській області є дві родини рослин (Eupomatiaceae і Himantandraceae), що належать до порядку магнолієвих, які є спільними з Австралійською областю. Є тут і південний бук, евкаліпти, казуарини, а також види родів банксія і гревілея з родини протейних. Це свідчить про наявність давніх зв'язків Нової Гвінеї з Австралією.



Рис. 9.47. Вомбат звичайний

Антарктичне царство охоплює південь Південної Америки, материк Антарктиду, острови Хуан-Фернандес, Нову Зеландію і субантарктичні острови, що лежать на південь від 35° південної широти. До початку крейдяного періоду існував південний материк Гондвана, до складу якого належали ділянки суходолу, які нині утворюють Антарктичне царство. Це насамперед Магелланова область, що займає південну частину Південної Америки. Вона має тісні зв'язки з Неотропічним царством. Біоти Хуан-Фернандеської, Циркумпольної та Новозеландської областей мають острівний характер.

Флора квіткових рослин Антарктичного царства складається з 11 ендемічних родин, здебільшого моно- або оліготипних. Крім того, є значна кількість мохоподібних і лишайників, ареал яких охоплює простір від Магелланової до Новозеландської областей. З півночі в ці області проникають представники родів, зокрема, калюжниця, жовтець, барбарис, зірочник, щавель, крупка, гравілат, ломикамінь, калина, тирлич, валеріана, вероніка, очанка, шолудивник, подорожник, ситник, ожика, тонконіг. Деякі роди проникають з Магелланової області в Неотропічне царство. Зважаючи на розмежованість областей Антарктичного царства, в кожній з них є свої ендемічні таксони флори. У Магеллановій області шість ендемічних родин і багато ендемічних родів; у Хуан-Фернандеській області – одна майже вимерла ендемічна родина (Lactoridaceae) та понад 20 ендемічних родів. У



Рис. 9.48. Кергеленська капуста або прингля

Циркумантарктичній області два види, що належать до складу монотипних ендемічних родів: кергеленська капуста (рис. 9.48) і *Lyallia kergelensis* з родини *Nectorellaceae*, яка дуже близька до гвоздикових. Ендемічні новозеландські види родів *Podocarpus* і *Dasydium* мають вікарні види в Чилі.

Вельми цікавий приклад стародавніх зв'язків Антарктичного царства з Капським: з роду ірисових три види трапляються в Капському царстві, а один – на острові Лорд-Хау (Новозеландська область). Давні елементи у фауні Антарктичного царства характеризуються розірваними ареалами. Це хижі равлики, що мешкають у Новій Зеландії, в Австралії та Південній Африці, первиннотрахейні, ареал яких охоплює Новозеландську і північ Магелланової області, Південну Африку і Південну Австралію, прісноводні риби родини *Galaxiidae*, що трапляються на Новій Зеландії, острові Лорд-Хау, Фолклендських (Мальвінських) островах, в Південній Америці до 32° південної широти, у Південній Африці та Південній Австралії.

Майже цілком Антарктичним царством обмежене поширення птахів загону пінгвінів, з 18 видів якого три виходять за межі царства. Тут є два ендемічних роди тинаму, безгорбі верблюди роду лама (гуанако і вікуня). З гризунів тут поширені більшість видів єдиного роду туко-туко, субендемічні мара і нутрія. Ендемічні – деякі види переважно неотропічної родини броненосців.

У Хуан-Фернандеській області фауна не така оригінальна, як флора, ендемізм простежується тільки на видовому рівні. Тут є близько 20 ендемічних видів наземних молюсків, ендемічні колібрі й тиран (*Anaertes fernandensis*). У Циркумпольярній області панують морські птахи і ластоногі – вухаті й теперішні тюлені.

Найбільш оригінальна фауна Новозеландської області. З амфібій тут трапляються два-три види лейопельми (*Leiopelma*), найближчі родичі яких належать до тієї ж давньої родини лейопельмових) водяться в Північній Америці.

З плазунів для цієї області характерна гатерія (рис. 9.49), або туатара (*Sphenodon punctatus*), єдиний представник загону дзьобо-

голових (*Rhynchoscephalia*), решта видів загону вимерла близько 100 млн років тому. Є два ендемічні роди геконів і декілька ендемічних видів сцинків. Близько 200 років тому в Новій Зеландії були винищені представники нелітаючих птахів загону мооподібних. Збереглися три види нелітаючих птахів ківі, що належать до роду *Apteryx*. З інших нелітаючих птахів – совиний папуг (*Strigops habroptilus*), пастушка уека (*Gallirallus australis*), такахе (*Notornis mantelli*), новозеландське волове око (*Traversia*). Ендемічною є і родина новозеландських шпаків, до якої належить різнодзьоба гуйя. У самки гуйи дзьоб удвічі довший і більше зігнутий, ніж у самця.



Рис. 9.49. Гатерія, або туатара

До появи людини в Новій Зеландії з ссавців були тільки рукокрилі, що й пояснює велику різноманітність і кількість нелітаючих птахів (рис. 9.50). Острівний характер усіх областей, крім Магелланової, сприяв як формуванню, так і збереженню реліктових видів і груп біоти.

Неотропічне царство. Біота цього царства має давні зв'язки з Афротропіками, Капським, а також Австралійським царствами (через Антарктичне царство). Сучасний зв'язок Антарктичного царства з Магеллановою областю переривався в мезозої. Через панамський перешийок, який то занурювався під води океану, то знову підіймався, сюди проникли як давні, так і молоді представники Голарктики.

Для флори Неотропічного царства характерні численні родини, що мають пантропічне поширення: анонові, лаврові, перцеві, кропив'яні, ризофорові, мирти, анакардієві, баобабові, бігنونієві, молочайні та ін. Кількість родів, спільних з царствами тропіків східної півкулі, становить близько 450. Рослини проникли не тільки зі східної півкулі в Неотропічне царство, але й у зворотному напрямку. Флора Неотропічного царства пов'язана з флорою



Рис. 9.50. Пінгвін-аделі

Конголезької області Афротропічного царства. Адже, майже всі види родини бромелієвих поширені в Неотропічному царстві. Тільки вид *Pitcairnia feliciana* ендемічний для Конголезької області, інші 260 видів цього роду характерні для Неотропічного царства. У Неотропічному царстві є 25–30 ендемічних родин. Родина кактусових пов'язує Північну і Південну Америку, а один рід *Rhipsalis* – трапляється в Конголезькій області Афротропіків. Спільним з Північною Америкою є і рід юка (*Юсса*) з родини агавових (рис. 9.51).

Андами на північ проникають деякі представники Антарктичного царства – роди *Colobanthus*, *Azorella*, *Qurisia* і вид *Caltha sagittata*, а з півночі – представники родів *Quercus* (до Північної Колумбії).

Фауна Неотропічного царства досить багата ендемічними таксонами від видів до загонів, особливо вирізняються Амазонська область. Водночас простежуються різноманітні зв'язки царства як з Неарктичним регіоном Голарктики, так і з Антарктичним царством.

Зауважимо, що для Неотропічного царства характерна дводихаюча риба *Lepidosiren paradoxa* з родини *Lepidosirenidae*, до якої належать чотири види роду *Protopterus*, що мешкають в Афротропіках.

Із земноводних спільним для Неарктики і Неотропічного царства є родини амбистомових (*Ambystomatidae*) і безлегеневих саламандр (*Plethodontidae*). Види родини піпових поширені в Неотропічному царстві (200 видів рогаток (*Ceratophrys*), свистуни (*Leptodactylus*). Досить різноманітні квакші, а також представники інших 15 родів.

Для Неотропіків характерні різноманітні представники родини ігуан, два роди яких мешкають на острові Мадагаскар, а один – на островах Фіджі і Тонга. Тут же наявний центр різноманітності тейид



Рис. 9.51. Юка

(*Teiidae*), що проникають у південну частину Неарктики і Магелланову область Антарктичного царства. Ендемічними родами представлені пантропічні гекони (рис. 9.52), різноманітні представники широко поширених родин сцинків і веретеницевих (з ящірок), вужиних (із змії). Алігатори – переважно неотропічні крокодили – поширені в Південній Австралії, Південній Африці і на Галапагоських островах.

В *Магеллановій області* серед земноводних, птахів, ссавців є характерні субендемичні й ендемічні види, що належать до неотропічних груп. Тут є два ендемічні роди тинаму (*Tinamidae*), субендемичні зобні бігунки (*Thinocoridae*), безгорбі верблюди роду лама (гуанако і вікуня). З гризунів тут мешкає більшість видів єдиного роду туко-туко родини тукотукових (*Stenomvidae*), субендемичні мара (*Dolichotis*) і нутрія. З родини жаб в Неотропічному царстві поширені представники широко поширеного роду *Bufo* і декілька ендемічних родів – листові жаби (*Eleuterodactylus*), а також види неотропічної родини броненосців.

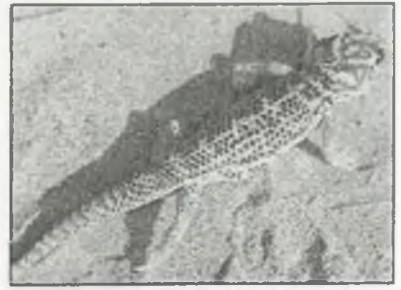


Рис. 9.52. Гекон

З 67 родин *птахів* ендемічні становлять понад 30, зокрема, нанду і тинаму, що належать до ендемічних загонів. До монотипних ендемічних родин належать гоацини, гуахарові, сонячні чаплі, до яких найближчий кагу Нової Каледонії, пастушкові журавлі. Дуже багато видів налічують ендемічні родини пічників – 215, мурахоловки – 2 244, котінгови – 94. З інших ендемічних родин наявні тукани, або перцеїди (рис. 9.53). Субендемичними є американські грифи. В Антарктичне царство заходять гігантські дрімлюги і траворізові. Значно ширші зв'язки з Неарктикою мають родина колібрі, тіранові, американські славки, танагри. З широко поширених груп у Неотропічному царстві – голінасті, пластинчатодзьобі, хижі сови, зозулі, голуби, папуги, дятли; немає журавлів, дрохв, птахів-носорогів та ін.

Не менш своєрідними є представники *ссавців*. Ендемічні сумчасті з родина ценолестових (*Caenolestidae*) і опосуми (*Didelphidae*), деякі з них проникають в Неарктику і Антарктичне царство. Із загону неповнозубих лінивці та мурашкоїди ендемічні, а з броненосців лише невелика кількість видів проникає в Сонорську область Голарктичного царства та Магелланову область Антарктичного. Недалеко за межі царства виходять представники рукокрилих – вампіри (*Desmodontidae*) (рис. 9.54). Мавпи, що належать до групи широконосих, представлені двома ендемічними родинами: ігрункових (*Callithricidae*) і цепкохвостих, або капуцинів (*Cebidae*).



Рис. 9.53. Тукан

До давніх представників фауни Неотропічного царства належать родина гризунів; свинки (Caviidae), водосвинкові (Hydrochoeridae), агутієві (Dasyproctidae) та ін. З півночі сюди проникли види білячих, гоферових, хом'якоподібних. Копитні й хижі ссавці також є недавніми прибульцями, оскільки ендемізм у цих групах не досягнув рівня родового. Місцеві кішки – ягуарунді, ягуар, оцелот та інші – належать до роду *Felis*, а тапіри – до роду *Tapirus*. Пекарі, як і тапіри, населяли в еоцені Євразію і Північну Америку. У пліоцені вони почали проникати до Південної Америки через Панамський перешийок, а в Євразії (на відміну від тапірів) цілком вимерли.

Голарктичне царство. Голарктичне царство займає найбільшу площу. Воно охоплює понад половину суходолу і розташоване у північній півкулі. Правильніше виділяти єдине Голарктичне царство, ніж два (Неарктичне і Палсарктичне), акцентуючи на значній схожості флор і фаун північних континентів порівняно з тропічними.

У Голарктичному царстві налічують 30 ендемічних родин *сушинних рослин*, переважно невеликих, які складаються часто з одного (монотипного) роду: гінгкові, свкомієві, адоксові, шейхцерієві та ін. Широко представлені тут родини магнолієвих, платанових, лаврових, жовтецевих, барбарисових, березових, гвоздичних, лободевих, букових, гречкових, вербових, хресто-, первоцвітів, мальв (рис. 9.55), молочайних, розоцвітих, зонтичних, тирличевих, шорстколистих, ранникових, губо-, дзвонико-, складноцвітих, лілейних,



Рис. 9.54. Вампір

ірисових, орхідейних, ситникоцвітих, осокових, злакових. З хвойних багато соснових і кипарисових, з папоротей переважають багатоніжки й аспленієві. В межах цих родин є значна кількість ендемічних голарктичних родів і безліч ендемічних видів.

Ссавці представлені ендемічними родинами вилорогих (Північна Америка) з одним видом і монотипною родиною гри-

зунів аплодонтових (Aplodontidae), що поширені також в західних районах Північної Америки, монотипною родиною селевінієвих (Середня Азія). Майже ендемічна північноамериканська родина гоферових (Geomyidae), представники якої заходять в Карибську область Неотропічного царства.

Широко поширені в Голарктиці родини кротових, пищухових, заячих, білячих, мишівок, хом'яків, полівок, кажанів, куніцевих. З родів широко поширені землерийки-бурозубки, зайці, ховрахи, бабаки, сірі полівки та ін. Спільними видами для Північної Америки і північної Євразії є бобер, вовк, бурий і білий ведмеді, горностай, лось, благородний олень (рис. 9.56), сніжний баран та ін. З птахів – ендемічні ряди гагароподібних, родини тетеревих, гагар і чистиків, а також монотипна американська родина кропивникових синиць і північноєвразійська родина завирушкових.

З плазунів широко поширені прісноводні (Emididae) і сухопутні черепахи (Testudinidae), сцинки, гекони (мало в неарктичних частинах Голарктики), веретінниці та ямкоголові змії (більше в Північній Америці, ніж в Євразії). Всій Голарктиці властиві безлегеневі саламандри, квакші, жаби і справжні жаби. З риб загальними для Голарктики групами є щукові, осетрові, лососеві; в неарктичній частині немає коропових. Ендеміки з риб на рівні родин представлені переважно в Неарктичній частині Голарктики. У Палеарктичній частині, за винятком риб голом'янок, ендемічних для Байкалу, немає інших ендемічних родин. На рівні родів і видів ендемізм значно вищий, але все-таки він нижчий, ніж в будь-якому іншому царстві. З півночі на південь зростає своєрідність флори і фауни та їхнє багатство.



Рис. 9.55. Мальви



Рис. 9.56. Олень благородний

9.5. Біогеографічне (біотичне) районування території України

Згідно з біотичним районуванням П. Второва і М. Дроздова (1978), територія України розташована в межах Європейської області Голарктичного царства. Оpubліковано схему біогеографічного районування території України І. Удри (1997). В основу цього районування покладено географічне поширення рослинного покриву. Тваринне населення, як відомо, має здатність пристосовуватися до умов, створених фітоценозами. Зелені рослини є основою трофічної піраміди та зовнішнім виразником природних умов. Поєднання даних про поширення певних видів, родів тощо рослин і тварин та їхніх угруповань відповідно до форм рельєфу, ґрунтового покриву та гідрокліматичних умов надає біотичному районуванню системності й комплексності.

Зональне розмежування території України (на зони й підзони) ґрунтується на видовому складі, структурі та життєвих формах рослинного покриву з урахуванням домінуючих видів тваринного населення та абіотичних умов довкілля.

Регіональне розмежування біогеографічних таксонів (провінцій, підпровінцій) зумовлене підвидовими відмінностями як у рослинному покриві, так і серед тваринного населення, поширеного в межах зони (підзони). Причиною цих відмінностей є геоморфологічні та гідрографічні бар'єри, які зумовлюють формування азональних та інтразональних елементів флори, фауни та їхніх поєднань у межах ландшафтних систем.

На всіх рівнях біотичного районування до уваги взято ендемічні та реліктові види живих організмів, їхню систематичну приналежність. Особливо детально аналізують такі види з метою виділення біотичних округів і районів, зокрема на підвидовому рівні. Важливе значення в разі уточнення меж надають реконструкції доагрикультурного рослинного покриву, який за історичний час зазнав значних антропоічних змін.

Аналіз біотичних та абіотичних чинників дав підставу виділити в межах України дві зони: неморально-лісову і степову. Зону мішаних лісів, яка є перехідною смугою між хвойними і широколистяними

лісами, не виділяють. Ялинові ліси, які вважають зональними фітоценозами, в межах України не утворюють суцільної смуги. Вони в межах Українського Полісся представлені невеликими островами. Південна межа цих зональних формувань розташована північніше Поліського регіону. Залісненість підзон, особливо лісостепової, в минулому була значно більшою.

Аналіз географічних особливостей поширення флори й фауни та гідротично-кліматичних умов території у межах зон дав змогу виділити 4 підзони, 6 провінцій, 11 підпровінцій, 29 округів і 66 районів (райони на картосхемі не відображені).

Неморальна лісова зона охоплює дві підзони – широколистянолісову та лісостепову. У *широколистянолісовій підзоні* в межах України виділено частини двох провінцій: Центральноєвропейської та Прибалтійсько-Білоруської. Це пояснюється характером флористичного складу рослинних формацій, пов'язаних головною лісоутворювальною породою – буком європейським, а в горах – ялиною європейською та ялицею (рис. 9.57). До східної межі цієї провінції



Рис. 9.57. Ліси України (С. Генсірук)

доходять десятки угруповань лісових фітоценозів, домінантом і едифікатором яких є бук європейський.

Центральнoсвoпeйськa пpoвiнцiя в Україні представлена двома підпровінціями – Східнокарпатського і Люблінсько-Волино-Подільською.

Висотна пояси́сть, різноманітність ендемічних і реліктових угруповань і видів флори стали підставою для виділення у Східнокарпатській підпровінції п'яти округів і десяти районів, а в Люблінсько-Волино-Подільській – трьох округів і дев'яти районів. Для гірських округів характерні скельно-дубові та буково-дубові ліси (Закарпатський округ), букові, ялицево-букові та ялицево-смерекові ліси (гірські округи) та широколистяні ліси з елементами гірської флори й фауни (Передкарпатський округ) (рис. 9.58).

Для *Пpибaлтiйськo-Бiлopyськoї пpoвiнцiї* характерні ялиново-грабові та сосново-буково-грабові ліси, з якими асоціюються види бореальної флори і фауни. У Поліській підпровінції виділено Правобережнополіський округ з переважанням дубово-соснових лісів з участю граба та Лівобережнополіський округ лісових островів з широколистяними лісами. Лівобережжя Десни віднесено до лісостепу, а Новгород-Сіверське Полісся за біогеографічними ознаками не належить до цієї провінції.

У *Лiсoстeпoвiй* підзоні виділено дві провінції та три підпровінції.

Схiдно-Сeрeдзeмнoмopськa пpoвiнцiя представлена фрагментом острівної степової та лісостепової Середньодунайської підпровінції (Верхньотисенський округ), а також типовою частиною сучасного лісостепу – Сіретсько-Середньопридніпровською підпровінцією, для якої характерні південно-європейські типи широколистяних лісів за участю субсередземноморських видів флори і фауни. Ця провінція складається із Сіретсько-Середньобузького округу скельно-дубових лісів субсередземноморського типу та Середньобузько-Придніпровського округу широколистяних лісів.

Схiдно-Євpoпeйськa пpoвiнцiя не містить субсередземноморських елементів флори і фауни, а ліси мають здебільшого кленово-ясеневий, кленово-липовий та липово-дубовий породний склад. Вона збагачена степовими і східно-європейськими видами флори й фауни.



Рис. 9.58. Біогеографічне районування території України (І. Удра, спрощене)

А. Неморально-лісова зона

Аа. Широколистяно-лісова підзона

- І. Центральноєвропейська біогеографічна провінція:* а) Східнокарпатська підпровінція: 1. Закарпатський округ; 2. Полонинсько-Бескидський округ; 3. Горганський округ; 4. Свидовецько-Черногірський округ; 5. Передкарпатський округ; б) Люблінсько-Волино-Подільська підпровінція: 1. Ростоцько-Волинський округ; 2. Західно-Подільський округ; 3. Центрально-Подільський округ.

- ІІ. Прибалтійсько-Білоруська провінція:* а) Поліська підпровінція: 1. Правобережнополіський округ; 2. Лівобережнополіський округ;

Аб. Лісостепова підзона

- І. Східно-Субсередземноморська провінція:* а) Середньодунайська підпровінція: 1. Верхньотисенський округ; б) Сіретсько-Середньопридніпровська підпровінція: 1. Сіретсько-Середньобузський округ; 2. Середньобузко-Придніпровський округ.

- ІІ. Східно-Європейська провінція:* а) Лівобережнопридніпровсько-Середньоросійська провінція: 1. Лівобережнопридніпровський округ; 2. Західно-Середньоросійський округ

Б. Степова зона

Ба. Передстепова підзона

- І. Сарматська провінція:* а) Північно-Причорноморська підпровінція: 1. Нижньосіретсько-Бузький округ; 2. Бузько-Придніпровський округ; б) Придніпровсько-Донецько-Приазовська підпровінція: 1. Вовчансько-Самарський округ; 2. Донецький округ; 3. Приазовський округ; в) Донська підпровінція: 1. Сіверсько-донецький округ

Бб. Підзона справжніх степів

- І. Понтична провінція:* а) Нижньодунайсько-Причорноморсько-Приазовська підпровінція: 1. Нижньопридунайсько-Нижньопридніпровський округ; 2. Нижньодніпровсько-Приазовський округ; б) Кримсько-Керченська підпровінція: 1. Північно-Кримський округ; 2. Керченський округ; в) Гірськокримська підпровінція: 1. Передгірський лісостеповий округ; 2. Північно-Кримський гірськолісовий округ; 3. Південно-Кримський гірськолісовий округ; 4. Південнобережний округ

У її межах виділено Лівобережнопридніпровсько-Середньоросійську підпровінцію з двома округами: Лівобережнопридніпровським широколистяних лісів та засолених луків та Західносередньоросійським широколистяних лісів.

Степова зона. Більшу частину степової зони формують різнотравно-типчаково-ковилкові степи із значною участю деревно-чагарникових заростей-залишків пралісів. Цю північну частину І. Удра називає *Передстепом*. У Передстеповій підзоні виділено одну *Сарматську провінцію*, яку поділено на три підпровінції: *Північну Причорноморську* з різнотравно-типчаковими степами на Правобережжі Дніпра; а також дві на Лівобережжі (*Придніпровсько-Донецько-Приазовську* і *Донську*), межею між якими є Сіверський Донець. Для Придніпровсько-Донецько-Приазовської характерний платоподібний слабо розчленований рельєф, вкритий в минулому різнотравно-ковилковими степами і байрачними дубовими лісами, залишки яких збереглися дотепер. У Донецькому окрузі, що займає Донецький кряж, вже проявляється вертикальна поясність. За своєю природою він є типово лісостеповим, на що вказував ще Г. Танфілєв.

Донська підпровінція характеризується ендемізмом. У межах України представлена Сіверськодонецьким округом з двома районами.

Підзона *справжніх степів* в Україні представлена *Понтичною провінцією*, у межах якої виділено дві підпровінції: *Нижньодунайсько-Причорноморсько-Приазовську* і *Кримсько-Керченську*. У Нижньодунайсько-Причорноморсько-Приазовській виділено Нижньодунайсько-Нижньопридніпровський округ типчаково-ковилкових степів із значним впливом середземноморської флори й фауни та Нижньодніпровсько-Приазовський округ ковилкових, полиново-злакових степів та полів.

Кримсько-Керченська підпровінція типчаково-ковилкових та полиново-злакових степів збагачена середземноморськими та південно-понтичними видами різнотрав'я. В ній виділено Північно-Кримський та Керченський округи.

До Понтичної провінції віднесено й гірську країну (Кримські гори) на рівні підпровінції. *Гірськокримська підпровінція* найбагатша видовим різноманіттям біоти, вирізняється значним ендемізмом та

реліктовістю. Тут виділено Передгірський лісостеповий, Північно-Кримський гірсько-лісовий, Південно-Кримський гірсько-лісовий та Південнобережний округи.

Отже, біогеографічне (біотичне) районування України утворює ієрархічну систему з провінцій, підпровінцій, округів та районів (поділ на райони ми не розглядали), що дає змогу використовувати його для ренатуралізації біоти та оптимізації природоохоронної мережі.

Останнім часом опубліковано біогеографічне районування території України з дещо інших позицій, зокрема, з позиції з'ясування центрів видоутворення на Україні та прилеглих територіях (В. Поліщук, В. Багнюк, 1999). За цим районуванням територію України розмежовано на п'ять біогеографічних районів. Кожен район розділено на біогеографічні ділянки.

Запитання для контролю і самоконтролю

1. Пригадайте, що означають поняття автохтонні й олохтонні види флори, фауни й біоти.
2. Назвіть головні принципи районування флори, фауни й біоти.
3. Назвіть головні одиниці (таксони) флористичного, фауністичного й біотичного районування.
4. Які відділи рослин покладено в основу флористичного районування?
5. Назвіть флористичні регіони суходолу й охарактеризуйте одне з царств.
6. Назвіть головні принципи фауністичного районування.
7. Назвіть фауністичні регіони суходолу й охарактеризуйте одну з областей.
8. Назвіть біотичні регіони суходолу й охарактеризуйте одне з царств.
9. Що лежить в основі біогеографічного районування території України?
10. Назвіть біогеографічні регіони території України і охарактеризуйте одну з провінцій.

Список літератури

- Биогеография. Учебник для студ. вузов / Г. М. Абдурахманов, Д. А. Криволицкий, Е. Г. Мяло, Г. Н. Огурева. М., 2003.
- Біологічний словник. 2-ге видання. К., 1986.
- Вальтер Г. Общая геоботаника / Пер. с нем. М., 1982.
- Воронов А. Г., Дроздов Н. Н., Мяло Е. Г. Биогеография мира: Учебник для студ. геогр. спец. ун-тов. М., 1985.

- Генсірук С. А. Ліси України. Львів, 2002.
- Геоботанічне районування Української РСР. К., 1977.
- Географія рослин з основами ботаніки: Навч. посіб. / Б. К. Гришко-Боїменко, С. С. Морозюк, І. В. Мороз, Л. Г. Оляницька. К., 1991.
- Жизнь животных: В 7 т. М., 1981–1989.
- Жизнь растений: В 6 т. М., 1976–1982.
- Киселев В. Н. Биogeография с основами экологии: Учеб. пособие. Мн., 1995.
- Кукурудза С. І. Біогеографія: Лабораторний практикум. Львів, 1990; 2-ге вид. 2000.
- Поліщук В., Багнюк В. Біогеографічне районування України // Розбудова екомережі України. К., 1999
- Пузанов І. І. Зоогеографія. Київ; Львів, 1949.
- Удра І. Х. Біогеографічне районування території України // Укр. геогр. журн., 1997. Вип. 4.
- Фукарек Ф. Растительный мир Земли. / Пер. с англ. М., 1982.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р., Осыпчук В. В., Андриенко Т. А. География растительного покрова Украины. К., 1982.
- Экологические очерки о природе и человеке / Под. ред. Б. Гржимека. Со-краш. пер. с нем. М., 1988.

10. ЗАКОНОМІРНОСТІ ФОРМУВАННЯ БІОТИ Й БІОЦЕНОЗІВ ГІРСЬКИХ СИСТЕМ ТА ОСТРОВІВ

За новітніми даними Г. Огурєєвої (2003), 48% всієї поверхні суходолу Землі розміщено на висотах понад 500 м над рівнем моря (н. р. м.), 27% – вище 1000 м, 11% – вище 2 000 м, 5% – вище 3 000 м і 2% – вище 4 000 м. Отже, гірські системи (на відміну від рівнинних) характеризуються тривимірністю: широтою, довготою та абсолютною висотою над рівнем моря. Градієнти природного довкілля в горах (температурний, баричний, вологості) мають значно більші показники ніж на рівнинах. Зміна “від місця до місця” абіотичного довкілля спричиняє зміну біоти та біоценозів, тобто всього біотичного й ландшафтного різноманіття.

Першопричинами диференціації біоти гірських систем є широтно-довготне розташування, віддаленість від океанів (континентальність) та абсолютна висота. Наступний рівень диференціації гірської біоти спричинений макроекспозиційністю схилів, а також складом гірських порід, ґрунтів та мезокліматичними особливостями. І, нарешті, третій рівень диференціації біоценотичного покриву, його мозаїчність зумовлені особливостями мезорельєфу, ґрунту, клімату.

Закономірності рослинного покриву і тваринного населення гірських територій досліджували чимало вчених, зокрема, Ж. Турнефор, К. Вільденов, П. Паллас та ін. Проте цілісну картину біогеографічних закономірностей в горах вдалося з’ясувати на початку ХІХ ст. О. Гумбольдту. Вчений вперше обґрунтував поняття про висотну поясність і регіональність (провінційність) гірських систем, визначив особливу роль гір для людської спільноти і цим спонукав зацікавлення до їх дослідження. Згодом, у ХХ ст., комплексні дослідження гірських систем злилися в наукову дисципліну монтологію (грец. *montana* – гори).

О. Гумбольдту належить першість щодо тривимірності природи гір та ролі географічної широти в розміщенні висотних поясів. Чима-

ло праць учений присвятив проблемі зв'язку поширення рослин з природними умовами гірських систем світу. Він простежив залежність життєвих форм і видів рослин від змін з висотою кліматичних умов і насамперед від термічного чинника. На відзначення заслуг О. Гумбольдта в становленні гірської географії його іменем названо гори в Центральній Азії, Австралії, Новій Гвінеї, льодовик у Гренландії, морську течію вздовж берегів Перу та інші географічні об'єкти.

10.1. Взаємодія екологічних чинників у горах

Видовий склад рослинного покриву і тваринного населення в горах, як і на рівнинах, найбільшою мірою залежить від поєднання тепла і вологи. Оскільки в горах ці чинники, а також атмосферний тиск суттєво змінюються, то, відповідно, змінюється видовий склад біоценозів. Такі зміни характеризуються певними закономірностями від основи гірської системи (хребта) до вершини. Якщо вершина піднімається вище від снігової лінії, то живі організми поширені до висоти цієї лінії.

Стосовно величини сумарної радіації, то її інтенсивність зростає разом з висотою місцевості в середньому на 10% на кожний кілометр. У високогір'ях суттєво зростають потоки прямої сонячної радіації, довгохвильового інфрачервоного і короткохвильового ультрафіолетового випромінювання. Вони визначають перепади між температурами повітря і поверхнею ґрунту, між радіаційним випромінюванням вдень і вночі. За даними Ю. Голубчикова (1996), на горі Кіліманджаро на висоті 3 600 м температурні контрасти можуть вдень сягати 60–80°C. Ультрафіолетова радіація суттєво впливає на біотичну компоненту екосистем, зокрема, на фізіологічному й біохімічному рівнях, визначаючи адаптаційні можливості існування організмів у високогірних районах. Інтенсивна ультразвукова радіація (точніше захист від неї) потребує особливих пристосувань живих істот. У багатьох тварин утворилися темні шари тканини, які є своєрідним захисним екраном для внутрішніх органів.

Температура повітря в горах залежить не тільки від висоти, а й від широти місцевості, що простежується на нижній межі розташування снігової лінії, якій характерні значні коливання на різних

широтах. У холодних і вологих полярних широтах Арктики і Антарктики вона розміщена на рівні моря, в Альпах – на висоті 2 500 м, на Кавказі й Алтаї – 3 000 м, в Гімалаях – 5 000 м і вище, а в засушливих високогірних районах Тибету і Анд піднімається до 6 500 м н. р. м.

Паралельно до снігової лінії в горах простягається верхня межа лісової рослинності й судинних рослин. Верхня межа лісу піднімається вище на масивних хребтах, у центральних частинах гірських систем, зокрема на підвітряних схилах. Феномени верхньої межі лісу і снігової лінії на земній кулі найліпше описують як безперервні лінії, що з'єднують точки з більшими висотами в низьких широтах і з малими висотами у високих широтах.

Пониження температури повітря суттєво впливає на життєдіяльність рослин і тварин. Тварини високогір'їв характеризуються пристосуваннями, аналогічними до арктичних тварин, а саме: густіший хутровий чи пуховий покрив, здатність відкладати жир, запасати корми, впадати в сплячку або анабіоз, мігрувати за межі високогір'їв на зимовий період.

З висотою в горах знижується атмосферний тиск (10 мб на кожні 100 м висоти), повітря стає розрідженим, парціальний тиск усіх складових, у тому числі кисню, різко зменшується. З цими закономірностями пов'язані специфічні фізіологічні адаптації організмів гірських тварин. З висотою місцевості у них збільшується відносний обсяг серця, зростає вміст гемоглобіну в крові, що дає змогу інтенсивніше поглинати кисень з повітря.

З підняттям в гори зростає кількість опадів, змінюється абсолютна вологість, її річний і добовий хід. Зміна річної кількості опадів на різних висотах залежить від багатьох місцевих особливостей циркуляції повітря: характеру кліматичних умов регіону, експозиції макросхилу, переносу повітряних мас, сили і характеру вітрів (вологих, сухих). Поєднання навіть помірної зволоженості з низькими температурами у високогір'ях створює умови для підвищеного зволоження і навіть заболочення пологих схилів.

Водночас інтенсивні вітри в горах можуть спричинити підвищену сухість, незважаючи на високу вологозабезпеченість. Максимум абсолютної вологості простежуються на схилах і вершинах гір у денні години. Відносна вологість з висотою мало змінюється. Пере-

січного року хмарність і тумани в горах простежуються частіше, ніж на рівнинах. Ізольовані вершини, гірські хребти, експоновані до океанічних вітрів, переважно покриті хмарами. Високі нагір'я і плато, такі як Тібет, Центральні Анди, навпаки, характеризуються підвищеною аридністю.

Важливим чинником в горах є сніговий прокрив. За даними С. М'ягова (1992), на кожні 100 м підняття снігові запаси зростають на 200–500 мм, тривалість залягання стійкого снігового покриву зростає на 15–20 днів. Характерна нерівномірність залягання снігового покриву на елементах рельєфу, з чим корелюється розташування багатьох фітоценозів. Зокрема, нівальні лучні поляни, які розміщені поблизу великих скупчень снігу, підживлюються вологою внаслідок танення снігу впродовж усього вегетаційного періоду.

Вітровий режим в горах, як і на рівнинах, значною мірою впливає на морфологію і фізіологію рослин. Сила вітру зростає біля гірських вершин. Тому від вітру певною мірою залежить нижня межа високогірних поясів. Для дерев, що ростуть на верхній межі, особливо характерні вітрові форми крон і сліди вітрової корозії на стовбурах (рис. 10.1). Сильний вітер є суттєвою перепоною для поширення багатьох птахів, які можуть літати лише в безвітряну погоду або в захищених від вітру місцях. Водночас такі умови сприятливі для поширення насіння багатьох рослин, у яких є спеціальні пристосування для поширення вітром. Кам'янистий ґрунт ускладнює або навіть унеможлиблює риючу діяльність тварин. Цю діяльність компенсує багатство природних сховищ у тріщинах скель, печерах, кам'янистих



Рис. 10.1. Прибережні вітри в Криму зумовили формування прапороподібної форми ялівцю

розсипах. Такі сховища дають змогу багатьом дрібним тваринам, зокрема дрібним гризунам, ящіркам не витратити сил на риття нір. Типові риучі тварини (бабаки, ховрахи, кроти, полівки), селяться на пологих схилах з добре вираженим ґрунтовим та рослинним покриттями.

Значна розчленованість рельєфу, чергування експозиції схилів зумовлює мозаїчність місцезростань рослин і стацій тварин. Багато видів тварин поширені в горах спорадично, ізольованими групами та колоніями на придатних для життя урочищах і фаціях. Така ізольованість є важливою передумовою інтенсивного формоутворення, виникнення локальних підвидів, а також ендеміків не лише видового, а й родового рівнів.

10.2. Адаптивна здатність рослин і тварин до життя в гірських умовах

Свого часу О. Гумбольдт звернув увагу на адаптацію рослин до життя в горах. У горах помірної зони північної півкулі у верхніх поясах домінують багатолітні рослини – низькорослі з вузькими річними кільцями у дерев, із зменшеною довжиною міжвузль у трав'янистих рослин. Часто трапляються форми рослин-стелюхів із збільшеною довжиною кореневої системи, листки яких захищені від випромінювання тощо. Прикладом можуть бути високогірні чагарники і чагарнички, висота яких прирівнюється до висоти снігового покриву. Це так звані нівеліровані чагарники, до яких належать рододендрони, ерникові берізки, багато видів верби.

В альпійському поясі переважають стелюхи, розеткові й подушкоподібні форми, що пристосувалися до різких змін температури повітря протягом доби. В альпійському поясі “африканських гір” або поясі “парамос” в Андах переважають великі злаки, у яких дернина утворює своєрідний захист для внутрішніх паростків від добових змін температури і зволоження. У горах Африки і Південної Америки є види великих деревоподібних трав'янистих рослин – “трав'яністі дерева”, які утворюють великі розетки з листя, що розкриваються вдень і закриваються увечері. В цих розетках нагромаджуються вода, гумус, сюди проникають додаткові корінці, де вони отримують поживу і зволоження.

Скелі й кам'янисті розсипи поширені у всіх висотних поясах, від передгір'їв до верхньої межі поширення рослин. До цих місць приурочені своєрідні життєві форми рослин – подушко-, росткоподібні, багатостебельні з тонкими звисаючими зі скель стеблами, з довгими і гнучкими, а іноді досить масивними підземними пагонами, що поширюються далеко в глибину ущелин.

Верхня межа поширення судинних рослин в горах Тибету і Гімалаях досягає максимальних висот на земній кулі – 6 250 м. Тут окремі рослини приурочені до розталих ділянок серед сніжників, а також трапляються вздовж русел ручаїв у захищених від вітрів місцях (рис. 10.2).

Багато тварин також адаптуються до життя в горах, особливо до високогірних умов. Більшість гірських тварин ведуть осілий спосіб життя і протягом всього життєвого циклу не покидають меж гірської системи. Проте в її межах багато видів птахів, копитних, хижаків здійснюють вертикальні міграції в окремі сезони з одного висотного поясу в інший. Це характерно для тварин у горах помірних і субтропічних широт, де яскраво виражена зміна сезонів року. У горах тропічних та екваторіальних широт, де сезонні коливання

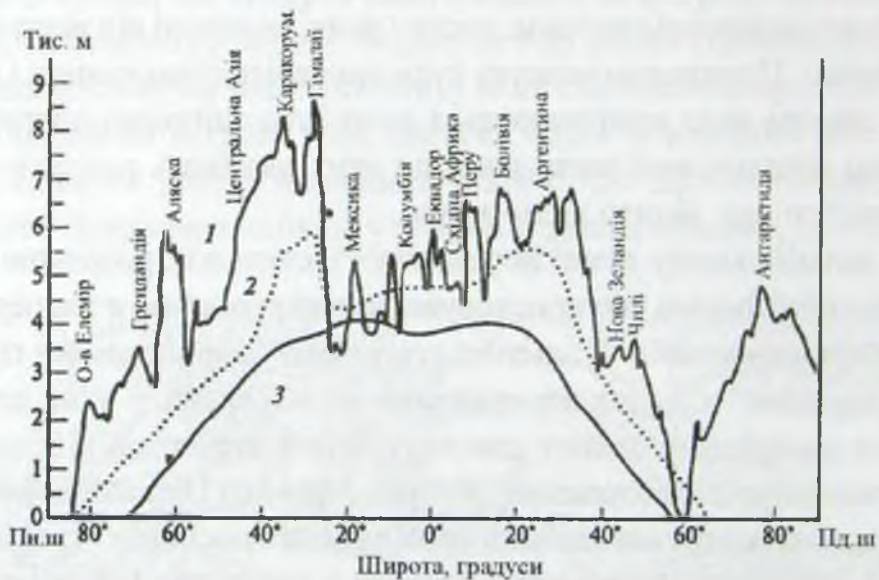


Рис. 10.2. Схематичний довготний профіль найвищих гірських вершин світу (1); верхньої межі поширення судинних рослин (2); висота верхньої межі лісу (3) (В. Swan)

гідротермічних чинників виражені слабше, вертикальних сезонних міграцій майже немає, або вони слабо виражені.

Особливою своєрідністю характеризується тваринний світ високогірних поясів, розміщених вище від межі поширення лісової рослинності. На субальпійських і альпійських луках, у високогірних степах і пустинях, у субнівальному поясі на нижній межі вічних снігів живуть тварини, які найліпше пристосовані до низьких температур, інтенсивної інсоляції, нестачі кисню і низького атмосферного тиску, сильних вітрів, різких змін погодних умов протягом сезонів доби і року.

Ареали деяких видів високогірних тварин Південної Африки (вігоні, кондори) збігаються з високогір'ями Анд. На великих висотах у тварин нестача кисню зрівноважується збільшеним об'ємом легенів, збільшеними розміром і активністю серця, об'ємом крові і кількості червоних кров'яних тілець. Наприклад, на горі Кіліманджаро дикі собаки трапляються на висоті понад 5 500 м, в Тибеті яки і гірські барани досягають висоти 5 800 м, на горі Еверест зайці трапляються до висоти 6 125 м, пантери і дикі собаки в Андах відвідують вершини вулканів.

Як на рівнинах, так і в горах важливим морфологічним пристосуванням до природного довкілля є зміна забарвлення. Зокрема, білого кольору набувають ті види ссавців, які піднімаються високо в гори і вимушені в пошуках їжі пересуватися на поверхні снігового покриву, наприклад, альпійський заєць-біляк, іноді горностай, ласка, які в Альпах піднімаються до висоти 3 000 м. В альпійського козла і серни шерсть взимку стає густішою, з'являється підшерстя, якого немає влітку. Більшість гірських тварин активні лише в сприятливі години доби і сезони року. Проте деякі ссавці і птахи активні цілий рік. Більшість дрібних тварин залишаються зимувати у високогір'ях і ведуть активний спосіб життя, пересуваючись під снігом. Сніговий покрив захищає їх від холоду і вітру та забезпечує постійну температуру в норах.

Деякі високогірні тварини спускаються взимку в нижче розміщені пояси. Зокрема, альпійський козел віддає перевагу скелястим, майже прямовисним скелям, влітку трапляється на висотах між 2 700–3 300 м, а взимку опускається до висоти майже 1 000 м. Інші тварини

водяться більш-менш постійно в одному поясі. У Тянь-Шані, зокрема, водиться вузькоспеціалізований вид птахів із родини в'юркових – арчовий костогриз з роду *Scothoastes*, який цілорічно харчується насінням арчі й майже не залишає пояс арчових лісів (рис. 10.3). У високогірних умовах Азії та Південної Америки переважають гризуни та копитні. Гризуни тривалий час можуть обходитися без води, вести нічний спосіб життя і впадати в літню або зимову сплячку. Копитні мають можливість добувати корм протягом усього року на безсніжних просторах Тибету або Анд.

З класу *плазунів* лише окремі групи проникають у високогір'я. Це здебільшого дрібні ящірки з родини сцинкових, прудкі ящірки з роду *Lacerta*, агами, які використовують численні тріщини як сховища від несприятливих погодних умов і хижаків. Для плазунів у високогір'ях характерне живородіння. Воно забезпечує надійний розвиток ембріонів в умовах низьких температур. А деяким гірським видам ящірок притаманний процес партеногенезу (грец. *παρθένος* – незайманиця, *γένεσις* – народження), або дівоче запліднення, тобто розмноження



Рис. 10.3. Костогриз

без участі самців. Популяції таких видів складаються винятково із самок, які успішно розмножуються без запліднення. Такий спосіб розмноження сприяє збереженню і виживанню популяцій в гірських умовах, де локальні вогнища цих тварин нерідко надовго ізольовані між собою. Явище партеногенезу властиве переважно безхребетним тваринам – дафніям, коловерткам, а також бджолам.

З птахів для гір характерні великі трав'яні курині, зокрема кеклики (рис. 10.4) або кам'яні куріпки (*Alectoris chukar*), і улари, або гірські індики (*Tetraogallus caucasicus*). На альпійських луках різних широтних зон поширені дрібні горобцеподібні – гірські в'юрки (*Montifringilla nivalis*), рогаті жайворонки (*Eremophila alpestris*), гірські чечевиці (рід *Caprodacus*). Майже до вічних снігів піднімаються у високогір'я альпійські галки (*Pyrrhocorax graculus*), альпійські ворони (*P. alpinus*) та альпійські тинівки

(*Prunella collaris*). Для високогір'їв характерні (хоч і нечисленні), великі птахи-падальщики – чорні грифи (*Aegypius monachus*), бородачі (*Gypaetus barbatus*), гірський беркут (*Aquila chrysaetos*), кондори (*Sarcorhamphus gryphus*), сипи білоголові (*Cyps fulvus*).

Із ссавців у горах водяться дрібні й середні гризуни – гірські полівки, бабаки, ховрахи. Місцями численні поселення серед кам'янистих розсипів утворюють дрібні зайцеподібні – пищухи, або сіноставки, які запасують сіно на зиму у вигляді стіжків. З великих травоядних у горах поширені різні тубукорогі – козли, барани, серни. Зокрема, в Центральній Азії поширені яки, на Далекому Сході – серноподібні антилопи-горали (*Nemorhaedus*), в Південній Азії – тари (*Hemitragus jemlahicus*) і сепай (*Capricornis sumatraensis*). У Північній Америці – снігові козли (*Oreamnus montarius*), в Південній Америці – безгорбі верблюди-гуанако (*Auchenia*) і вігоні (*Alvicugna*). Вігоні значно менша і дуже граціозна, вона живе винятково у горах. Її називають ще дикою ламою, а більша вігоні може траплятися і на рівнинах. Свійські лами це не що інше, як приручені гуанако. Всі вони є представниками заgonу мозолоногих.

Ссавці-хижаки в горах представлені широко поширеними видами, такими як вовки, лисиці, рисі, ведмеді, горностаї (рис. 10.5), а характерними для високогір'їв видами, які добре адаптувалися до гірських умов і не спускаються нижче від альпійського поясу, такими як сніговий барс, або ірбіс (*Felis uncia*), що населяє гори Центральної Азії і є типовою високогірною твариною.



Рис. 10.4. Кеклик, або кам'яна куріпка



Рис. 10.5. Горностаї

10.3. Висотна поясність гір

На відміну від рівнин, де смуги рослинного і тваринного населення змінюють одна одну в меридіональному напрямі, які називають

природними зонами, в горах зміни угруповань живих організмів відповідно до зміни абсолютних висот одержали назву *висотних поясів*. Природні зони і висотні пояси мають чимало спільних рис, проте між ними є чимало принципових відмінностей. І першою такою відмінністю є те, що ширина зон вимірюється сотнями кілометрів, а висотних поясів – сотнями метрів. Також у широтних зонах зональні біоми, за кількома винятками, займають більшу частину їхньої площі, а в межах висотних поясів значну частину площі займають угруповання зсувів, осипів, урвищ, ущелин тощо.

На рівнинах, як зазначалося, крім зональних біомів, що займають плакорні ділянки, значне місце займають *азональні угруповання*. У горах також, крім поясних угруповань, що займають основні площі поясу, є так звані *позапоясні і міжпоясні угруповання* живих організмів. *Угруповання, що утворюють вище або нижче основного поясу поясний рослинний покрив і приурочений там до найсприятливіших для них місцеположень, називають позапоясними*. Такими, наприклад, є острівки степової рослинності в лісовому поясі гір, приурочені до стрімких ділянок південних та південно-західних тепліших схилів у північній півкулі, або ділянки лучно-альпійської рослинності в межах лісового поясу на затінених ділянках північних і північно-східних холодніших схилів. Зрозуміло, що йдеться лише про окремі острівки рослинності, а не про ділянки степів, що знизу примикають до лісового поясу і є частиною степового поясу.

Угруповання живих організмів, які не утворюють в горах окремого поясу, але трапляються в деяких, а то й в усіх поясах, за аналогією з інтразональними угрупованнями рівнин, можна називати міжпоясними. Такими, наприклад, є угруповання скель, кам'янистих розсипів, берегів деяких гірських річок з глибоко врізаними долинами, які в Українських Карпатах мають місцеву назву “звори”.

Зауважимо, що такі погляди поділяють не всі дослідники висотної поясності гір. Якщо О. Агаханянц (1981) виділяє позапоясну та внутріпоясну рослинність в горах, то К. Станюкович (1973) вважає, що таких явищ немає. З цього приводу він зазначає: “Там у горах, де панівною є ксерофітна чи мезофітна рослинність, яке б вона мізерне місце не займала, вона також розміщена у своєму поясному порядку”.

Те саме, на його думку, стосується ксерофітної рослинності у системі мезофітних поясів.

Усі рослини, зазначає К. Станюкович (1973), тією чи іншою мірою пов'язані з певними температурами і, відповідно, з певними поясами рослинності в горах. Потрібно лише розрізнити рослини з вузькими температурними межами (стенотермні) та з широкими (евритермні).

Отже, висновок цього дослідника збігається з думкою відомого ландшафтознавця М. Солнцева (1973), який доводив, що *"...де б не був розташований природно-територіальний комплекс, він завжди підпорядковується закону широтної зональності"*.

Головною структурною одиницею біотичного покриву в горах вважають висотний пояс. У процесі виділення поясів до уваги беруть різні чинники, що зумовлюють поширення живих організмів та їхніх угруповань: геолого-геоморфологічні, кліматичні, ландшафтно-господарські. Проте фізіономічно найчастіше індикатором висотних поясів є тип рослинності. Як зауважує Г. Огурєєва (2003), *"пояс рослинності розглядається як складна комбінація кліматично зумовлених рослинних угруповань, що належать до одного або декількох типів рослинності в межах певної висоти, зв'язаних між собою в еколого-динамічні ряди (фітокатени) на схилах різних експозицій"*. Різноманітні, іноді надзвичайно контрастні, екологічні умови гірських схилів зумовлюють диференціацію рослинного покриву на *підпояси і висотно-кліматичні смуги*. Поєднання фітокатен на схилах різних експозицій визначає регіональну особливість поясу. К. Станюкович зазначає, що виділення поясів за ознаками рослинного покриву виправдане, оскільки *"у ньому, як у призмі, відображаються тісно пов'язані з ним усі кліматичні, ґрунтові та інші складові, що характеризують пояс як ландшафтну величину"*.

Протяжність поясу залежить від багатьох чинників, зокрема, від географічної широти, зміни кліматичних умов з висотою, екологічної амплітуди тих рослин, що утворюють пояс. В Українських Карпатах пояс букових лісів має ширину до 800 м з певними відхиленнями у Передкарпатті і Закарпатті, а ширина перехідного поясу (від лісового до субальпійського), так зване *криволісся*, не перевищує 250 м (рис. 10.6, 10.8).



Рис. 10.6. Сосна гірська сланка, або жереп в Чорногорі (Українські Карпати)

Межі поясів іноді суттєво змінюються з висотою в різних його частинах, а також залежно від експозиції схилів. Різниця в розміщенні меж може сягати кількох сотень метрів. Самі межі можуть бути досить чіткими (дискретними), але частіше вони поступові (континуальні) й утворюють перехідні смуги, які називають екотонами.

Висотні межі поясів залежать не тільки від абсолютної висоти місцевості та географічного положення. Часто вирішальне значення у формуванні структури рослинного покриву має рельєф, літологія порід, морфологія схилів. Зокрема, з карбонатністю порід пов'язують пояс дубових лісів Українських Карпат. З рослинним покривом висотних поясів тісно пов'язане їхнє тваринне населення, про що зазначали вище. Загалом висотний пояс є складним біогеографічним явищем, зумовленим географічним положенням гірської системи та абсолютною висотою місцевості.

Учені виділяють різні *типи поясності*, розуміючи під цим поняттям “*гори з однотипним набором висотних поясів, що чергуються у певному порядку на гірському профілі*”. У системі гірських споруд важливе місце посідають плоскогір'я, дрібносопковики, плато, на яких простежується неповний спектр висотних поясів. Ці території належать до різних *підтипів* поясності. Низькі гори мають простішу структуру поясності. Зі збільшенням висоти гірських масивів ускладнюється висотно-поясна структура. На цей процес впливає історичний чинник, який в одних випадках може ускладнювати, а в інших спрощувати висотно-поясну структуру гірської системи.

Свого часу О. Гумбольдт і Е. Бонплан запропонували схему висотної поясності вологих тропіків Анд між 10° пн. ш. і 10° пд. ш., пов'язавши фізичні параметри з біотичними даними. Ці ідеї продовжив розробляти К. Троль, який виділив регіони в горах за кліматичними і фітоценотичними особливостями. Він склав профіль від

Отже, характер поясності в горах різних гірських країн суттєво відрізняється залежно від температурного режиму та вологи, від ступеня континентальності клімату регіону, в якому розміщена гірська система.

Історично склалося так, що гірську рослинність найактивніше вивчали в Альпах. Зважаючи на це, термін “альпійський”, “субальпійський” стали вживати стосовно інших гірських систем, тобто були спроби у всіх горах, які ставали об’єктом дослідження, віднайти пояси, аналогічні до Альп. Проте з’ясувалося, що в горах з континентальним кліматом помірною поясу, а також в субтропічних і тропічних регіонах таких аналогів немає. Зокрема, альпійські високогірні луки на зразок карпатських полонин є далеко не у всіх гірських країнах помірною поясу.

У горах, розміщених у країнах з вологим кліматом, нерідко один і той же тип рослинності розташований на схилах різних експозицій (пояс бука або смереки в Українських Карпатах). Асиметричне розміщення поясів із випаданням частини цих поясів на схилах тієї чи іншої експозиції характерне для гірських країн з сухим або помірно вологим кліматом. Асиметрія простежується і стосовно набору поясів та їхньої висотної приуроченості. Унаслідок цього на одній і тій же висоті виникає велика строкатість рослинного покриву. З огляду на різноманітність рослинних угруповань іноді важко визначити їхню поясну назву.

Рослинність гір з одним і тим же набором поясів належить до одного *типу поясності*. Один і той же тип поясності розвивається в горах однієї *кліматичної зони*. Сукупність типів поясності, що трапляється в одній зоні, утворює *широтний*, або *зональний ряд типів поясності*. Тип поясності, що належить до одного ряду, насамперед вирізняються умовами зволоження. Флористичний склад рослин, що утворюють подібні пояси, на різних континентах різний. Проте життєві форми рослин, до яких вони належать, аналогічні або дуже подібні. Коротко охарактеризуємо деякі типи високогірної рослинності певних поясів.

Гірська тундра характерна для високогір’я субарктики і помірного поясу. Вона розміщена вище від поясу альпійських лук або безпосередньо змінює лісовий пояс, відділяючись вузькою смугою

криволісся. У Карпатах криволісся складається з гірської сосни, яку місцеве населення називає жерепом (*Pinus mugi*) (рис. 10.6), душекії зеленої (*Duschekia viridis*), рододендрона східнокарпатського (*Rhododendron Kotschyi*), ялівцю сибірського (*Juniperus sibirica*) та інших високогірних видів. Гірська тундра може бути *мохово-лишайниковою (плямистою), чагарничковою або сухою дріадовою*. Вище від гірської тундри поширені кам'янисті й льодовикові пустелі.

В аридних країнах помірного поясу у високогір'ях значне місце займає пояс субальпійських луків та степів. Вище від цього поясу розміщений пояс низькотравних альпійських луків та подушечників. У вологих субтропіках вище від верхньої межі лісу суттєву роль відіграють численні види рододендронів, вище від яких розташувалися альпійські луки з чагарниками.

Для високогір'їв сухих тропіків Анд характерна високогірна *пустеля-пуна*, що мовою кечуа означає пустиня. У Центральних Андах цей напівпустинний, а місцями пустинний пояс розташований між 14 і 28° пд.ш. на висоті 3 500–4 600 м н. р. м. Тут досить чітко простежуються сезонні коливання клімату: літо прохолодне і дощове, зима холодна і суха, а також характерні сильні вітри та снігопади. Якщо засушливий період триває чотири–сім місяців то таку пуно називають “нормальною”. А ще залежно від кількості опадів виділяють “суху” і “солону” пуно, кількість яких коливається від 1000 до 100 мм/рік і зменшується в південному напрямі. У цьому ж напрямі змінюються ландшафти пуни загалом – від високогірних степів з дерновинними злаками і подушкоподібними рослинами на північному сході до високогірних засолених пустель на півдні.

В екваторіальних гірських системах Південної Америки та Східної Африки в умовах вкрай нестійкої погоди простежуються угруповання *парамо* – високогірної рослинності, поширеної на висотах 3,5–4,2 км між поясом криволісся та сніговою лінією. Для цього типу рослинності характерні окремі невисокі дерева (2–5 м) родини складноцвітих, що мають пригнічений вигляд, а також твердолисті злаки з потужним дерновим покривом. На півдні помірного поясу південної півкулі вище від межі лісу розвинуті угруповання *тусоків*, утворених дерновинними злаками, що змінюються подушечниками, утвореними різними видами рослин.



Рис. 10.8. Рододендрон на Чегеті (Кавказ)

У південній півкулі набір висотних поясів у помірному поясі загалом більше нагадує тропічну систему і суттєво відрізняється від поясності в тих же широтах північної півкулі. Це зумовлено тим, що вологість повітря у горах цієї півкулі вища, ніж у північній. В Андах між рослинністю субантарктичних і

тропічних широт простежується значна фізіономічна і флористична подібність.

Гірські ліси займають майже 9,5 млн км². Розподіл лісів за висотами гірських схилів визначив Світовий центр моніторингу заповідних територій (World Conservation Monitoring Centre), наведений в табл. 10.1. Гірські ліси мають значно багатше біорізноманіття порівняно з навколишніми рівнинними лісами, а їхній ендемізм є порівняно багатшим.

Верхня межа лісу (ВМЛ) є важливим інтегральним показником розташування набору висотних поясів гірської системи. Вона є однією з найбільш показових екологічних меж у горах, вище від якої формується цілком інше життєве середовище. Водночас верхня межа лісу є надзвичайно динамічною межею, яка постійно змінюється у просторі і часі. Причинами таких змін є природний чинник, зокрема глобальне потепління, й антропоічний чинник – господарська діяльність людини. У північній півкулі верхня межа лісу переважно утворена тими ж видами деревних порід, що ростуть у нижче розташованих лісах. У південній півкулі ліси біля їхньої верхньої межі складаються з видів деревних хвойних, зокрема, араукарії (*Аraucaria*), або листяних порід – південного бука (*Nothofagus*).

На розміщення ВМЛ суттєво впливає людська діяльність – випасання худоби, пожежі, вирубування дерев. За даними А. Байцара (1994) в Українських Карпатах протягом останніх століть верхня межа лісу знизилася на 150–250 м. Тут можна простежити три чинники антропоічної деградації:

- знищення лісової рослинності для будівництва житла пастухів, туристичних баз та кемпінгів, а також на паливо;
- наслідок випасання худоби та сінокосіння;
- внаслідок рекреаційної діяльності. Сучасна ВМЛ Українських Карпат знизилася настільки, що в деяких районах полонини зімкнулися з низькогірними луками. Амплітуда коливань відносних висот ВМЛ і найвищих вершин гір досягає місцями 900 м. Цей процес відбувався протягом тривалого часу і пов'язаний з пасовищним використанням високогірних лук – полонин.

Таблиця 10.1. Площа лісів гірських територій (станом на 1997 р., World...)

Гірські ліси	Висота гірських територій за класами, м				Загальна площа гірських лісів, тис. км ²
	300–1000	1000–2500	2500–4500	Понад 4500	
Тропічні вологі	1198	882	223	19	2322,0
Тропічні сухі	343	158	50,2	0,2	551,4
Помірні й бореальні вічнозелені хвойні	1377	1337	175	2,0	2891,0
Помірні й бореальні листопадні хвойні	986	390	1,3	–	1377,3
Помірні й бореальні широколистяні та змішані	1276	918	143	2,0	2339,0
Всього	5180	3684	592,3	23,2	9480,7

Отже, сучасний рівень ВМЛ у багатьох гірських країнах, як і в Карпатах, пов'язують головно з антропічними чинниками.

10.4. Висотні пояси Українських Карпат і Кримських гір

Українські Карпати. Північно-східну частину Карпатської дуги, що розташована в межах сучасної України, називають Українськими Карпатами. Ця гірська споруда витягнута в субширотному напрямі і має довжину 280 км, ширину – до 100 км, а максимальну висоту –

2061 м н. р. м. (г. Говерла). Відомий дослідник клімату Українських Карпат М. Андріанов (1957) виділив шість термічних зон: *теплу, помірно теплу, помірну, прохолодну, помірно холодну і холодну*. Українські вчені (М. Голубець, В. Комендар, К. Малиновський, С. Стойко та ін.) виділяють у Карпатах п'ять висотних поясів рослинності: *передгірський лісовий* (450–550 м н. р. м.), *нижній лісовий* – до 1200–1300 м, *верхній лісовий* – до 1500 м (рис. 10.9), *субальпійський* – до 1800 м, *альпійський* – понад 1800 м. Характерною особливістю рослинності високогір'їв Українських Карпат є те, що тут немає верхнього поясу високогірної рослинності – субнівального. Це пояснюють тим, що тут немає льодовиків. Головним типом рослинності Українських Карпат є *лісова*. У минулому деякі автори за цією ознакою називали їх Лісистими Карпатами. Лісистість Карпат становить близько 40%. Понад половину лісової площі займають *ялинові або смерекові ліси*, домінантним видом яких є смерека європейська (*Picea abies*) – близько 700 тис. га, які переважають у верхньому лісовому поясі. *Букові ліси* переважають у нижньому лісовому поясі та на найвищих вершинах передгірських височин. Вони покривають близько 30% території Карпат.

Найбільші площі букових лісів приурочені до південно-західного макросхилу, де вони становлять 60% лісостанів. Незначну площу займають *ялицеві ліси* з ялиці білої (*Abies alba*), яка (на відміну від бука



Рис. 10.9. Верхня межа лісу в Українських Карпатах

і смереки) утворює не чисті, а змішані ліси: дубово-буково-ялицеві, смереково-буково-ялицеві та буково-ялицеві. Ці ліси не утворюють суцільного поясу, а трапляються окремими масивами серед букових і смерекових лісів. Нижній пояс рослинності утворюють *дубові й дубово-грабові ліси*.

Співвідношення різних груп лісів утворилося значною мірою внаслідок діяльності людини. Ще декілька століть тому тут домінували букові та смерекові ліси. Однак протягом двох останніх століть площа букових лісів значно зменшилася – від 55 до 33 %, а смерекових зросла – від 32 до 56%. Такі зміни спричинені тим, що на місці вирубаних як смерекових, так і букових, дубових та змішаних лісостанів засаджували монокультуру смереки, яка найшвидше росла і користувалася попитом для виготовлення деревини.

Пояс *передгірських лісів* складається переважно з дуба звичайного (*Quercus robur*) і дуба скельного (*Q. petraea*). Дубові ліси з дуба звичайного поширені на Закарпатській низовині та в Передкарпатті, зокрема в його західній частині, а з дуба скельного – в Закарпатському передгір'ї та височинними ділянками спускаються в Закарпатську низовину до висоти 100 м, а в гори піднімаються до висоти 500–600 м. Дуб утворює чисті високопродуктивні лісостани, де його звичним супутником є граб, явір, клен гостролистий, а також бук і ялиця. У підліску трапляється ліщина (рис. 10.10), а у вологіших місцях – крушина.

Нижньолісовий пояс складається з високопродуктивних *букових лісів*, що покривають схили на висотах від 600 до 1000–1200 м н. р. м. Бук лісовий (*Fagus silvatica*) поширений на обох макросхилах Карпат, особливо на південно-західному макросхилі й приурочений до бурих гірсько-лісових ґрунтів. У межах поясу виділяють кілька підпоясів: чистих букових, поширених на нижньо- і середньогірських схилах Полонинського хребта; ялицево-букових лісів, який займає нижні частини північно-східних макросхилів Карпат; ялицево-смереково-букових лісів, що приурочений до нижніх і середніх схилів Чорногори, Горган, Чивчин та високогір'їв Бескидів. Підлісок у буко-



Рис. 10.10. Ліщина

вих лісах нерозвинутий, лише зрідка під покривом лісу трапляються чагарники. Трав'янистий покрив, зважаючи на слабку освітленість поверхні ґрунту, не є зімкнутий.

Вище від висот 1 000–1 200 і до 1 500 м розташований пояс *смерекових лісів*, які добре виражені у високогір'ях Горган, Чорногори, Чивчинських і Мармарошських гір. Тут виділяють два підпояси: *змішаних смерекових деревостанів* з участю ялиці і в другому ярусі бука і підпояс *чистих смерекових лісів*. Підпояс змішаних смерекових лісів приурочений до південно-східних і південно-західних макросхилів Карпат з висотами 900–1 200 м н. р. м. Підпояс чистих смеречників займає високогірні схили Горган, Чорногори, Чивчин від 1 200 до 1 500 (1 600) м н. р. м.

Смерека утворює як чисті, так і змішані з буком і ялицею деревостани. Змішані ліси формуються нижче від чистих смерекових лісів, де кліматичні умови дещо м'якші. Для чистих смерекових лісів характерна різновіковість деревостанів, бонітет яких залежить від потужності ґрунтового профілю і багатства ґрунтів. З висотою кліматичні умови погіршуються, ріст дерев сповільнюється і біля верхньої межі поясу смерекові ліси поступово трансформуються у рідколісся і криволісся.

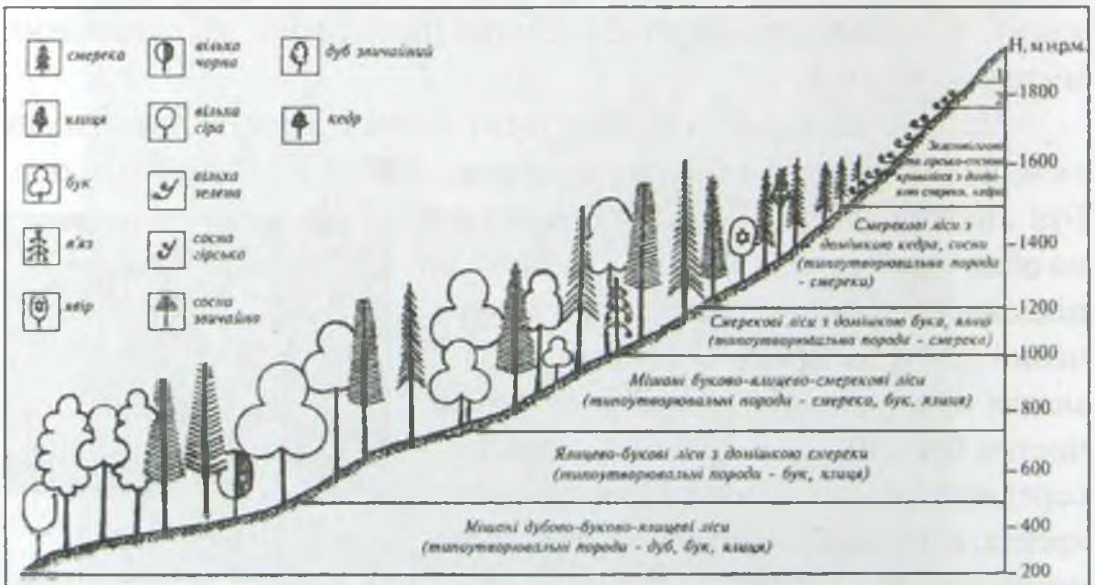


Рис. 10.11. Висотні пояси рослинності Українських Карпат (З. Герушинський)

Під густим покривом смерекових лісів підлісок не виражений. Трапляються одиничні чагарники жимолості чорної (*Lonicera nigra*), смородини карпатської (*Ribes carpaticum*), спіреї в'язолистої (*Spiraea ulmifolia*). Трав'янистий ярус розріджений, в ньому домінує квасениця звичайна (*Oxalis acetosela*) у поєднанні з гірськими видами живокосту серцеподібного (*Symphytum cordatum*), купини кільчастої (*Polygonatum verticillatum*), дзвоників ялицевих (*Campanula abietina*) (рис. 10.12), ціцербіти альпійської (*Cicerbita alpina*) і неморальних видів – зеленчука жовтого (*Galeobdolon luteum*), мелунки червоної (*Pulmonaria rubra*), герані Робертова (*Geranium robertianum*). Трапляються тут і бореальні види, мешканці хвойних лісів – чорниця, безщитник жіночий (*Athyrium filix-femina*), щитник австрійський (*Dryopteris austriaca*).



Рис. 10.12. Дзвоники ялицеві

Вище від межі лісу розміщена перехідна смуга від лісової до лучної рослинності, яку називають *криволіссям*, а низькорослі дерева – *стелюхами*. Криволісся займає смугу шириною 250–300 м. Найбільші масиви криволісся приурочені до південно-східної частини Українських Карпат, де вони займають високогір'я Чорногори, Свидовця, Чивчин та інших хребтів. Нижня частина криволісся на північних схилах опускається нижче, а верхня піднімається вище на південних. Зважаючи на це, суцільна смуга заростей на північних схилах значно ширша, ніж на південних. Такі високогірні види, як сосна гірська, або жереп, душекія зелена (*Duschekia viridis*), яловець сибірський (*Juniperus sibirica*) займають невеликі площі, як і зарослі рододендрона миртолистого (*Rhododendron myrtifolium*), і найбільше трапляються окремими масивами на Свидівці, Чорногорі й Мармарошських горах, місцями вклинюючись у субальпійський і альпійський пояси. Зарослі душекії також найбагатші серед стелюхів. У їхньому складі переважають гірські види, серед яких багато карпатських ендеміків та рідкісних альпійських видів. Такі види,



Рис. 10.13. Тирлич
крупчастий

як медунка Філярського, щавель карпатський, чебрець альпійський (*Thymus alpestris*) та ін.

Серед заростей рододендрона, які не надто густі, трапляються види навколишніх луків і пустищ, зокрема чагарники – чорниця, брусниця, лохина, костриця лежача (*Festuca supina*) і мальована (*F. picta*), осока вічнозелена (*Carex sempervirens*), ситник трироздільний (*Juncus trifidus*). Крім цього, посусідству з цим рідкісним видом флори, яким є рододендрон миртолистий, проростають інші рідкісні види, такі як анемона нарцисоцвіта (*Anemone narcissiflora*), тирлич крупчастий (*Centaurea punotata*) (рис. 10.13) і безстебловий (*C. acaulis*).

У субальпійському поясі луки займають найбільшу площу. Вони чергуються з невеликими масивами стелюхів, про які зазначали вище, та ділянками пустищ і несформованих угруповань скель. У високігор'ї Карпат найбільше поширені біловусові луки, абсолютним домінантом яких є білоус стиснутий (*Nardus stricta*). Білоусові луки одноманітні й бідні за видовим складом і будовою. Субдомінантами білоусу можуть бути види бідних луків. У верхньому під'ярусі травостою трапляється мітлиця тонка (*Agrostis tenuis*), костриця червонока (*Festuca rubra*), пахуча трава звичайна (*Anthoxanthum odoratum*). Гірські види тут не є численні. Це осока кульконосна (*C. pilulifera*), чебрець альпійський, апозеріс (дикий салат) смердючий (*Aposeris foetida*), тирлич ваточниковий (*C. asclepiadea*). У мохово-лишайниковому покриві переважають види мохів – *Hylacomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, а також лишайник, так званий ісландський мох (*Cetraria islandica*).

В альпійському поясі, який в Українських Карпатах займає обмежені площі вище від 1800 м н. р. м., суцільні масиви рослинності є лише в Чорногорі та Мармарошських горах. В інших районах високігор'я альпійська рослинність представлена фрагментарно (Чивчини, Свидовець). В альпійському поясі луки складаються з альпійських та арктоальпійських видів – осок вічнозеленої та зігнутої, ситника трироздільного, костриці приземистої. До них місцями долучаються чор-

ниця, сеслерія голубувата (*Sesleria coerulans*), а також багато рідкісних гірських видів – наскельниця лежача (*Loiseleuria procumbens*), примула дрібна (*Primula minima*), верба трав'яна (*Salix herbacea*), роман карпатський (*Anthemis carpatica*), жовтозілля карпатське (*Senecio carpaticus*). Крім цього, тут зрідка трапляються лохини і рододендрон східнокарпатський (*R. kotschyi*), а ще рідше таємничий едельвейс (білотка альпійська, або, як її називають місцеві мешканці-гуцули, шовкова косиця (*Leontopodium alpinum*) (рис. 10.14).



Рис. 10.14.
Білотка альпійська
(едельвейс)

Кримські гори. Гірський Крим розташований на півдні Кримського півострова. Він простягається вздовж Чорного моря від мису Херсонес (м. Севастополь) на заході до мису Ілля поблизу м. Феодосія – на сході. Довжина Кримських гір пересічно становить 150 км, максимальна ширина – 50–60 км. Площа цієї гірської системи не перевищує 1,4% території України. Найвища вершина (г. Роман-Кош) має висоту 1545 м н. р. м. Згідно з геоботанічним районуванням України, Кримські гори належать до Середземноморської лісової області Евксинської та Гірськокримської підпровінцій.

Географічне положення гірського Криму на північній окраїні Середземноморської лісової області зумовило м'якість клімату, характерною рисою якого є його зміна з висотою над рівнем моря. З огляду на це рослинність і тваринне населення утворюють кілька висотних поясів, які суттєво відрізняються на північному і південному макросхилах. На північному макросхилі виділяють такі пояси: *лісостеповий, дубових лісів, букових і грабових лісів*, а на південному – *шибляка, хвойних лісів і лучних степів яїли* (рис. 10.15).

У переважно розораному лісостеповому поясі (100–450 м н. р. м.) формуються лучні степи в комплексі з шибляком і низькопродуктивними дубовими лісами. Степи займають найсухіші схили і вершини гряд з чорноземними і дерново-карбонатними ґрунтами. Травостій на цих ґрунтах утворений з костриці таврійської (*Festuca taurica*), пірію азовського (*Elytrigia maeotica*), ковили Браунера (*S. brauneri*), чебрецю Кал'є та інших видів. Вологіші схили переважно північної та

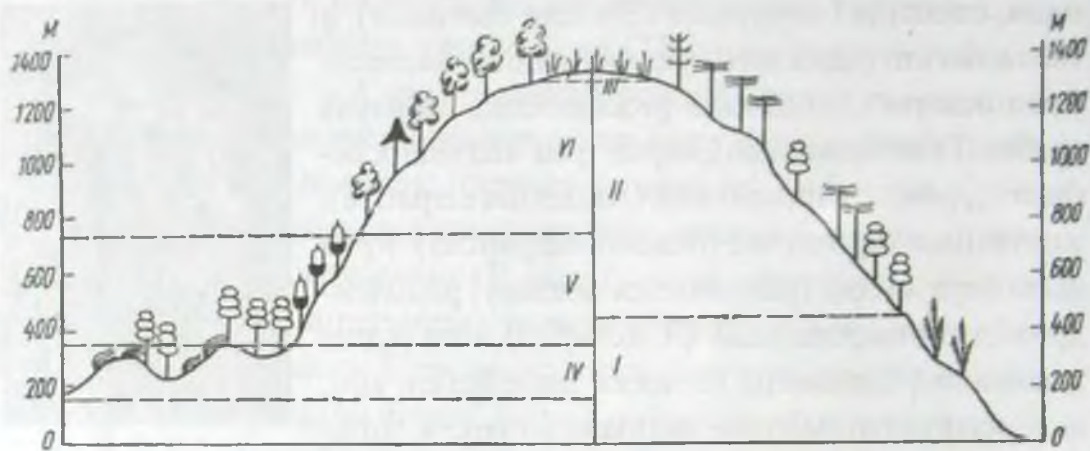


Рис. 10.15. Висотні пояси рослинності гірського Криму по лінії Ялта-Сімферополь:

I – приморський пояс; *II* – пояс хвойних лісів; *III* – пояс лучних ялтинських степів; *IV* – лісо-степовий (передгірний) пояс; *V* – пояс дубових лісів; *VI* – пояс букових і грабових лісів

західної експозиції і найвищі вершини гряд з коричневими ґрунтами зайняті угрупованнями шибляка і низькопродуктивних дубових лісів

Пояс дубових лісів (350–700 м н. р. м.) значно більше заліснений. В його нижній частині переважають ліси з дуба пухнастого, а у верхній – з дуба скельного (*Q. petraea*) з більш мезофітним підліском і трав'яним покривом, ніж у пухнастодубових лісах. Окремі дерева дуба пухнастого досягають 20 м висоти. У підліску переважають такі види, як граб східний, рідше дерен справжній (*Cornus mas*), а з інших чагарників – бирючина звичайна (*Ligustrum vulgare*), гордовина (калина цілолиста – *Viburnum lantana*) (рис. 10.16), жостір проносний (*Rhamnus cathartica*), а з ліан – ломиніс виноградолистий (*Clematis vitalba*) і плющ кримський (*Hedera taurica*). У трав'яному покриві домінують фізосперм корну бійський (*Physospermum cornubiense*) якого на сухіших ділянках витісняє осока Мікелі (*C. Mikeli*) або осока загострена (*C. cuspidata*), горобейник лікарський (*Lithospermum officinale*).

У верхній частині поясу проростають суцільні масиви *скельнодубових лісів*, які тільки на крутих схилах поступаються місцем сосновим лісам із сосни кримської або палласової (*P. pallasiana*). Біля верхньої межі дуб скельний утворює з грабом звичайним змішані лісостани з трав'яним покривом з тонконога дібровного (*Poa nemora*

lis) або переліски багаторічної (*Mercurialis perennis*).

Пояс букових і грабових лісів поширений до висоти 1300 м н. р. м. Тут ліси збереглися значно краще, ніж в нижче розташованому поясі. В умовах порівняно теплого (середньорічна температура становить 5–8°C) і вологого клімату (середньорічна кількість опадів становить 600–1000 мм) на бурих гірськолісових ґрунтах сформувалися густі без підліскового ярусу тінисті ліси з бука східного (*F. orientalis*) і лісового (*F. silvatica*) або граба звичайного.

В оптимальних умовах на пологих схилах з потужними буроземними лісовими ґрунтами бук формує чисті *букові ліси*, утворені високопродуктивними деревами висотою до 25–35 м і діаметром до 1 м. Разом з буком переважно ростуть ясен звичайний (*Fraxinus excelsior*), липа серцелиста (*T. cordata*), клен польовий (*Acer campestre*), а у верхній частині поясу трапляється ендемічний для Криму клен Стевена (*A. stevenii*).

У трав'яному покриві переважають види широколистяних лісів: зубниця п'ятилиста (*Dentaria quinquefolia*) з плямами рясту Пачоського (*Coridalis pascoskii*) (рис. 10.17), які змінюються з висоток жовтецем константинопольським (*Ranunculus constantinopolitanus*) щитником чоловічим (*Driopteris filis-mas*) та іншими видами.

На південному макросхилі до висоти 400–450 м н. р. м. розміщений *пояс шибляка*. Шибляк – це важкопрохідні зарості, утворені дубом пухнастим (*Q. pubescens*) і грабняком (*C. orientalis*), що має чагарниковоподібну форму. Крім цього, в чагарниковому ярусі субдомінантами є держидерево (*Paliurus stipa-christi*), кілька видів шипшини і глоду. Ці зарості формуються внаслідок людського впливу на місцях корінних дібров з дуба пухнастого і грабняка. Шибляк чагарниковий



Рис. 10.16. Гордовина, або калина цілолиста



Рис. 10.17. Ряст Пачоського

чергується з ділянками трав'янистої рослинності саваноподібного типу з ефемерів та ефемероїдів, ділянками лісу і ксерофітними рідколіссями з ялівцю високого, фісташки туполистої (*Pistacia tatica*) та інших порід.

Рослинність цього поясу має найвиразніший середземноморський характер: лише в ньому проростають вічнозелені теплолюбні види, зокрема суничне дерево (*Arbutus unedo*), чист кримський (*Cistus tauricus*), мускус понтійський (*Muscus ponticus*). На дуже сухих і скелястих схилах південної експозиції з малопотужними коричневими ґрунтами проростає *високоялівцеве*, або *піцундськососнове криволісся*. Дерев ялівцю і сосни у віці 100–200 років мають висоту 4–8 м і розташовані одне від одного за декілька метрів. Простір між деревами займають сухостійні чагарники – жасмин кущовий (*Jasminum fruticans*), ялівець козачий (*J. sabina*), спірея звіробоелиста (*Spiraea hypericifolia*). У трав'яному покриві переважають тонконіг неплідний (*P. sterilis*), осока Галлера (*C. halleri*), самосил гайовий (*Teucrium chamaedrys*) (рис. 10.18) з типовими для Криму напівчагарниками – петрофітами.

Вище від поясу шибляка до висоти 1200 м простягається *пояс хвойних лісів*, найліпше виражений у центральній частині Головної гряди. Його утворюють *світлохвойні ліси* із сосни кримської, які у верхній частині з холоднішим і вологішим кліматом замінюють ліси із сосни Сосновського (*P. Sosnowskyi*). У цьому поясі на ділянках з більш потужними бурими гірськолісовими ґрунтами соснові ліси “звільняють” місце скельнодубовим, а на перезволожених ущелинах на висоті понад 800 м – буковим і грабовим.



Рис. 10.18. Самосил гайовий

Висота сосни кримської в оптимальних умовах у віці 100–150 років сягає 18–25 м. Підлісок у соснових лісах слаборозвинений, зате добре розвинутий трав'янистий покрив з куцоніжки скельної (*Brachypodium rupestre*), а на зволоженіших місцезоложен-

нях росте орляк кримський (*Pteridium tauricum*) з неморальними і бореальними видами.

Найвищим рослинним поясом гірського Криму є *пояс лучних степів*, який займає плоскі вершини Головної гряди, розміщені в її центральній частині. Лучні степи формуються в помірно холодному кліматі з середньорічною температурою 5–6°C і опадами від 550 мм на східних яйлах до 1100 мм на вищих центральних. За цих умов на кам'янистих ґрунтах проростає *яйлинська степова рослинність*, яка суттєво відрізняється від рівнинної видами з вузьким причорноморським ареалом, зокрема стоколосом каппадокійським (*Bromopsis saradosica*), кострицею Кальє (*F. callieri*).

У пониженнях рельєфу з намитими ґрунтами степи змінюються справжніми луками, а в захищених від вітрів пониженнях – низькорослими буковими лісами. Характерною рисою рослинності яйли є високий ендемізм її флори і фауни. Тут росте ковила каменелюбна (*S. lithophila*), чебрець кримський (*Thymus tauricus*), солянка (сонцецвіт) Стевена (*Hellianthemum stevenii*) та інші види. На яйлах росте багато рідкісних і зникаючих видів, які потребують охорони. Чимало рідкісних видів перебувають під загрозою зникнення і в нижче розміщених поясах.

10.5. Закономірності формування островних біот

Острови різного походження займають близько 9 млн км² (6%) площі суходолу нашої планети. Острівними є країни, населення яких перевищує 100 млн осіб (Індонезія, Японія). Острови мають важливе економічне й стратегічне значення. Вивчення закономірностей формування флори і фауни островів має неабияке значення для правильного уявлення про біоту Землі в цілому. Надзвичайно цікавим, але окремим питанням, є історія відкриття та дослідження багатьох островів Землі.

Які ж особливості формування біот островів? Своєрідність біоти будь-якого острова залежить від великої кількості чинників. Головні з них такі:

- географічне розташування острова;
- походження, вік, розміри;

- висота над рівнем моря;
- відстань від материка та ін.

Віднайти й обґрунтувати особливості, які були б характерними для всіх островів, практично неможливо. Однак деякі з особливостей все-таки є спільними як для островів континентального, так і океанічного походження. Хоча острови континентального походження колись були частиною континенту і їхня біота є *реліктовою*, тобто генетично пов'язана з тією, яка була там до від'єднання острова від континенту (Гренландія, Нова Гвінея, Мадагаскар, Великі Зондські острови, Японія, Сахалін, Велика Британія та ін.). Острови океанічного походження ніколи не були частиною континентів, живі організми потрапили сюди винятково океанічними шляхами, мігруючи водою або повітрям, тобто їхня біота є *імміграційною*.

Перша закономірність щодо формування біоти полягає в тому, *що кількість особин острівних популяцій завжди є меншою порівняно з кількістю такої ж території континенту і не досягає того мінімуму, який необхідний для нормального розмноження в умовах тривалої ізоляції*. Зважаючи на це, для островів характерне вимирання тих форм, що досягли критичного мінімуму. Воно підсилюється різноманітними флуктуаціями, що спричинюються абіотичними, біотичними й антропічними чинниками.

Друга закономірність полягає в тому, *що чим даліше від континенту розміщений острів, тим більший на нього вплив океану*. Океанічні чинники (припливи й відпливи, берегові бризи, підвищена вологість повітря тощо) не завжди позитивно впливають на представників острівної біоти, а вимирання успадкованих островом видів не завжди компенсується "прибуттям" на нього нових видів, що змогли подолати океанічний простір. Унаслідок цього виникає *дисгармонія біоти*, яку називають ще дефектністю біоти і яка найбільшою мірою характерна для островів океанічного походження. Зважаючи на це, за наявності однакових розмірів, висоти над рівнем моря тощо острови океанічного походження завжди мають біднішу біоту порівняно з островами континентального походження.

Третя закономірність полягає в тому, *що біота, її видове різноманіття перебуває у прямій залежності від розмірів острова*. На прикладі Антильських островів Ф. Дарлінгтон (1966) довів, що зі

зменшенням площі острова в десять разів кількість видів, зокрема земноводних і плазунів, зменшується вдвічі. Якщо два острови різної величини приблизно в один і той же час відокремилися від континенту, то на більшому острові біота має значно більше шансів зберегтися, ніж на меншому. На малому острові насамперед зникають представники тих форм, для яких потрібна велика територія, наприклад, великі ссавці (рис. 10.19).

Різноманіття ландшафтних систем острова безпосередньо відображається на його біотичному різноманітті. Це пояснюють тим, що чим ширше коло екологічних ніш на острові, тим більше шансів на ньому вижити як материковим формам, так і формам міграційного походження. Тому найбіднішою є біота низинних коралових островів, дещо багатшою – підвищених коралових островів і ще багатшою – вулканічних. Найбагатшою є біота островів континентального походження, на яких наявне поєднання рівнинних та гірських ландшафтів.

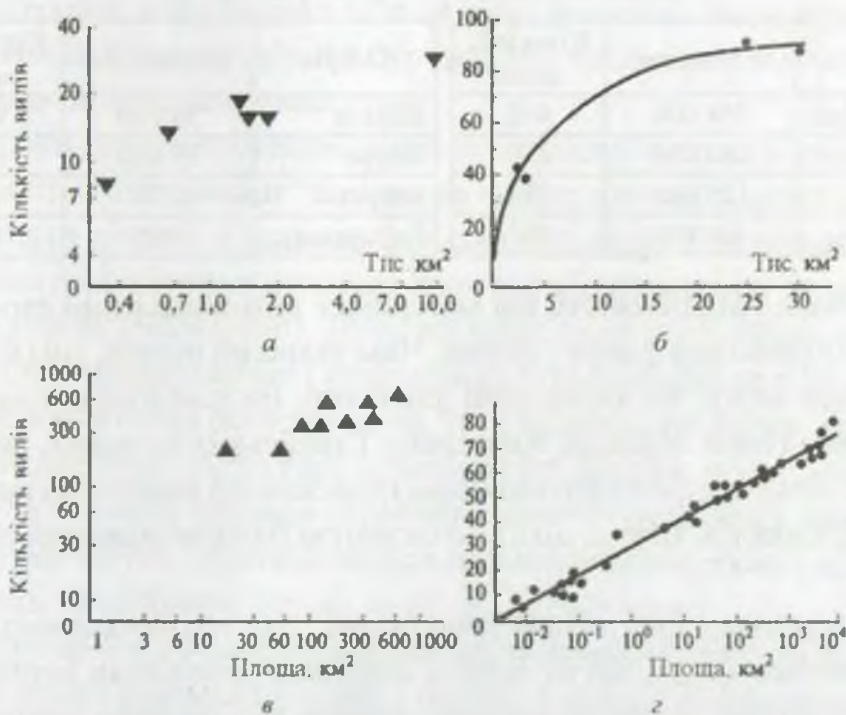


Рис. 10.19. Графіки залежності "кількість видів – площа" для різних груп організмів на островах (R. MacArthur, E. Wilson):
 а – місцеві наземні та водопляні прісноводні птахи Гавайських островів;
 б – судинні рослини Азорських островів; в – змноводні та плазуни островів Вест-Індія; г – птахи Соломонових островів

Різноманітність природних умов впливає також на вертикальну й горизонтальну структурованість біомів.

Міграція певних видів організмів через океанічний простір від континенту до острова або з одного острова на інший у кожному випадку має ймовірнісний характер. Але якщо брати до уваги великі проміжки часу, протягом якого відбувається міграція, то вона починає підпорядковуватися закону великих чисел, тобто статистичній ймовірності. Ф. Дарлінгтон вказує на те, що внаслідок подолання океанічного простору в 100 миль із тисячі особин виживає лише одна, а внаслідок подолання наступних 100 миль з кожної тисячі особин знову виживає одна. Отже, шанс подолати відстань довжиною 200 миль від джерела міграції має одна особина з мільйона, а досягти острова, що лежить на відстані 300 миль від континенту, – одна особина з мільярда і т. д. (табл. 10.2).

Таблиця. 10.2. Кількість видів птахів, які гніздяться на островах різної величини (Д. Криволуцький)

Острів	Площа, км ²	Кількість видів	Острів	Площа, км ²	Кількість видів
Нова Гвінея	758 000	495	Хайнін	34 000	169
Суматра	434 000	430	Флоре	15 000	141
Ява	125 000	337	Азорські	2 388	34
Шрі-Ланка	65 000	251	Бермудські	965	13

Ізоляція і віддаленість від материка є визначальними стосовно високого ендемізму флори і фауни. Чим старший острів, тим більше ендемічних видів, які характерні для нього. Видовий ендемізм флори, зокрема Нової Зеландії, Кергелену, Гавайських островів, досягає 70–80%. Якщо острови розташовані недалеко від материка (Великобританія, Сахалін, Шрі-Ланка), то ендемізм біоти виражений значно слабше.

На островах серед деяких груп тварин простежуються відхилення від типових форм, що не можна пояснити правилами Бергмана і Аллена. Зокрема, особини великих ссавців здебільшого менші, ніж на матеріку (поні, філіппінський буйвол та ін.). Для птахів і плазунів, навпаки, характерний острівний гігантизм (варани на острові Комодо, черепахи на Галапагоських островах). Природа цих явищ поки що не з'ясована. Найбільш ймовірно, що вони спричинені локальними

чинниками, наприклад, підвищеною радіоактивністю гірських порід або іншими причинами.

Для островів властиві нелітаючі форми птахів і комах. Це пояснюють відсутністю на таких островах хижаків, які їх знищують. У природному доборі нелітаючих комах вирішальну роль відіграють пошуки захищених місць на поверхні від знесення їх вітром в океан. Для багатьох видів комах існує так звана рівновага між кількістю особин, знесених вітром, і кількістю особин, принесених на острів, за умови, що острів є частиною архіпелагу.

Найпоширенішими шляхами заселення островів організмами є водний і повітряний, рідше перенесення птахами. Водний шлях називають гідрохорним (морські течії), повітряний – анемохорним (вітри, шторми, урагани), перенесення птахами – зоохорним. Антропохорний спосіб заселення островів відіграє в останні століття провідну роль. Це найбільшою мірою стосується заселених людиною островів, коли разом з нею поширюються не лише культурні й декоративні види рослин, а й бур'яни, що таким чином стали космополітами чи напівкосмополітами.

Найактивніше острови заселяють птахи. Однак цей процес уповільнюється так званим “гніздовим консерватизмом, коли вони повертаються для гніздування на батьківщину. Вітром на великі відстані перносяться спори та легке насіння, яке має спеціальні засоби (крилатки, парашутики тощо). Тому, зокрема, види папороті на островах є найбільш поширеними. Перенесення вітром комах залежить як від їхніх фізіологічних особливостей, так і від способу життя. Зважаючи на це, штормами найчастіше перносяться комахи, які активні вночі, є легкі та численні (коники-стрибунці, джмелі, метелики). Важкі форми, зокрема жуки, підхоплюються сильними повітряними потоками, але у разі послаблення потоку вони падають у море.

Солона вода вкрай несприятливо впливає не лише на комах, а й на всіх інших наземних рослин і тварин. З огляду на це морська вода є найбільшим бар'єром міграції живих організмів водним шляхом. На стовбурах дерев, вирваних ураганами і прибитими хвилями до островів, перносяться мурахи терміти та інші комахи. Дуже важко перносять солону воду земневодні. З плазунів на островах широко поширені сцинки (Scincidae) і гекони (Geckonidae). Інших груп

ящірок, а також гадюк, за винятком морських, та прісноводних риб на островах океанічного походження немає. На другому місці після комах за поширенням на островах перебувають наземні молюски.

Дорослі рослини рідко приживаються на островах після їхньої подорожі у солоній воді. Виживають епіфіти, які долають водні простори на стовбурах дерев. Плоди деяких рослин можуть плавати у солоній воді, зберігаючи життєдіяльність (схожість) тривалий час (кокосові горіхи). Насіння багатьох рослин поширюється тваринами *епізоохорно* (лапками, опірненням, шерстю) й *ендозоохорно*, перебуваючи у шлунку тварини. Частина цього насіння, потрапляючи в ґрунт, проростає.

Поширення організмів на островах сприяє наявності так званих “кам’яних кладок” – проміжних островів. Особини тварин чи рослин могли з материка потрапити на один з островів, а звідти – на сусідній і так далі, заселивши увесь архіпелаг. Велике значення в заселенні острова організмами, що перносяться вітром чи водою, має його “ловчий кут” – розміщення острова щодо потоку організмів-мігрантів. Якщо острів розміщений перпендикулярно до потоку вітрів чи течій, то ймовірність потрапляння організмів значно зростає. Саме цим можна пояснити подібність флори о. Мадагаскар з флорою Південно-східної Азії та Індостану.

Поширення або дисперсія є лише першою стадією інтродукції виду на новому місці. Не кожний вид, який потрапив на острів, може там прижитися. Адаптація виду можливе за таких умов:

- досягнення видом ецезису (грец. *oikisis* – колонізація), тобто завоювання рослиною вільного простору;
- стійкості в конкурентній боротьбі з видами, які заселилися раніше;
- адаптація до нових умов.

Ецезис можливий за умови досягнення організмами статевої зрілості й принесення потомства, що забезпечується сприятливими умовами – світлом, теплом, зволоженням, кормами. Недоступність ресурсів у потрібній кількості і в потрібний час стає бар’єром для адаптації організмів на новому місці. Лише на новоутворених островах, позбавлених біотичного покриву, ецезис нових поселенців відбувається без конкуренції.

Види, які потрапили на острів раніше, мають суттєві переваги стосовно екологічно близьких до них видів, які потрапили на острів пізніше. У перших поселенців немає конкурентів і більше можливостей для розширення популяції. Водночас перші поселенці формують ґрунт, створюють тінь, підвищують зволоження місцезростань для інших рослин і цим можуть сприяти їхній адаптації.

Ізоляція островів є сприятливою умовою для видоутворення. Тому цей процес відбувається найшвидше на островах океанічного походження, де утворюється нечисленна популяція виду з обмеженим генофондом. Унаслідок цього на різних островах виникає різний набір генів одного і того ж виду, що спричиняє на кожному острові виникнення видових форм, а згодом і видів. Важливе значення в цьому процесі має наявність вільних екологічних ніш.

Класичним прикладом, що підтверджує своєрідність видоутворення на островах океанічного походження, є в'юрки, поширені на Галапагоських островах, про яких писав Ч. Дарвін у своїй книзі "Подорож натураліста навколо світу на кораблі "Бігль". Очевидно, на Галапагоські острови потрапив один вид в'юрка, який споживав властиву йому їжу. Розмножившись, частині популяції не вистачало корму, і вони або гинули, або переходили на інший корм. Так вони навчилися ловити комах, виймати личинки зі щілин на стовбурах дерев, розгризати горішки тощо. Внаслідок цього природний добір спричинив утворення спеціалізованих форм, які заповнили на острові всі екологічні ніші, призначені для співочих птахів. Таким чином на Галапагосах утворилися 3 роди, 13 видів і 37 острівних форм в'юрків: великий, середній, малий, земляний, кактусовий, дятлів, кокосовий, мангровий, славковий та ін. Цікаво, що дятлоподібний в'юрок, що не має довгого язика для добування комах з-під кори дерев, використовує голку кактуса.

Адаптивна радіація простежується на порівняно молодому острові Рауль архіпелагу Кермадек стосовно виду дерева похутукава (*Metrosideros Kermedekensis*), яке в різних умовах існування утворило екологічні раси на рівні внутривидових форм:

- потужних дерев з гілками, що утворюють додаткові корені;
- епіфітів;
- низькорослих чагарників.

Така розгалужена адаптація одних і тих же видів, заповнення ними екологічних ніш створює перешкоди для натуралізації інших видів на острові.

Швидкість натуралізації на інших островах різна. Ф. Фосберг на підставі вивчення віку Гавайських островів і кількості видів рослин, що там прижилися, визначив, що за мільйон років кількість успішних колонізацій не перевищує 30–35, тобто одну колонізацію за 20–30 тис. років. Для підвищеного атолу Науру аналогічні підрахунки виявили, що тут одна колонізація видів рослин відбувалася приблизно за тисячу років.

Звісно, що завезення людиною організмів на острови різко пришвидшує цей процес і сприяє космополітизації флори й фауни. Крім космополітичних, на островах виникають ендемічні форми, деколи навіть на рівні родин, як на островах Фіджі (монотипна родина рослин дегенерієвих), новій Каледонії (птах кагу (*Rhinocetesj ubatus*), новій Зеландії (птах ківі (*Apteryx*) та нещодавно вимерлий велетенський птах моа (родина *Dinornithidae*).

Біоми островів відрізняються від угруповань континентів переважно простішою структурою та енергетичними зв'язками, біднішим видовим складом і не зімкнутістю рослинного покриву. Формування угруповань розпочинається на стадії ецезису, коли організми пристосовуються до спільного життя. На наступній стадії – складного угруповання – утворюється рослинний покрив з кількома ярусами, де верхні яруси захищають нижні від надлишку світла, вітру, солоних краплин морських хвиль. Водночас відбувається гумусонагромадження, формується ґрунтовий покрив. Незважаючи на те, що немає багатьох характерних для материків груп рослин і тварин, формується біоценоз із скороченими трофічними ланками.

Найбагатше біорізноманіття характерне для високих островів із добре вираженою висотною поясністю (Мадагаскар, Нова Гвінея, Нове Зеландія). У процесі переходу від островів складних за структурою ландшафтних систем до простіших спрощується і біорізноманіття – угруповання стають однотипними, а дефектність біоти – очевиднішою. На низинних атолах простежується не більше чотирьох видів угруповань: польові ліси, мангри, прибережні галофільні чагарники та берегові пляжі, а на мангрових островах – один вид (мангри).

Урагани досить часто докорінно руйнують острівні угруповання і, таким чином, змінюють їхню структуру. Навіть у таких складних біомах, як вологі тропічні ліси, простежуються пристосування до періодичних руйнувань. Тут ділянки сформованого біоценозу чергуються з ділянками вторинних лісів, які, відновлюючись, згодом зливаються з корінними лісами. Отже, *строкатість рослинного покриву*, складеного відновленими угрупованнями, що перебувають на різних стадіях формування, є ще одною характерною рисою острівних біомів.

Обмежена кількість популяцій острівної біоти та її ізольованість зумовлюють зникнення багатьох видів. Цьому сприяє пряме винищення людиною та порушення умов життєвого середовища. Так була знищена стеллерова корова поблизу Командорських островів, безкрилий чистун (Ньюфаундленд), моа (Нова Зеландія) та ін. На межі зникнення перебувають яванський і суматринський носороги, цейлонський слон, галапагоські черепахи та інші представники острівної біоти.

Найбільшою небезпекою для флори і фауни багатьох островів є навмисне або випадкове завезення людиною кіз, свиней, собак, котів, щурів, мишей та інших *синантропних видів*, а також невдалі спроби акліматизації тварин – об'єктів мисливства. Завезення на Нову Зеландію плямистого оленя спричинило знищення лісів на значних площах. Цьому сприяло також завезення з Австралії такої трав'яної сумчатої тварини, як опосум.

Свині знищили птахів ківі, совиного папугу і гатерію, яка збереглася лише на декількох островах в протоці Кука. Флора островів Святої Олени і Кермадек значною мірою знищена внаслідок завезення кіз. За останні тисячоліття розвитку землеробства і століття розвитку промисловості людина суттєво змінила біотичне різноманіття, яке природа утворювала протягом мільйонів років.

Запитання для контролю і самоконтролю

1. Як в горах з висотою змінюється температура, тиск, опади, сумарна радіація, снігові запаси?
2. На яких висотах наявна снігова лінія в горах залежно від широти розміщення гірської системи?

3. Чим спричинена спорадичність, мозаїчність поширення тварин у високогір'ях?
4. Які фізіологічні й морфологічні пристосування мають тварини до існування в екстремальних умовах високогір'я?
5. Які з птахів і ссавців найліпше пристосувалися до життя в горах?
6. Що таке висотний пояс, позапоясні й міжпоясні угруповання рослин?
7. Які чинники впливають на розміщення висотних поясів?
8. Чому на схилах різних експозицій висотні пояси розміщені на різних абсолютних висотах?
9. Охарактеризуйте біоту гірської тундри.
10. Які чинники впливають на розміщення верхньої межі лісу?
11. Охарактеризуйте висотну поясність в Українських Карпатах та Кримських горах.
12. Назвіть головні закономірності формування острівних біот.
13. Чим спричинений острівний ендемізм?
14. За яких умов можлива адаптація виду на островах?
15. Назвіть головні умови видоутворення на островах.
16. Назвіть наслідки інтродукції людиною деяких тварин на островах.

Список літератури

- Биогеография: Учеб. для студ. вузов / Г. М. Абдурахманов, Д. А. Криволюцкий, Э. Г. Мяло, Г. Н. Огуреева. М., 2003.
- Воронов А. Г. Биогеография с основами экологии. 2-е изд. М., 1987
- Воронов А. Г., Дроздов Н. Н., М'яло Е. Г. Биогеография мира. М., 1985
- Герушинський З. Ю. Типологія лісів Українських Карпат: Навч. посіб. Львів., 1996.
- Дарлингтон Ф. Зоогеография. М., 1966.
- Природа Украинской ССР. Растительный мир / Т. Л. Андриенко, О. Б. Блюм, О. П. Вассер и др. К., 1985.
- Мессерли Б., Айвз Дж. Д. Горы мира. М., 1999.
- Петров К. М. Биогеография с основами охраны биосферы: Учебник. СПб., 2001.
- Растительный мир Земли. Т. 1-2 / Под. ред. Ф. Фукарека. М., 1982.
- Симпсон Дж. Великолепная изоляция. М., 1983.

11. БІОТА ТА БІОЦЕНОЗИ ПОВЕРХНЕВИХ ВОД

Внутрішні водойми – це насамперед озера, річки, джерела, канали, водосховища і ставки, які є середовищем існування живих організмів. Проміжну ланку між суходільними і водними біоценозами займають болота. У різних водоймах умови існування організмів різні, адже водойми є дискретними аквасистемами. Тому кожен вид рослин, тварин і мікроорганізмів пристосовується до умов певної водойми залежно від своїх адаптивних можливостей. Тривала ізоляція видів формує ендемічні популяції та “ексклюзивні” угруповання гідробіонтів. Усі вони характеризуються своєрідним генофондом, життєвим циклом та іншими ознаками, відмінними від інших водойм. Загальна площа внутрішніх водойм суходолу (без боліт) перевищує 3% суходолу.

11.1. Біота озер

На відміну від водосховищ, каналів і ставків, озера належать до природних водойм. Залежно від часу утворення їхніх котловин озера поділяють на *давні* (мезозойські і палеогенові) та *молоді* (плейстоценово-голоценові). За генезисом котловин озера поділяють на *тектонічні*, *льодовикові*, *річкові* (стариці), *провальні* (карстові та термокарстові), *морські* (лагуни, лимани, губи), *вулканічні* (у кратерах згаслих вулканів) та *завальні*.

Стосовно *мінералізації* природних вод у дослідників немає однастайності. Зокрема, відомий гідрохімік О. Альокін *прісними* вважає води, мінералізація яких не перевищує 1‰, солонуватими – 1–25‰, солоними – 25–50‰, а розсолами (солянками) – понад 50‰. Український гідроеколог В. Романенко (2001) озера України поділяє на прісноводні, де мінералізація становить до 0,5 ‰, солонуваті – 0,5–16,0‰, солоні – 16–47‰, а також пересолені – понад 47‰. Хімічний склад солей великою мірою визначається розташуванням озера в тій

чи іншій природній зоні. Зокрема, у воді озер тундрової зони переважають іони кремнію та гідрокарбонатні (HCO_3^-), лісової – кальцію та гідрокарбонатні, степової – натрію та сульфатні (SO_4^{2-}), або натрію і хлору. Завальні озера, які утворюються здебільшого в гірських умовах внаслідок обвалів і зсувів гірських порід на берегових схилах, заповнюються талими та дощовими водами, що належать до слабо мінералізованих з переважно гідрокарбонатно-кальцієвим, рідше сульфатним, мінеральним складом.

У солоних озерах концентрація солей може бути високою і дуже високою, тобто перевищувати 220‰. Це гранична солоність, у якій можуть існувати живі організми. В солоних (пересолених) озерах є невелика кількість видів організмів, але вони адаптовані саме до таких умов. Ці види можуть бути досить численними.

Рідини тіла мешканців солоних вод мають концентрацію солей однаковою або меншу від тієї, яка є в навколишніх водах, тобто ці організми є *ізотонічними*, або *слабогіпотонічними*. Мешканцям таких водойм характерні спеціальні органи або пристосування для усунення надлишку солей. Зокрема, морські костисті риби виділяють солі натрію за допомогою клітин зябер, а солі магнію – нирками. За умов високої солоності води виділення солей з організму неможливе, і тому в таких водах немає життя. Обмежена кількість видів живих організмів може існувати як у прісних, так і в солоних водах. Такими *еврігальними* видами є деякі представники ракоподібних і прохідні риби, які для метання ікри піднімаються із солоних морських вод до верхів'їв прісноводних річок.

Уміст солей в тілах мешканців прісноводних озер перевищує їхній вміст у воді, тобто рідини в тілах організмів є *гіпертонічними*. Це означає, що осмотичний тиск води озера спрямований на проникнення в тіла організмів. Щоб не відбувалося набрякання тіла і загибелі організмів, прісноводним істотам властива в одних випадках водонепроникна оболонка, а в інших – спеціальні органи, які виділяють воду, що проникає в тіла. Такими органами в риб є нирки, а в найпростіших – вібраційні вакуолі, які постійно “виштовхують” надлишкову воду.

За умовами існування рослин і тварин озерні (стоячі) води поділяють на чотири типи: оліготрофні, мезотрофні, евтрофні і дистрофні.

Оліготрофні води зазвичай характерні для глибоких озер, бідних мінеральними сполуками азоту і фосфору. Вода в них прозора, планктонні організми трапляються рідко, прибережні макрофіти займають невеликі ділянки, а тому кормові ресурси обмежені. У глибинних горизонтах до існування пристосувалися деякі види холодолюбних риб, зокрема, форель озерна, сиги, голяни. *Мезотрофні* води містять більше поживи, адже вони ліпше прогриваються, бо не такі глибокі, умови для формування фітопланктону в них кращі, тому й рясність організмів вища. Ще вищу рясність організмів мають *евтрофні* води неглибоких озер, багатих азотом і фосфором та густою прибережною рослинністю. В таких озерах вода має зеленкувато-коричневе забарвлення, вона слабпрозора і, зважаючи на багатство організмів, бідна на розчинений кисень. *Дистрофними* є мілководні озера з широкими і дуже пологими прибережними схилами, порослими гідрофільною рослинністю. Вода насичена відмерлими органічними рештками рослин і має буре забарвлення. У такій воді мало кисню, відповідно, й органічний світ небагатий. Крім окреслених головних типів озерних вод, є ще перехідні форми, адже озеро, так само як і суходільні біоценози, проходить своєрідні сукцесії аж до цілковитого зникнення.

Важливе значення для формування озерних біоценозів має *термічний режим*, який разом з вітрами, що переважають, формує не тільки течії, а й *стратифікацію* вод на певні горизонти. Стратифікація залежить також і від зонального та регіонального чинників, а також від сезону року. Зокрема, влітку теплі верхні горизонти в озері (*епілімніон*) тимчасово ізолюються від охолоджених глибинних вод (*гіполімніон*) зоною *термоклин*, яка перешкоджає взаємообміну завислих речовин і газів. Взимку в деяких озерах простежується зворотна стратифікація, зумовлена опусканням води з найбільшою щільністю (при 4°C) і охолодженням піднятої з глибин води. В осінньо-весняний період, коли температура води в епілімніоні й гіполімніоні зрівнюється, відбувається перемішування вод. Цьому сприяють активні опади і сніготанення. У дуже глибоких озерах перемішування вод не досягає придонного горизонту, там створюється *застійна зона* з постійною температурою та хімічним складом (рис. 11.1).

На підставі термічних особливостей Ж. Леме (1976) виділив п'ять типів озер:

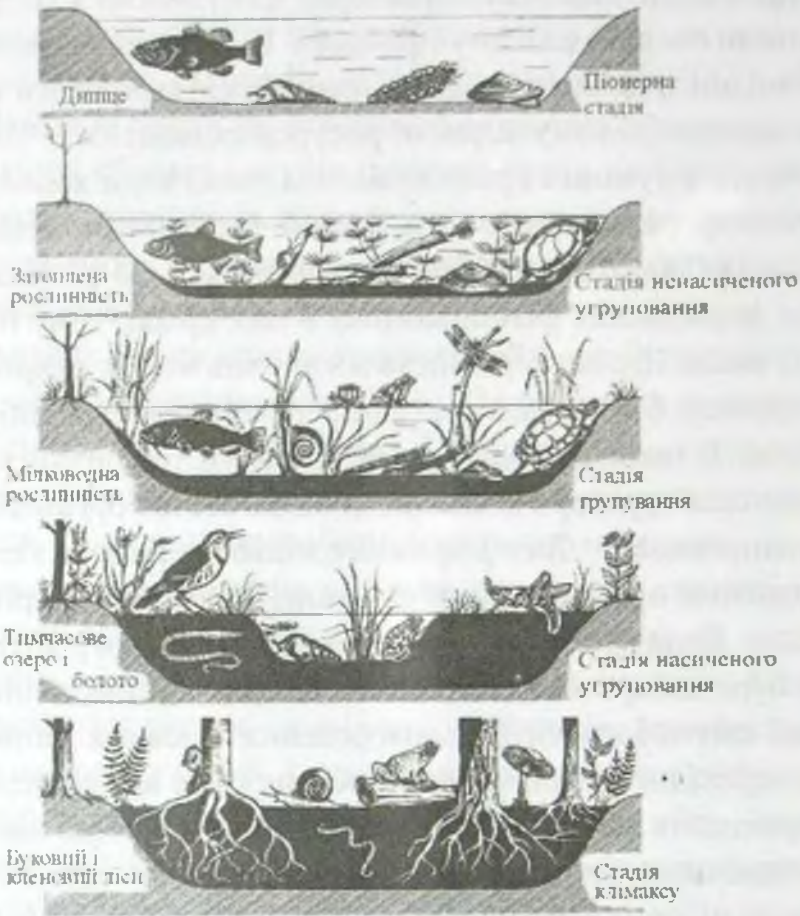


Рис. 11.1. Сукцесія озера (Ralph and Mildred Buchsbaum)

- **мономіктичні** (англ. *mix* – змішувати) – холодні озера арктичних і альпійських областей з одним літнім періодом циркуляції;
- **мономіктичні теплі озера** субтропічних областей, в яких перемішування відбувається в холодну пору року;
- **диміктичні озера** помірних областей з двома періодами змішування вод – восени і навесні (після яких часто простежується “цвітіння вод”, спричинене збагаченням природними біогенними речовинами поверхневих вод і активним розвитком на цьому “ґрунті” синьо-зелених водоростей);
- **поліміктичні озера** тропічних широт з багатьма періодами змішування;

- олігоміктичні озера тропічних широт з нерегулярними періодами змішування.

Щодо *газового режиму* озерних вод, то взимку запаси кисню дещо зменшуються внаслідок сповільнення процесів фотосинтезу та припинення доступу з повітря. Якщо лід покривається потужним сніговим покривом, то фотосинтез цілком припиняється і запаси кисню виснажуються, що спричиняє замори риби. Влітку нестача кисню в гіполімніоні залежить від кількості розкладеної речовини і глибини *термоклин*у. В евтрофних водах озер органічні рештки відмерлих організмів опускаються з верхніх у глибинні горизонти, для окиснення яких витрачається багато кисню. Якщо ж термоклин розміщується неглибоко від поверхні й світло проникає у верхню частину гіполімніону, то, завдяки фотосинтезу, дефіциту кисню тут може й не бути.

Термічний і газовий режими озерних вод найбільшою мірою впливають на їхню продуктивність. Так гідрофіти в процесі фотосинтезу продукують органічну речовину і виділяють кисень. Водорості й макрофіти становлять основу трофічної піраміди. Вони продукують органічну речовину з неорганічної. Організми-консументи споживають організмів-продуцентів, перетворюючи їх в *автохтонну* (місцеву) органічну речовину, яка в формі мулу та сапропелю осідає на дно і заповнює озерну котловину. На наступному етапі трансформації цієї речовини головну роль відіграють організми-редуценти (бактерії), які “повертають” раніше запозичену речовину в мінеральній формі. Таким чином відбувається колообіг речовин у водоймах.

Замулювання озер відбувається не тільки внаслідок розпаду органіки, а й внаслідок ерозії й абразії берегів, тобто *алохтонним* (грец. *ἄλλος* – інший і *χθών* – земля) матеріалом. Водночас з матеріалом у водойми з сільськогосподарських угідь потрапляє значна кількість добрив та отрутохімікатів, що призводить до забруднення вод і пришвидшує дистрофікацію озер.

У поперечному перерізі озерної котловини виділяють зазвичай три головні зони, до яких приурочені відповідні біоценози. Це прибережна мілководна зона – *літораль*, схилова перехідна зона – *сублітораль*, а також і відносно вирівняне ложе озера – *профундаль*. Товщу відкритої води над профундаллю називають пелагіаллю.

Кожна глибинна зона характеризується своєрідними природними умовами середовища, які для одних видів є сприятливими, а для інших – мало-, або несприятливими. Такі природні умови щодо певних видів організмів є екологічними чинниками.

Залежно від адаптації організмів до тієї чи іншої зони, їх поділяють на *бентос* (приурочені до дна), *планктон* (не мають власних засобів руху і перебувають у водній товщі) і *нектон* (мають власні засоби руху). Виділяють ще одну групу організмів, приурочену до поверхневої плівки натягу води, яку називають *нейстоном*. Отже, кожний вид займає певне розташування, яке найліпше сприяє вимогам його харчування, розвитку, розмноження, розселення тощо.

Літоральна зона, яка найліпше освітлена, нагріта і насичена поживними речовинами та киснем, вирізняється найбагатшим видовим складом. Тут проростають вищі водні болотяні рослини (рис. 11.3), багато придонних мешканців, які живляться корінцями рослин, водною органікою та мулом. Це здебільшого дрібні рачки, зокрема, бокоплав – озерний (*Gammarus lacustris*) і звичайний (*G. pulex*), коловертки (*Asplanchna priodonte*) та різні одноклітинні. Тут широко поширені різноманітні молюски, зокрема, ставковики – звичайний (*Limnaea stagnalis*) і болотний (*L. palustris*), котушки-завиток (*Anusis vertex*) і рогоподібна (*Planorbarius corneus*). До дна приурочені прісноводні молюски – зубки (*Cristaria herculea*) і перлівниці – звичайна (*Unia pictorum*) та клиноподібна (*U. tumidis*), дрейсени – річкова (*Dreissena*



Рис. 11.2. Вертикальна екологічна зональність озера (БЭС. М., 1989)

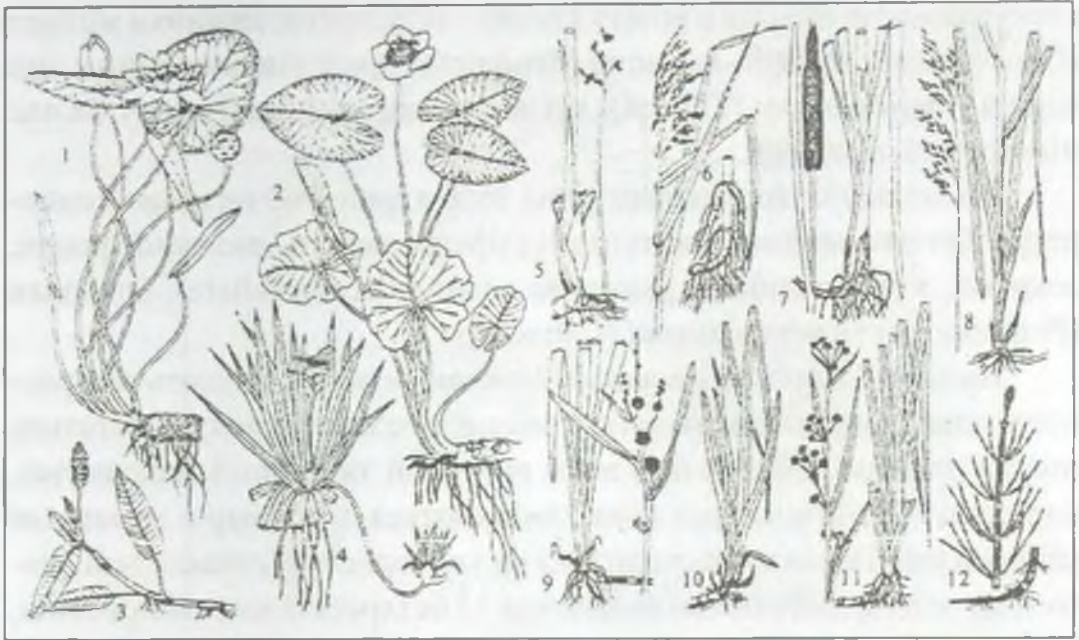


Рис. 11.3. Водні й болотяні рослини:

1 – латаття біле (*Nymphaea alba*); 2 – глечики жовті (*Nuphar lutea*); 3 – гірчак земноводний (*Polygonum amphibium*); 4 – водяний різак алоєподібний (*Stratiotes aloides*); 5 – куга озерна (*Schoenoplectus lacustris*); 6 – очерет звичайний (*Phragmites communis*); 7 – рогіз широколистяний (*Typha latifolia*); 8 – лепешняк (*Glyceria aquatica*); 9 – їжача голівка дрібноплода (*Sparganium ramosum*); 10 – лепеха звичайна (*Acorus calamus*); 11 – меч-трава болотна (*Cladium mariscus*); 12 – хвощ річковий (*Egusetum fluviatile*) (Г. Томашевич, Г. Ктосовські)

polimorpha) і бузька (*D. bugensis*), а також яскраво забарвлені водяні кліщі, єдині представники павукоподібних, які пристосувалися до життя у водному середовищі. На поверхні води бігають представники нейстону – жуки-плавунці.

У літоральній зоні знаходить поживу більша частина прісноводних *риб* – лин, щука, в'язь, краснопірка, карась, йорж, лящ, вугор річковий; *земноводних* – тритон, кумка, жаба; *плазуни* – вуж водяний, черепаха болотяна, ящірка живородяча; *птахи* – журавель сірий, чайка, мартин, лиска, крижень, гуска, лелека, чапля, лунь, сова болотна; *ссавці* – кутора водяна, нічниця водяна, видра річкова, ондатра, полівка водяна та ін. (див. рис. 11.5).

У *профундальній зоні* склад бентосу визначається освітленістю (фотичністю) і насиченістю води киснем у різні сезони року. В оліготрофних озерах, де вода достатньо насичена киснем, бентосні види представлені широким спектром. В евтрофних озерах види при-

стосувалися до низького вмісту кисню. Це, зокрема, личинки мотиля (*Chironomus*), комарів-дзвенців (*Tendipes*) і представники кільчастих червів – трубочники (*Tubifices*), які залишають глибинну зону на час літнього застою води.

До холодних вод високогірних озер з постійно низькою температурою гіполімніону адаптувалися представники арктичної флори, зокрема, з ракоподібних реліктова мізіда (*Mysis relicta*), бокоплав (*Pontoporeia*) та черепашкові (*Ostracoda*).

Видове багатство *нектону* значною мірою залежить від рясності планктону, яка коливається згідно із сезонами року. У багатьох озерах помірно кліматичної зони весняний та осінній максимуми, спричинені змішуванням води, змінюються з літніми і зимовими мінімумами. Планктон складається як з водоростей (синьозелені, діатомові, зелені, джгутикові та ін.), так і з безхребетних (найпростіші, коловертки, веслоногі, остракоди, пластинчасто-зяброві молюски, личинки багатьох видів комах).

Розподіл *планктону* в товщі води підпорядкований певним закономірностям. Зокрема, багато дрібних організмів приурочені до нижнього (нейстон) або верхнього (плейстон) боку поверхневої плівки натягу води, де вони утримуються силою поверхневого натягу. Інша група фіто- і зоопланктону мігрує щоденно на дно і у приповерхневий горизонт. Кількість бактерій великою мірою залежить від чистоти води в озері: чим вода чистіша, тим бідніше представлений в ній світ мікроорганізмів, і навпаки (рис. 11.4). З кишковопорожнинних у складі планктону зрідка трапляються медузи здебільшого у великих озерах.

Нектонні угруповання озер головно складаються з риб. Однак в літоральній зоні, залежно від зонального розміщення озера, трапляються земноводні, плазуни, комахи. Різні типи озер мають різний видовий склад риб. Зокрема, оліготрофні протічні озера сприятливі для лососів, форелі, сигів, гольців. Тут досить добре почуваються щуки, окуні, плітка, гальян та ін. В евтрофних замулених і багатих органікою озерах водяться в'юни, карасі, коропи. В озерних водах, зокрема Пенсільванії (США), водяться дві близькі форми рака *Cambarus*: один притримується джерельних (*C. monogalensis*), а інший – болотних вод (*C. diogenes*). Це є прикладом своєрідної ізоляції видів,

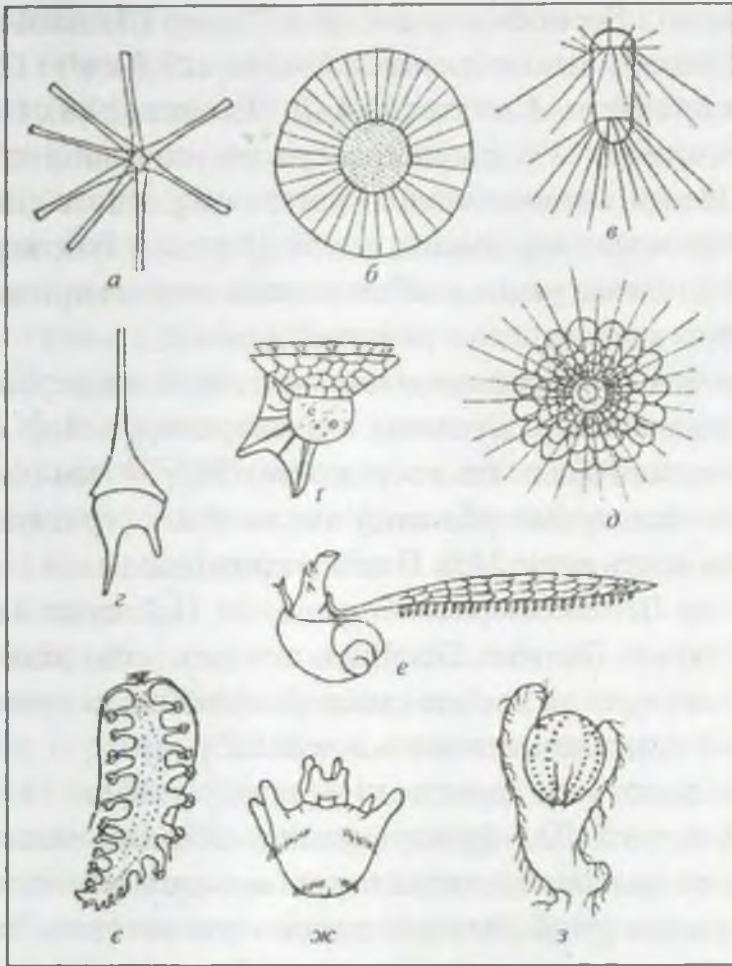


Рис. 11.4. Деякі види озерного і морського планктону (Ж. Леме):
 а – *Asterionella formosa* (озерна діатомея); б – *Planktoniella sol* і в – *Corethron hystrix* (морські діатомці); г – *Ceratium hirundinella* (озерна Dinoflagellata); д – *Ornithocerus splendidus* (морські динофлагеллята); е – *Thalassicola Pelagica* (радіолярія); ж – *Janthina gracilis* (морське передньозяброве Prosobranchia) із слизистим виростом; з – *Tomopteris oniscoformis* (морська поліхета) ж – личинка “плутеус” морського їжака; з – *Pleurobrachia* (ктснофора)

але не географічної, а екологічної, на яку вказував Джордан (правило Джордана). Мезотрофні озера характеризуються змішаним складом нектону, характерним для оліго- і евтрофного типів озер.

Як приклад комплексного оцінювання озерних біоценозів звернемося до характеристики Шацьких озер, поданої за В. Романенком (2001). Озера приурочені до Буго-Прип'ятського межиріччя, яке системою каналів з'єднане з цими річками. Озера належать, відповідно,

до Балтійського і Чорного морів. Серед 22 озер Шацької групи найбільші за площею водного дзеркала Світязь (27,5 км²) і Пулемецьке (16,4), а за глибиною – Світязь (58,4 м), Пісочне (19,8), Пулемецьке (19,0) та Люцимер (11,6 м). Інші озера значно менші за цими показниками. Озерні котловини найглибших озер мають лійкоподібну форму з декількома западинами, що підтверджує їхнє карстове походження. Решта озер мають слабопонижені плосковирівняні днища, що утворилися здебільшого в річкових долинах.

Водний баланс озер формується завдяки атмосферним опадам, притоку поверхневих та підземних вод. Зокрема, у районі оз. Світязь атмосферні опади становлять у середньому 585–590 мм/рік, тобто головною складовою водного балансу озера є атмосферні опади, а інші джерела становлять лише 24%. Подібне співвідношення характерне і для інших озер. Шацькі озера *слабопроточні*. Найменший водообмін в озерах Світязь та Пісочне. Повний водообмін у них відбувається в середньому один раз за дев'ять років. Для найбільш проточного оз. Сомінець цей показник становить понад 2,2 року.

Для Шацьких озер характерні вітрові, дрейфові та супутні їм компенсаційні течії. Для функціонування озерних екосистем особливе значення має *турбулентне перемішування* водних мас. З ним пов'язаний рівномірний розподіл розчинених речовин, їхній обмін між окремими шарами водних мас тощо.

Швидкість течії є одним з важливих екологічних показників, від якого значною мірою залежить ефективність самоочисної здатності водойм. Зокрема, із збільшенням швидкості течії від 0 до 20 см/с ефективність самоочисної здатності в озерах зростає в 20 разів. Діапазон коливань швидкості течії в Шацьких озерах можна оцінювати як достатній для забезпечення задовільної самоочисної здатності. Серед гідрофізичних чинників, що впливають на внутрішньоводоймні процеси, важливою є *температурна стратифікація* озер. Для неглибоких Шацьких озер характерна *гомотермія*. Лише у найбільш глибоких ділянках оз. Світязя та Пісочного простежується температурна стратифікація.

Шацькі озера мають різну *трофність*. Зокрема, Світязь і Пісочне в цілому *мезотрофні*. Навесні якість води змінюється в напрямі оліго-мезотрофної категорії, восени, навпаки, – до *мезоевтрофних*

вод. У разі однакових рівнів надходження біогенних елементів у різні за глибиною озера їхня трофність змінюється по-різному.

Головними джерелами надходження біогенних елементів у Шацькі озера є населені пункти, розташовані в зоні водозбору, сільськогосподарські угіддя, а в літні місяці – тисячі туристів, які відпочивають на берегах озер. Надходження фосфору в оз. Світязь і Пісочне від рекреаційних джерел майже таке ж, як і від населення, що постійно проживає в цьому районі. Головним джерелом забруднення оз. Світязь, Пісочне, Перемуг і Сомінець є сільськогосподарське виробництво. Для інших озер воно також відіграє важливу роль, але здебільшого їхнє забруднення пов'язане з побутовими відходами населених пунктів. Зокрема, оз. Люцимер і Чорне є типовими *евтрофними*, а Кримне – *евтрофним* з тенденцією зміщення в *мезо-евтрофну* категорію.

Трофосапробіотичний стан Шацьких озер визначається зовнішнім навантаженням фосфором і азотом та морфометричними показниками, серед яких найбільше значення має глибина озера. У разі однакової кількості фосфору, що надходить у певне озеро в розрахунку на одиницю об'єму води, їхня трофність вища у мілкіших озерах. Наявна також пряма залежність між величиною середнього трофосапробіологічного рангового показника від питомого надходження азоту і фосфору. Ця залежність найчіткіше виявляється в неглибоких озерах.

Визначення залежності трофічного стану Шацьких озер від надходження біогенних елементів (азоту і фосфору), виявлення головних джерел їхньої антропогенної евтрофікації дало змогу обґрунтувати природо- та водоохоронні заходи, серед яких найважливішими є необхідність введення систем очищення господарсько-побутових стоків, упорядкування рекреаційного використання озер, введення ефективнішого контролю за використанням мінеральних і органічних добрив на орних землях.

У складі іхтіофауни озер Шацького національного природного парку налічують 29 видів риб, серед яких такі акліматизовані, як чудський сиг, білий омуль, амурський сазан, строкатий товстолоб, річковий вугор, судак звичайний. Найбільше в промислових та любительських виловах трапляються плітка, карась, лящ, укля, рідше

минька звичайний та сом звичайний. У найбільших озерах (Світязь та Пулемецьке) виявлено 16 видів риб. Серед них найбільше промислове значення мають плітка, лящ, сом звичайний, річковий вугор, щука (Світязь), плітка, лящ, сазан, карась, судак та вугор (Пулемецьке). Вирізняються вони і видовим складом. Найменше видове різноманіття іхтіофауни наявне в Чорному озері, де водиться лише 12 видів риб.

Останнім часом рівень природного відтворення багатьох видів риб різко зменшився, внаслідок чого кількісно переважають малоцінні види риб: плітка, краснопірка та верховодка. Простежується низький темп росту багатьох промислових видів риб. Причиною таких змін є негативний антропогенний вплив, що зростає і супроводжується погіршенням якості води, значним рекреаційним навантаженням на екосистеми озер, переловом риб. Ці чинники призвели до погіршення відтворювальної здатності промислово найцінніших популяцій риб (рис. 11.5).

Навіть статус національного природного парку не захищає Шацькі озера від антропогенного пресу і потребує посилення природоохоронних заходів щодо збереження цих унікальних аквасистем.

На відміну від озер, *водосховища, ставки, канали* є штучними водоймами, біота яких формується з тих організмів, які існували в річищах, озерах, старицях до їхнього затоплення, а після затоплення опинилися в нових гідрологічних умовах. Затоплення територій з ґрунтовим покривом та біотою, в тому числі деревною рослинністю, створило водне середовище, збагачене біогенними речовинами. Для окиснення і розкладу цих речовин потрібна велика кількість розчиненого кисню, якого в перші роки існування водосховища бракує. Загалом дефіцит кисню формує анаеробне середовище, в якому розкладання органіки відбувається не шляхом окиснення, а внаслідок відновлення сульфатів і виділення сірководню. Ось чому великі водосховища гідроелектростанцій, зона затоплення яких не була очищена від деревної і чагарникової рослинності протягом багатьох років, асоціювалися з "гнилими морями". Адже сірководень, що виділявся внаслідок розкладу деревини, збагачував не тільки воду, а й атмосферне повітря.

Значний вплив на формування складу біоти водосховищ мають їхні греблі, які є бар'єрами насамперед для багатьох видів прохідних риб до місця відкладання ікри. Греблі гальмують швидкість течії

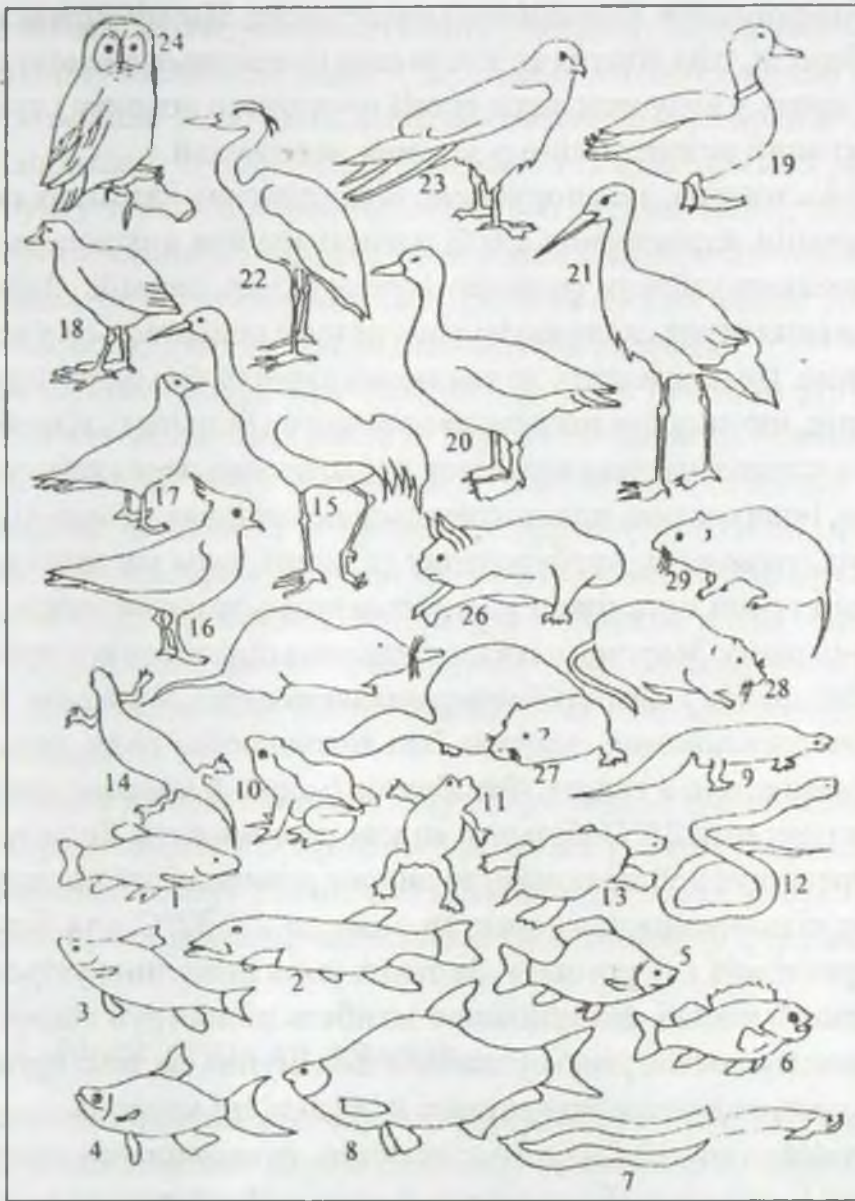


Рис. 11.5. Фауна водойм, заплав і боліт

Риби: 1 – лин (*Tinca tinca*); 2 – щука звичайна (*Esox lucius*); 3 – в'язь (*Leuciscus idus*); 4 – краснопірка (*Scordinius erythrophthalmus*); 5 – карась круглий (*Carassius carassius*); 6 – йорж (*Acstina cetur*); 7 – вугор річковий (*Anguilla anguilla*); 8 – лящ (*Abramis brama*). **Земноводні:** 9 – тритон звичайний (*Triturus vulgaris*); 10 – кумка червоночерева (*Bombina bombina*); 11 – жаба озерна (*Rana ridibunda*). **Плазуни:** 12 – вуж водяний (*Natrix tessellata*); 13 – черепаха болотяна (*Emys orbicularis*); 14 – ящірка живородяча (*Lacerta vivipara*). **Птахи:** 15 – журавель сірий (*Grus grus*); 16 – чайка (*Vanellus vanellus*); 17 – мартин звичайний (*Larus ridibundus*); 18 – лиска (*Fulica atra*); 19 – крижень (*Anas platyrhynchos*); 20 – гуска сіра (*Anser anser*); 21 – лелека білий (*Ciconia ciconia*); 22 – чапля сіра (*Ardea cinerea*); 23 – лунь болотний (*Circus aeruginosus*); 24 – сова болотяна (*Asio flammeus*). **Ссавці:** 25 – кутора водяна (*Neomys fodiens*); 26 – нічниця водяна (*Myotis daubentoni*); 27 – видра річкова (*Lutra lutra*); 28 – ондатра (*Ondatra zibethica*); 29 – полівка водяна (*Arvicola terrestris*)

води, прискорюючи замулювання водосховищ. Цьому сприяє підтоплення берегів, їхня абразія та збагачення біогенними елементами, які потрапляють у воду внаслідок ерозії ґрунтового покриву і зумовлюють активний розвиток синьо-зелених водоростей.

Водосховища, які споруджено біля теплових і атомних станцій, крім функцій, характерних для більшості водойм, виконують специфічну охолоджувальну функцію агрегатів цих станцій. Вода після проходження через охолоджувальні системи повертається у водойми підігрітою. Це призводить до так званого *теплого забруднення* водосховищ, що загалом негативно впливає на більшість гідробіонтів. Частина організмів гине внаслідок проходження через теплообмінні системи, інша частина пристосовується до змінених фізико-хімічних, сольових, термічних, турбулентних та інших умов існування.

Різні групи організмів у водосховищах-охолоджувачах ведуть себе по-різному. Зокрема, у місцях скидання підігрітих вод простежується збільшення кількості *бактеріопланктону* у 1,5–2,0 рази. *Фіто-* і особливо *зоопланктон*, зокрема їхні холодолюбні види, гальмують свій розвиток, а то й гинуть. Фітобентос (мікро- й макроводорості) до температури води 25°C збільшує видове різноманіття. Коли температура перевищує цей показник, то видове різноманіття зменшується. Дальше підвищення температури води до 28–32°C для більшості видів організмів є пороговим. За таких умов різко знижується вміст розчиненого кисню, що зумовлює загибель цілих груп гідробіонтів, наприклад молюсків, різко послаблюється імунна система організмів, активно розвиваються паразитарні й інфекційні хвороби.

Стосовно вищої водної рослинності, то підвищення температури сприяє її розвитку, збільшується й вегетаційний період, зміщуються фенофази розвитку, активізується фотосинтез. Більшість видів у теплих водах починають раніше зацвітати, але й раніше починається їх відмирання, що має значний вплив на самозабруднення водойм.

Водночас у водоймах, які не виконують охолоджувальних функцій, але забруднені біогенними елементами, макрофіти є ефективним біотичним фільтром. Наприклад, очерет звичайний, який може рости у забруднених водах, здатний очищати їх. Це пояснюють морфологічними і фізіологічними особливостями цього виду. Адже довгі трубчасті пагони і товсті кореневища мають великі повітряні щілини, які

сприяють їхній життєдіяльності навіть у водному середовищі, майже позбавленому кисню. На нижніх кореневих пагонах очерету густою сіткою розміщені додаткові корені, що затримують речовини-забрудники. Наприклад, зарості очерету площею 1 га акваторії адсорбують з води і ґрунту за вегетаційний період до 5–6 т різних солей, занесених у водойму стічними або дренажними водами. Щоб цей біофільтр постійно діяв, потрібно щорічно скошувати очерет на висоті 10–15 см над рівнем води, щоб не пошкодити пагонів і коренів.

Аналогічно забруднену воду фільтрують рослини рогових (Турфа), п'ять видів якої росте в Україні, а також рід ситникових (*Juncus*), 40 видів якого поширено в Україні. Широко поширений (переважно за кордоном) як біофільтр гіацинт (*Hyacinthus*). Ця рослина є біостимулятором і добрим засобом для очищення забруднених вод, у тому числі від важких металів, радіонуклідів тощо. У неї дуже висока адсорбційна здатність, яка дає змогу впродовж доби з 1 га акваторії адсорбувати 44 кг азоту і калію, 34 кг натрію, 22 кг кальцію, 4 кг марганцю.

Здатність рослин очищати воду від речовин-забруднювачів широко використовують у природних і штучних умовах, зокрема, створюють спеціальні акумулятивні відстійники, де висаджують ті водні види рослин, що найліпше виконують фільтрувальну функцію.

11.2. Біота річок та джерел

Проточні води річок суттєво відрізняються від стоячих вод озер. На води річок великою мірою впливає суходіл, який є водозбірним басейном річки. Проточні води характеризуються високим рівнем турбулентності, а також високим ступенем насичення киснем.

Абсолютна більшість річкових вод є прісними. Залежно від літологічного складу гірських порід їх поділяють на *тверді*, або *карбонатні*, які пов'язані з карбонатними породами, і *м'які*, або *хлоридні*, які формуються внаслідок атмосферних опадів. Річки, вода в яких містить велику кількість завислих органічних сполук, називають *чорними*.

У річках, як і в озерах, виділяють бентосні, планктонні і нектонні екологічні угруповання організмів. Видовий склад *бентосних* угру-

повань значною мірою залежить від швидкості течії та складу порід дна (мул, рихлі відклади, щільний ґрунт, скельні породи). В мулі плесів найбільше трапляються кільчасті черви, двостулкові молюски, личинки комарів. Каміння у швидкоплинних потоках обростає водоростями і навіть мохами. Макрофіти заселяють ті прибережні ділянки, де сповільнена течія. *Планктон* утворений представниками водоростей, рачків, коловерток. У верхів'ях річок та потоків, на ділянках з швидкою течією планктонних угруповань майже немає, зважаючи на несприятливі умови розмноження.

Нектон складається з різних видів прісноводних риб, які адаптуються як до ділянок з повільною течією, так і швидкою течією від витoku до гирла. Зокрема, форель найліпше почувається у прохолодних швидких водах, а харіус, вусач, піскар, окунь, елец – на ділянках з піщаним і гравійним дном, швидкою течією та доброю аерацією води; лящ, короп, лин, плітка, уклейка, щука – там, де течія досить повільна, дрібно піщане або й замулене дно. Проточні річки з повільною течією заселені земноводними – черепахами, ящірками, крокодилами. У нижніх та середніх течіях великих річок (Ганг, Інд, Брахмапутра) водяться прісноводний гангський дельфін (сусак), а в Амазонці й Оріноко та їхній притоках живе амазонський дельфін – інія (боуто). Річки здійснюють міграцію багатьох видів морських риб у річки, і навпаки. Така міграція характерна для вугрів, осетрів, лососевих та ін.

Прибережні смуги річок є добрим прихистком для земноводної фауни: амфібій, птахів, ссавців (бобер річковий, видра, водяна миша, водяна бурозубка та ін.). Вздовж берегів розвивається гідрофільна рослинність, яка водночас є своєрідним фільтром, який акумулює велику частину речовин-забрудників, що потрапляють з прилеглих сільськогосподарських угідь, комунікацій, населених пунктів, повітря тощо.

Науковці багатьох країн значну увагу приділяють процесові заростання річкових русел. Зокрема, польський вчений Паславський (Paslowski, 1964) залежно від швидкості течії, форми та глибини русла, температури води і доступу сонячного світла виділяє чотири типи заростання річок:

- русла *слабо заростаючі* глибоко врізані, добре освітлені, інтенсивно збагачені підземними водами;

- *досить рясно заростаючі* із зануреною у воду рослинністю з плаваючим на поверхні листям; глибокі річки з теплими водами (влітку);
- *сильно заростаючі* з мілководними розділеними бічними підвищеннями (гаміона);
- *цілком заростаючі* з мілководними руслами і виположеними днищами.

Розвиток рослинності зумовлений головно швидкістю течії води. Коли швидка течія води, яка перевищує 1,5 м/с, розвивається занурена рослинність. Надводна рослинність розвивається над дзеркалом в умовах, коли швидкість течії не перевищує 0,0–0,2 м/с (Starmack, 1976) (рис. 11.6).

Як приклад річкової біоти наведемо характеристику Південного Бугу (В. Вишневський, 2000, В. Романенко, 2001).

Гідрологічний та гідрохімічний режими. Південний Буг – одна з великих річок України. Його водозбірна площа розташована в межах країни. Довжина становить 806 км, площа басейну – 63 700 км². Він бере початок на Волино-Подільській височині (321 м н. р. м.) поблизу с. Холодець Хмельницької області, а впадає в Бузький лиман. У верхній частині тече заболоченою долиною, ширина якої досягає 600–1200 м. Нижче гирла р. Іква Південний Буг несе свої води в межах Українського кристалічного щита значно вужчою долиною (200–600 м). На ділянці від Первомайська до с. Олександрівка річище

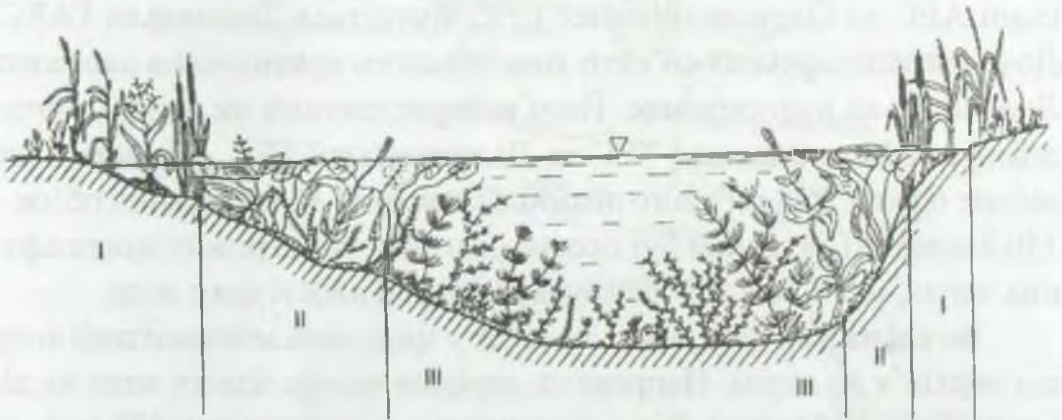


Рис. 11.6. Розміщення водної рослинності у поперечному перерізі річища річки: I – рослинність, що проростає над поверхню води; II – занурена рослинність з плаваючим листям; III – занурена рослинність (придонна) (Г. Томашевич, Г. Ктосовські)

стає вузьким, порожистим, із середнім нахилом 29 см/км, а високі круті береги досягають 90 м. У Причорноморській низовині річка протікає розширеною долиною і має значно ширше русло.

Гідрологічний режим Південного Бугу характеризується *сезонними* змінами водності. На весняну повінь припадає від 50 до 80% водного стоку. У літню і зимову межень річка маловодна. Восени простежується деякий підйом води, пов'язаний з випаданням дощів. Середні річні витрати води становлять 88,9 м³/с, а річний стік – 2,81 км³. Водність річки формується з правобережних (Вовк, Згар, Ров, Савранка, Кодима та ін.) та лівобережних (Бужок, Іква, Соб, Синюха, Мертвовода, Інгул та ін.) приток.

Найбільша (до 60%) кількість води надходить до нього зі стоком р. Синюха, її водозбірна площа становить 26% від усїєї площі водозбору головної річки. Другою за водністю є лівобережна притока Інгул завдовжки 354 км, площа водозбору – 9 890 км². Впадає Південний Буг безпосередньо в Бузький лиман поблизу м. Миколаїв.

Південний Буг – одна з найбільш зарегульованих річок України. В його басейні побудовано 197 водосховищ і 6,9 тис. ставів із сумарним об'ємом близько 1,5 км³ води. Деякі з них уже припинили своє існування. Сьогодні працюють Новокостянтинівська, Сабарівська, Сутиська, Ладжинська, Первомайська, Олександрівська ГЕС та ще кілька з відповідними водосховищами (рис. 11.7).

Найбільшим водокористувачем Південного Бугу є Південно-Український енергокомплекс, який складається з Південно-Української АЕС та Олександрівської ГЕС. Будується Ташлицька ГАЕС. До водогосподарських об'єктів комплексного призначення належить Ладжинське водосховище. Його використовують як водойму-охолоджувач Ладжинської ТЕС та Ладжинської ГЕС. Водосховище займає площу 20,8 км², його довжина становить 45 км, повний об'єм – 150,8 млн м³. Південний Буг протікає по геологічно різних ландшафтних зонах, що зумовлює формування різної якості його води.

Загальна закономірність полягає у зростанні мінералізації води від верхів'я до гирла. Наприклад, середня мінералізація води на ділянці річки поблизу м. Вінниці становить у середньому 475 мг/дм³, а поблизу м. Первомайська (нижче впадіння р. Синюхи) вона зростає до 716 мг/дм³. У р. Інгул біля впадіння в Бузький лиман мінералізація

перевищує 1000 мг/дм^3 . Під час повені загальна мінералізація води в Південному Бугу та його притоках зменшується на 20–30% порівняно з літньою або зимовою меженню.

Залежно від *сольового* складу ґрунтів, через які протікає річка, змінюється концентрація головних іонів і навіть клас води. Якщо у верхній частині річки у воді переважають іони HCO_3^- та Ca^{2+} (гідрокарбонатно-кальцієвий клас води), то в напрямку до гирла зростає вміст сульфатів натрію і калію.

На *газовий режим* Південного Бугу суттєво впливає зарегулювання його стоку та протікання по заболочених (верхів'я) та порожистих (район Первомайська) ділянках. Загалом для Південного Бугу характерна досить висока насиченість води киснем. На порожнистих ділянках річки та нижче за течією вміст кисню не знижується менше ніж на 100% насиченості. Невисокий рівень вмісту у воді органічних речовин (біхроматна окиснюваність близько $20 \text{ мг O}_2/\text{дм}^3$) також є важливим чинником підтримання високого рівня насиченості води киснем. Вода Південного Бугу поблизу Первомайська і нижче за течією має підвищену твердість ($6,1\text{--}6,2 \text{ ммоль/дм}^3$), що зумовлюється

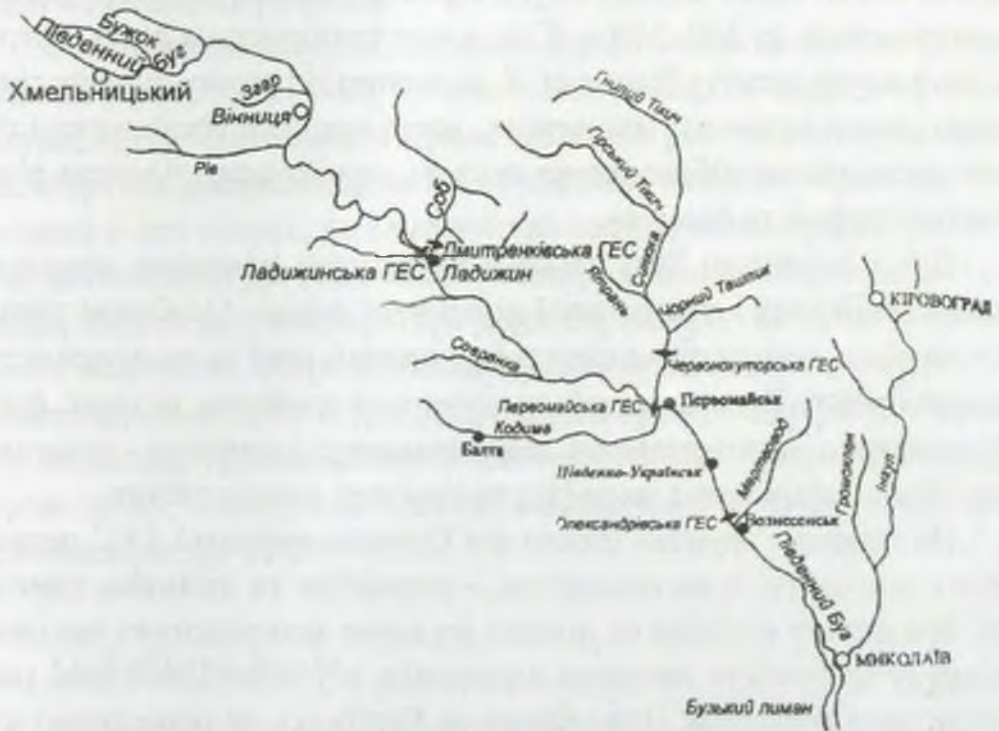


Рис. 11.7. Гідромережа басейну Південного Бугу (Бога)

відшаруванням вапнякових порід, які тут розташовані. На зарегульованих ділянках, де утворились водосховища, кисневий режим води залежить не тільки від її перемішування, а й від інтенсивності перебігу фотосинтезу.

Біота Південного Бугу. Різноманіття гідрологічних і гідрохімічних умов різних ділянок річки відобразилось і на її біоті, в складі якої налічують близько 200 видів водоростей *планктону*, 118 – *фітомікробентосу*, 56 – *фітоперифітону*. На рівнинній частині річки переважають діатомові й зелені водорості, у пониззі, крім *олігогалінних* діатомових і зелених, трапляються значні кількості *еври- і мезогалінних* діатомових. У нижній течії та на порожистих ділянках фітопланктон нечисленний, бо швидка течія його зносить. У тихих заводях та серед каміння поширені зелені нитчасті водорості – *кладофора*, *спірогира*, *ентероморфа* та інші види.

Вищі водяні рослини на берегах водосховищ не мають значного розвитку. Досить великі площі заростей вищих водяних рослин трапляються на окремих заболочених ділянках річки, приурочених до верхньої та середньої її частин. У нижній течії Південного Бугу (нижче від м. Нова Одеса) смуга заростей вищих водяних рослин розширюється до 200–500 м. Серед них трапляються *рогоз*, *очерет*, *глечики жовті*, *латаття біле* та ін. У зоопланктоні різних ділянок річки наявні значні кількості *коловерток*, дещо менше є *веслоногих* і *гіллястовусих* *ракоподібних*, серед яких на спокійніших ділянках річки водяться *дафнії* та *босміни*.

Для Південного Бугу загалом характерна наявність представників *каспійської* і *пліоценової* *понтичної* фауни. Особливо значне видове різноманіття простежується у нижній течії та на порожистих ділянках річки. Тут з *молюсків* трапляються *дрейсена*, *тсодокс*, *фаготія*; з *гамарид* – *понтогамарус*, *дикерогамарус*; з *амфіпод* – *хетогамарус*; багато видів *мізид*, *корофіїд* та *кумових* *ракоподібних*.

На *піщаних* ґрунтах нижче від *Олександрійської* ГЕС переважають *олігохети*, а на *глинистих* – *корофіїди* та *личинки* *одноденок*. Ближче до пониззя на *донних* *мулових* відкладеннях *масового* розвитку набувають *личинки* *хірономід*, а у *перехідній* зоні (між населеними пунктами *Нова Одеса* та *Гур'ївка*), де періодично відбувається *осолонення* води, *піщано-мулисті* ґрунти заселені *прісно- і*

солонуватоводними бентосними організмами, серед яких домінують молюски (дрейсена бузька). Значної кількості досягають каспійські поліхети, олігохети, мізиди. Такі ґрунти є сприятливим біотопом гамарид та корофіїд.

Донне населення Південного Бугу приурочене до різних типів ґрунтів: кам'янистого, піщаного, глинистого та замуленого. На таких ґрунтах утворюються характерні *донні гідробіоценози*. Зокрема, у середній течії, де переважають кам'яністі ґрунти, масово мешкають молюски фаготія, річкова лунка дрейсена, губки, корофіїди, личинки волохокрильців та одноденок.

Особливо різноманітна фауна *Бузького лиману*. Залежно від переважання прісних (верхня частина) або солоних (нижня частина) вод простежується розселення бентосних організмів. На значних глибинах з підвищеною солоністю води, де рівень насиченості киснем знижений, переважають олігохети, поліхети і хірономіди, кількість і біомаса яких невисока. У мілководній частині видове різноманіття багатше. Домінують евригаліна *Nereis diversicolor*, з мізид – *Paramysis lacustris* і *P. kroeyeri*, з корофіїд – *Cerophium volutator*, а з кумових раків – *Pterocuma pectinata*.

Стосовно *джерел*, які значною мірою живлять підземними водами як озера, так і річки, то вода в них майже не змінює ні температури, ні хімічного складу протягом усього року. Біота як холодних, так і гарячих джерел видово й популяційно небагата. Вона все-таки багатша в тих озерах, де температура води становить від 8 до 25°C. Там, де температура води значно вища, видовий склад збіднюється. Якщо, наприклад, температура води перевищує 38°C, то зникають зелені водорості. Тварини (найпростіші, нематоди, коловертки, ракоподібні, комахи) є у водах джерел, температура яких не перевищує цієї позначки. Діатомові водорості трапляються у водах з температурою до 45, синьозелені – до 60, а бактерії можуть існувати навіть при температурі 77°C.

11.3. Біота боліт

Значні площі земної поверхні займають болота – неглибокі перезволожені ділянки землі, рівень води в яких періодично нижчий

від його поверхні, частково або повністю вкриті рослинністю з домінуванням видів-гелофітів (грец. helos – болото). Характерною ознакою більшості боліт та заболочених територій є утворення торфу як кінцевий наслідок біологічних процесів, що в них відбуваються.

Болота утворюються внаслідок замулення й заростання озер та заболочування суходолу в пониженнях рельєфу у разі перезволоження. Виділяють шість геоморфологічних типів боліт: *заплавні* (їх поділяють ще на *притерасні* та *плавневі*), *староруслові*, *долинні*, *котловинні*, *болота схилів*, або “*висячі*”, та болота *підніжжя схилів*, які трапляються у гірських та пагорбкуватих регіонах.

У кожній природній зоні переважає певний тип боліт. Зокрема, для зони *мішаних лісів* характерні заплавні та котловинні, для *лісостепу* – заплавні, староруслові, котловинні. У *степовій зоні* переважають заплавні та плавневі болота, що утворились внаслідок будівництва водосховищ та підтоплення значних земельних площ. У *підніжжі гір* трапляються передгірські заболочені землі, а в *гірській місцевості* – котловинні та болота схилів.

Крім поділу за геоморфологічними ознаками, болота можуть відрізнятися за характером рослинності та розташуванням на місцевості. Зокрема, у долинах річок, місцях виходу водних джерел утворюються *низинні болота*, а на підвищених формах рельєфу – *верхові*. Болота, які займають проміжне положення, належать до *перехідних*. За характером водного живлення і складом рослинності болота поділяють на оліго-, ев- та мезотрофні.

Характерними ознаками *оліготрофних* верхових боліт є опукле сфагнове торфовище. Таке болото живиться атмосферними опадами, має характерну оліготрофну рослинність, до складу якої належать мох сфагнум, журавлина, пухівка піхвова, півники болотні, багно звичайне, чорниця, береза низька та ін. До *евтрофних* належать низинні болота, які живляться поверхневим стоком та ґрунтовими водами, збагаченими мінеральними солями. Як і в озерах, трофність боліт залежить від надходження до них біогенних елементів, особливо азоту та фосфору. В евтрофних болотах з вищою мінералізацією води переважають зелені мохи, осока, очерет, рогіз та інше болотне різнотрав'я. На таких болотах трапляється береза пухнаста, вільха чорна тощо. *Перехідні, або мезотрофні*, болота за хімічним складом

води і видовим складом рослинності займають проміжне положення між низинними і верховими.

За хімічним складом вода низинних і верхових боліт має певні відмінності. Для верхових боліт головним джерелом надходження води є атмосферні опади, в яких концентрація мінеральних речовин дуже низька. Внаслідок постійного промивання слабомінералізованими атмосферними опадами болотні ґрунти втрачають значну частину лужних елементів і набувають *кислої реакції* ґрунтового розчину. Особливо низький вміст у ґрунтах та воді таких боліт кальцію, магнію та бікарбонатів. Водночас у їхньому складі постійно є залізо, марганець, гумінові кислоти.

Для верхових боліт типовою є кисла реакція води, показник кислотності-лужності рівноваги (рН) якої коливається в межах 3,6–4,5. Інколи цей показник стає ще меншим. Концентрація фосфору дуже низька, він наявний зазвичай у формі органічних сполук, що важкодоступні для засвоєння рослинами. На відміну від верхових, в низинних болотах мінералізація води і ґрунту вища, що пов'язано з водним живленням ґрунтовими водами та поверхневим стоком. Розчинені органічні речовини мають ґрунтове походження з переважанням фульвокислот, що надають воді жовто-бурого відтінку.

Зважаючи на всі особливості хімічного складу води і торф'яних ґрунтів, у болотах різної трофності часто виявляються схожі рослинні угруповання. Є і специфічні рослини, приурочені до певних умов середовища. Загалом біологічне різноманіття боліт і біомаса гідробіонтів різних трофічних рівнів невеликі.

Планктонні водорості представлені, головню, золотистими (види дінобріон роздвоєний, синура ягідкова, маломонас хвостатий) та криптофітовими (криптомонас яйцеподібний). Їхня біомаса найбільша навесні та в осінній теплий період. Улітку їх змінюють десмідієві водорості (бамбузина Бребіссона, мікрастеріас зрізаний та ін.). У верхових болотах протягом весни й осені простежується значна кількість діатомових (евнотія півмісячна, фрустулія ромбоподібна та ін.) та деяких хлорококових водоростей (ооцистис поодинокий). Інколи у цих болотах трапляються синьо-зелені водорості (стигонема очкаста). На відміну від верхових, у низинних болотах у фітопланктоні домінують зелені вольвоксові, хлорококові, евгленофітові і си-

ньо-зелені водорості. Загалом у болотних водах, які мають низьку концентрацію біогенних елементів та високу кислотність, умови для розвитку фітопланктону не є сприятливі.

Зоопланктон верхових боліт найширше представлений коловертками. Серед них найчастіше трапляються кератела болотна, кератела вальга, кератела пильчата, поліартра платиптера. У таких болотах досить поширені гіллястовусі ракоподібні – босміна довгоноса, поліфем педикулус, сида прозора, церіодафнія афініс, хідорус сферичний. Для низинних евтрофних боліт з нейтральною або слаболужною водою типовими представниками зоопланктону є гіллястовусі й веслоногі ракоподібні (акантоциклоп зелений, діаптомус великий, макроциклоп білуватий). У таких болотах немає багатьох видів коловерток, характерних для верхових боліт. У мезотрофних болотах залежно від особливостей гідрохімічного складу води і ґрунту можуть траплятися гідробіонти, притаманні як верховим, так і низинним болотам. У планктоні боліт широко представлені десмідієві водорості, які інтенсивно розвиваються у слабокислих і нейтральних водах, а із зоопланктону – види роду *Ceriodaphnia*.

Видовий склад *зообентосу* в болотах дуже бідний, що зумовлено низьким вмістом кисню, наявністю метану в придонних шарах води та виходом інших токсичних газів з-під покладів торфу. Типові болота майже не мають сформованої іхтіофауни. Це пояснюють не лише хімічним складом води, а й ізольованістю боліт від інших водойм, де розмножуються риби.

У болотах живуть і *специфічні організми*, які можна розглядати як індикаторні. Зокрема, у верхових болотах, де загальна низька біопродуктивність і біорізноманіття, є кліщі *Lohmannella violacea* та комахи роду *Lepsothinia*, що пристосувалися до таких умов. Збереження болотних екосистем важливе з різних поглядів. По-перше, як водорегулювальних систем; по-друге, як об'єктів ландшафтного різноманіття з притаманною їм біотою.

Для території України характерна невисока заболоченість і заторфованість. Із 4190 тис. га загальної площі боліт (1,7% території) торфоболотні землі та болота становлять 613 тис. га (14,6%), заболочені землі – 745 тис. га (17,8%) і перезволожені землі – 2834 тис. га (67,6%).

Найбільші площі боліт на території України наявні на території Українського Полісся (рис. 11.8). Ця провінція має особливості, що сприяють заболочуванню земель. Першопричиною заболочення є те, що Поліська низовина оточена височинами, з яких постійно стікають поверхневі й підземні води. У верхових болотах України, де чергуються зволожені та сухіші ділянки, рослинність представлена як гігрофітами, так і ксерофітами. На торф'яних ґрунтах з підвищеною кислотністю води добре ростуть сфагнові мохи (*Sphagnum fascum*, *Sph. medium*, *Sph. balticum* та ін.). Тут трапляються невеликі чагарники касандри, або хамедафни чашкової (*Cassandra calyculata*), лохини (*Vaccinium uliginosum*), багна звичайного (*Ledum palustre*), журавлини (*Vaccinium oxycoccos*).

На території Рівненської області розташований найбільший в Україні болотний масив Кременне. Тут можна простежити всі го-

ловні етапи розвитку боліт – від низинних до верхових. До цього масиву належить заповідне болото Сира Погоня площею 10 000 га. Ще більший за площею (19 600 га) заповідний болотний масив Переброди, розташований у Дубровицькому районі. Озеро Переброди, розташоване в одноймен-



Рис. 11.8. Черемське болото – заповідник (Волинське Полісся)

ному болотному масиві, і є єдиним в Україні периферійно-оліготрофним болотом, де збереглась у первинному природному вигляді типова болотна рослинність. Це одне з небагатьох в Україні місць гніздування чорних лелек і журавлів.

До верхових і перехідних боліт належать Озерянське і Гвізд, розташовані на Житомирському Поліссі. Вони займають площу понад 1000 га кожне. Для них характерні поклади торфу глибиною до 4–6 м, під якими лежать збіднілі на мінеральні солі водольодовикові поклади у складі донних ґрунтів.

Значні болотні масиви зосереджені на території Чернігівського Полісся. Для Чернігівщини характерна розвинена річкова система та великі площі низинних боліт. Торф'яні болота займають близько 4,5% території області. Серед них найбільші болота Замглай, Остерське, Сковське, Смолянське, Гало, Видра. Значні їхні площі меліоровані, їх використовують у сільському господарстві. Деякі болотні масиви мають статус гідрологічних заказників. Серед них Соснинський (площа 406 га), Мох (площа 98 га). В урочищі Гало розкинулось надзвичайно красиве болото Гальський Мох, площа якого 28 га, а середня товщина торф'яних відкладів – 1,5–2,0 м. Воно є пам'яткою природи.

Лісостепова зона має розрізнені заболочені площі в долинах великих річок. Значні болотні масиви розташовані у Волинському лісостеповому регіоні, зокрема, у широких заплавах річок Стир, Іква, Липа та інших, де утворились низинні торф'яники. Заплавні болота навколо цих річок характеризуються злаково-осоковою та очеретяно-сфагновою рослинністю. Це також стосується Придніпровської низовини, зокрема, долин річок Трубіж, Удай, Сула, Псел. Найбільше заболочені площі лівобережної частини (3%), а менше заболочені (1%) розташовані на правому березі Дніпра. За типом рослинності тут переважають осокові, осоково-сфагнові, очеретяні та осоково-очеретяні болота.

Запитання для контролю і самоконтролю

1. Які водойми належать до внутрішніх?
2. Як поділяють озера за генезисом котловин?
3. Як поділяють природні води за мінералізацією?
4. Назвіть головні чинники мінералізації природних вод.
5. Що захищає тіло водних тварин від набрякання?
6. Як поділяють озера за умовами існування живих організмів?
7. Назвіть сукцесії в житті озера.
8. Охарактеризуйте термічний і газовий режими озер.
9. Назвіть екологічні зони озера та біоценози, що до них приурочені.
10. Назвіть характерні види планктону і нектону озер та річок України.
11. Охарактеризуйте біоту літоралі, субліторалі і профундалі Шацьких озер.
12. Наведіть геоморфологічну класифікацію боліт, їх поділ за характером живлення та фітоценотичним складом.
13. Охарактеризуйте поширення боліт в Україні та їхню біоту.

Список літератури

- Биогеография: Учебник для студ. вузов / Г. М. Абдурахманов, Д. А. Криво-
луцкий, Э. Г. Мяло, Г. Н. Огурева. М., 2003.
- Вишневський В.І. Річки і водойми України. Стан і використання. Київ,
2000.
- Кукурудза С. І. Гідроекологічні проблеми суходолу: Навч. посіб. / За ред.
проф. В. Хільчевського. Львів, 1999.
- Кукурудза С. І. Біогеографія. Лабораторний практикум. Львів, 2000.
- Леме Ж. Основы биогеографии / Пер. с фр. М., 1976.
- Романенко В. Д. Основы гідроекології: Підручник. К., 2001.
- Buchsbaum R., Buchsbaum M. Basis ecology. California, 1975.
- Tomaszewicz H., Ktosowski G. Przewodnik do hydrograficznych badan tereno-
wych. Atlas roslin wskaźnikowych. Warszawa, 1989.

12. БІОТА І БІОЦЕНОЗИ СВІТОВОГО ОКЕАНУ

У ХХ столітті людська спільнота виявляла особливу увагу до вод Світового океану. Причин для цього чимало. Вважають, що океан є, по-перше важливим джерелом отримання продуктів харчування; по-друге, містить значні запаси мінеральної сировини та вуглеводнів; по-третє, має великі енергетичні ресурси; по-четверте, є головною "кухнею погоди" нашої планети, оскільки щорічно отримує понад дві третини сонячної радіації. Води Світового океану – це понад 96,5% вод всієї гідросфери. Їхній об'єм становить 1370 млн км³ (середня глибина океану – близько 3,8 км). Увесь цей аквапростір – від полярних до екваторіальних широт, від яскраво освітлених поверхневих до цілком затемнених глибоководних горизонтів.– різною мірою насичений водними організмами. Науковців в океані ваблять мало досліджені водні глибини, а практиків – перспективи використання різноманітних природних ресурсів.

У перспективі вчені обґрунтовують важливу роль океану на-самперед для отримання продуктів харчування, видобутку корисних копалин, отримання енергетичних ресурсів. Водночас океан розглядають як середовище життя людини, яке значно комфортніше, ніж сусідні планети та їхні супутники.

12.1. З історії дослідження біоти Світового океану

В історії дослідження Світового океану можна виділити чотири періоди:

- перший (антично-середньовічний), який розпочався в найдавніші часи і тривав до початку Великих Географічних відкриттів;
- другий (новий) – з початку Великих Географічних відкриттів до середини ХІХ ст.;

- третій (новітній) – з другої половини ХІХ ст. до середини ХХ ст.;
- четвертий (сучасний) – розпочався у другій половині ХХ ст.

Відомості про глибини, течії, вітри, живі організми океану протягом *першого періоду* збирали від мореплавців, зокрема капітанів, які турбувалися про безпеку плавання. Зрозуміло, що ці дані були епізодичними, неповними, безсистемними. До наукових повідомлень того часу як приклад можна віднести опис морських подорожей античного вченого Геродота, який у своїх працях повідомляє про подвиг фінікійських мореплавців, котрі в VI ст. до народження Христа перетнули Червоне море, обігнули Африку і через три роки через Гібралтар повернулися в Середземне море, здійснивши, таким чином, першу морську подорож навколо континенту.

У Північній Атлантиці далеко на захід плавали ірландські монахи, які досягли Ісландії, а згодом берегів Північної Америки. Наприкінці X ст. Ейрик Рижий заснував поселення на півдні Гренландії, а його сину Лейфу Ейріксону приписують відкриття Ньюфаундленду та Лабрадорського півострова. Звісно, що відомості про ці відкриття багато століть були утаємнічені.

Великі Географічні відкриття, з яких розпочався *другий період* дослідження Світового океану, спричинені, як відомо, пошуком морських шляхів до Індії. Цей період ознаменувався досягненням південного мису Африки (мису Доброї Надії) Б. Діашем (1488), Багамських островів Х. Колумбом (1492), плаванням навколо Африки у зворотному, ніж фінікійці, напрямі Васко-да-Гама (1497), кругосвітньою подорожжю Ф. Магелана (1522) та багатьма іншими.

Перші дані про глибини деяких частин океану з'явилися на картах Хуана Делакоса 1504 року, а через 80 років зазначені на картах знаменитого картографа Г. Меркатора. Недослідженими були полярні райони, які відкривали мореплавці наступних поколінь – Г. Гудзон, Ж. Б'юфон, Дж. Кук, Ф. Белінсгаузен та ін. У ХVІІІ ст. з'явилися перші карти про поверхневі течії, серед яких карта Б. Франкліна (1786) з чітко окресленою теплою течією Гольфстрім. Точніші карти поверхневих течій, зокрема Північної Атлантики, складено наприкінці ХІХ ст.

До середини XIX ст., тобто до прокладання трансокеанського телеграфного кабелю між Європою і Північною Америкою, глибини відкритого океану залишалися невідомими. Лише наприкінці 40-х років американський морський офіцер і вчений М. Морі опублікував відомості про вітри, морські течії, глибини, зібрані з різних карт багатьох країн у книзі “Настанови мореплавцям”. Іншу його популярну працю “Фізична географія океану” перевидавали декілька разів. Він же на підставі приблизно 800 вимірів глибин склав батиметричну карту Північної Атлантики, на якій показав головні риси рельєфу океанічного дна: континентальний шельф, глибоководні западини (котловини) і серединний хребет.

Відомості про *органічний світ* океану збирали дуже повільно. Зокрема, ще на початку XIX ст. вважали, що в глибинних водах життя немає тому, що там холодно й темно. Однак згодом англієць Е. Форбс зробив висновок про те, що живі організми поширені максимально до глибини 600 м. Через деякий час норвежець М. Сарс зібрав морських безхребетних з глибини близько 1 000 м, а інженер-зв'язківець Г. Уолич знайшов ознаки життя на глибині 2 500 м. Проте науковою сенсацією у 60-х роках стала знахідка В. Карпентера і У. Томпсона живих організмів біля берегів Шотландії на глибині 4 000 м. Ще важливішим було те, що дослідники виявили суттєву відмінність у складі донної фауни на відстані всього кількох миль. Тепер відомо, що дослідники підняли зразки з різних схилів підводного хребта, який тягнеться між Шотландією і Фарерськими островами, згодом названого іменем Томпсона.

Новітні океанографічні дослідження розпочала 1872 року англійська експедиція на кораблі “Челенджер”, який пройшов 69 000 миль (130 000 км) всіма океанами. Тоді було виконано 362 станції, на яких вимірювали глибину, здійснювали драгування і тралювання, визначали різні фізико-хімічні характеристики морської води.

Експедиція “Челенджера” збрала велику біотичну колекцію, яка налічувала багато тисяч видів. Зокрема, було відкрито понад 700 нових родів організмів. До того часу, наприклад, було відомо 600 видів радіолярій, а “Челенджер” зібрав 3,5 тис. нових видів цих одноклітинних організмів. Тоді віднайдено найглибше місце у Світовому океані, відоме нині під назвою “Западина Челенджера” у глибоковод-

ному жолобі поблизу Маріанських островів (Маріанський жолоб). Результати цієї експедиції публікували впродовж двох десятиліть найвидатніші вчені того часу. Після “Челенджера” глибоко-водні дослідження проводили багато інших експедицій, зокрема, німецька “Метеор” (1925–1927) (рис. 12.1), англійська “Дискавері-І”, “Дискавері-ІІ” та ін.

До початку 50-х років ХХ ст. стало зрозуміло, що силами однієї країни не можна дослідити величезний Світовий океан. Багатонаціональні дослідження було започатковано в 1957–1959 роках в рамках Міжнародного геофізичного року Цього року успішно

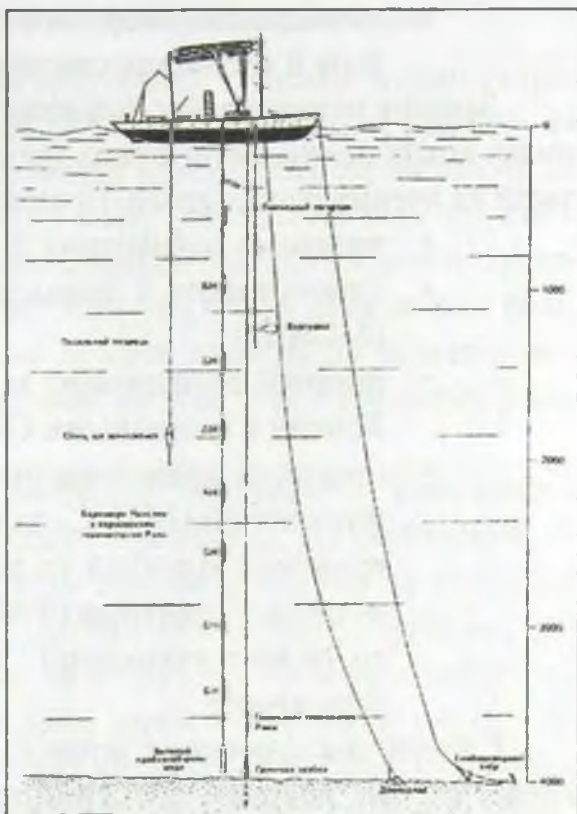


Рис. 12.1. Дослідницьке судно “Метеор”
(Ч. Дрейк та ін.)

працювало радянське науково-дослідне судно “Вітязь”, яке виявило найглибшу точку світового Океану в Маріанській западині – 11 022 м.

У США 1968 року було побудоване бурове судно “Гломар Челенджер”. Ним пробурено понад 500 свердловин на глибинах до 6 тис. м, які проникли на 1300 м у тверді породи. Це дало змогу значно розширити уявлення про осадові й корінні породи морського дна, еволюцію морських організмів, циркуляцію водних мас тощо. Міжнародне десятиліття дослідження океану, що розпочалося 1977 року, було присвячене декільком науковим проблемам:

- якості довкілля і чинникам, що на нього впливають, наприклад, токсичним речовинам, що потрапляють у море;
- прогнозуванню змін довкілля на підставі фундаментальних геохімічних та океанографічних досліджень;
- біотичним ресурсам та чинникам, що визначають їхню продуктивність та способи раціональної експлуатації;

- дослідженню морського дна з метою визначення характеру й місцезнаходження мінеральних ресурсів.

Завдяки міжнародним океанологічним дослідженням розпочали низку нових великомасштабних проектів за участю багатьох організацій та вчених різних країн. Пріоритетні серед них такі:

- програма геохімічних досліджень океану (ГЕОСЕК);
- експеримент з динаміки відкритих районів океану (МОДЕ);
- новітній експеримент за участю США, Великобританії, Канади й колишнього СРСР (ПОЛІМОДЕ);
- програма франко-американського підводного фотографування (ФАМОУС) та інші, які виконували за участю сучасних кораблів та апаратів. Результатом, зокрема, останньої програми (ФАМОУС) є чудові фільми Ж. Кусто та його експедиції “Каліпсо” про життя у водному середовищі.

Сучасні дослідження Світового океану дали змогу виявити не тільки окремі, невідомі досі види організмів, а й цілі екосистеми. Зокрема, 1990 року за допомогою спеціальних човнів учені зробили вражаючі відкриття на дні Мексиканської затоки. Вони виявили своєрідне “море” з пляжем та *оазисом життя*, незалежним від енергії Сонця. Цей оазис існує завдяки енергії метану, що виділяється з морського дна. Сіркобактерії, використовуючи метан, як джерело енергії, синтезують органічну речовину (хемосинтез) і таким чином продукують основу трофічної піраміди. Сіркобактерій поїдають трубчасті черви, які, відповідно, стають здобиччю інших морських організмів.

Нещодавно телебачення передало повідомлення про те, що в Норвезькому морі на глибині 2 тис. м вчені виявили корали. Досі вважали, що корали не можуть існувати глибше від 50 м, бо кількість світла, що проникає на цю глибину, недостатня для фотосинтезу водоростей, які перебувають у симбіозі з кораловими поліпами.

Отже, ми є свідками зміни деяких усталених парадигм. Звісно, що такі повідомлення потребують ретельної перевірки, спеціальних досліджень та пояснень.

12.2. Екологічні чинники водного середовища

Щоб ліпше зрозуміти вплив абіотичних чинників водного середовища на живі організми, необхідно з'ясувати питання про *воду як мінеральну речовину* та її найголовніші властивості. Незважаючи на широке поширення, вода має цілу низку унікальних властивостей. Унікальність води полягає в її молекулярній будові та міжмолекулярній структурі. Між атомами кисню й водню, з яких складається вода, наявний так званий *ковалентний зв'язок*, який надає електронним парам надзвичайної стійкості не лише на поверхні, а й у мантії Землі та в космічному просторі.

Водночас вода має певні аномальні властивості. Насамперед вона дуже стійка до впливу зовнішніх чинників, що пояснюють існуванням додаткових сил між молекулами (*водневий зв'язок*). Іон водню, зв'язаний з іоном кисню, здатний притягувати до себе іон того ж елемента з іншої молекули. Кожна молекула води може утворювати чотири водневі зв'язки завдяки двом парам неподілених електронів кисню і двох позитивно заряджених атомів водню. Крім звичайного водню, у воді трапляється водень з масою 2, тобто *дейтерій* (D), і з масою 3 – *тритій* (T). Кисень також має різні ізотопи. Окрім звичайного (з атомною вагою 16), виявлено ще два інші – з атомною вагою 17 і 18.

Отже, теоретично може існувати 42 різновидності ізотопної води, з яких лише 7 мають стійку форму, тобто вони нерадіоактивні.

Гідросфера Землі на 99,73% складається зі звичайної води (молекулярний склад $H_2^1O^{16}$). Ще 0,04% – це важкокиснева вода зі складом $H_2^1O^{17}$ і 0,02% – вода, що складається з $H_2^1O^{18}$. Частка важкої води зі складом DO_2 у природних водах становить пересічно 0,15 мл на 1 л природної води. Така різниця в ізотопному складі впливає на фізичні властивості води – щільність, температуру кипіння й замерзання. У таблиці Менделєєва поряд з киснем розміщені сірка (S), селен (Se), телур (Te), їхні сполуки з воднем називають гідратами: H_2S , H_2Se , H_2Te . Заряд ядра визначає фізичні властивості речовин цього ряду. Зокрема, якщо H_2Te – речовина з цього ряду, яка має найважчу молекулярну вагу цього ряду, кипить при температурі $-4^\circ C$, а замерзає при $-51^\circ C$, то дві інші значно легші сполуки (H_2Se і H_2S) киплять і

замерзають при нижчій температурі, прямо пропорційній їхнім молекулярним вагам. Відповідно вода, як найлегша з цього ряду сполука, мала б замерзати при температурі -90°C , а кипіти при -70°C . Вода ж, як відомо, замерзає при 0°C , а кипить при 100°C , тобто зовсім не відповідає виявленій закономірності (рис. 12.2).

Вода має здатність розчиняти різноманітні речовини, з якими стикається у водозбірному басейні. У ній наявні всі елементи таблиці Менделєєва. З цього приводу В. Вернадський (1960) зауважив: "...у кожній краплі води, як у мікрокосмосі, відображається склад космосу". Наприклад, за останні роки із 87 стабільних хімічних елементів, відомих у складі земної кори, близько 80 виявлені у природних водах.

Усі ці елементи впливають на властивості й хімічний склад води. Не дивно, що електропровідність розчинів у десятки тисяч разів вища, ніж електропровідність води. Це пояснюють наявністю у розчинах йонів, які прискорюють перенесення електричних зарядів. Якщо у дистильованій воді розчинити звичайну кухонну сіль з таким розрахунком, щоб отримати 1 кг морської води, то зниження температури води буде відповідати втраті близько 2514 Дж тепла. Крім цього, об'єм розчину виявиться меншим за суму початкових об'ємів води й солі. Розчин ніби стиснеться. Таке явище має назву *електрострикції*.

Вплив зовнішніх чинників суттєво змінює структурні особливості води. Експериментально доведено, що вода й водні розчини після високотермічного прогрівання й тиску впродовж певного часу

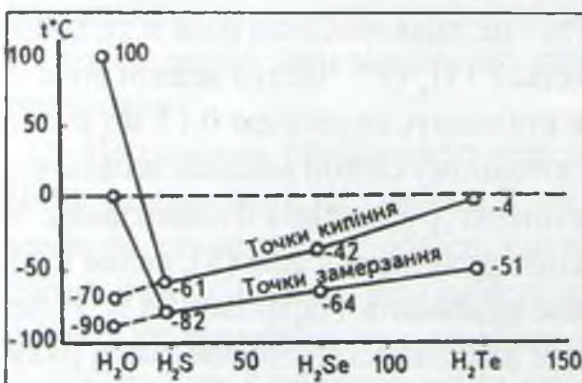


Рис. 12.2. Аномальність точок кипіння і замерзання води порівняно з іншими сполуками. Молекулярна вага

перебувають у метастабільно-му стані. Метастабільна вода характеризується підвищеною розчинною здатністю щодо карбонатів, сульфатів, оксидів, силікатів. Вона має понижене значення кислотно-лужної рівноваги (рН) і тривалий час утримує у своєму складі підвищену кількість розчинних речовин. Зокрема, активована при температурах 200, 300 і

400°C вода підвищує розчинну здатність щодо кальциту відповідно у 2, 3 і 4 рази. Здатність води впродовж певного часу зберігати свій структурний стан після зміни зовнішніх чинників А. Блох (1969) називає *структурною пам'яттю води*.

Досі ми вели мову про живі організми суходолу, для яких середовищем життя були ґрунти й повітря. Тепер йтиметься про живі організми, середовищем життя яких є води Світового океану. В цьому випадку першим виникає таке запитання: звідки на Землі взялася вода, яка нині покриває понад 71% її поверхні?

Отже, вода існувала на поверхні Землі вже на її ранніх стадіях (етапах) геологічного розвитку. Вона стала розчинником для речовин, що потрапляли на поверхню внаслідок вулканічної діяльності або ж опадів з атмосфери. В атмосферу такі речовини потрапляли внаслідок дегазації земних надр. Геологічні дані свідчать про те, що вода була наявна на поверхні Землі в достатній кількості вже 3 млрд років тому. Проте якщо порівнювати її обсяг із сучасним, то він був на порядок меншим.

Другим постає таке запитання: як утворилися океанічні котловини? Сучасні океанічні котловини утворилися на земній поверхні порівняно недавно. Майже всі вони мають вік, молодший за 250 млн років, тобто існують лише 5% геологічного часу Землі. Ми знаємо, що океанічна і континентальна земна кора мають у своїй будові суттєві відмінності. Дослідження останніх десятиліть виявили, що топографія океанічних басейнів тісно пов'язана з розсуванням морського дна – *спредінгом*, що є складовою концепції тектоніки літосферних плит. Згідно з цією концепцією, *океанічна кора* утворилася з магми Землі, що піднялася на поверхню в тих зонах, де відбувається розсування кори. Внаслідок спредінгу сформувалася світова система серединно-океанічних хребтів, що підвищуються над суміжними ділянками на 2–3 км. Вчені дослідили, що океанічне дно в південній частині Атлантики на східному фланзі Серединно-Атлантичного хребта за останні 80 млн років розсувалося в горизонтальному напрямі зі швидкістю 2 см/рік. Отже, ширина океанічного басейну збільшувалась зі швидкістю 1 км за 50 тисяч років.

Інша важлива риса підводного рельєфу – *абісальні горби і гори*, які мають здебільшого вулканічне походження. Деякі з них мають

плоскі вершини, хоч і розміщені на 1–2 км нижче від рівня океану. Їх називають *гайоти*. Це свідчить, що в минулому ці вулкани сягали рівня океану. Переважну більшість ложа океану займають абісальні рівнини з вирівняною поверхнею, яка утворилася внаслідок нагромадження потужної товщі осадів.

Щодо інших абіотичних чинників водного середовища та їхнього впливу на живі організми, то відомо, що їх поділяють на абіотичні, біотичні й антропічні. Для живих організмів суходолу найважливішими чинниками є поєднання тепла й вологи. Оскільки волога в океані є повсюдно, то розглянемо температуру, світло, прозорість, тиск, густину, солоність, газовий склад тощо.

Температура. Якщо оцінювати масу води в океані, то загалом її можна вважати *холодною*. Прогрівається лише приповерхнева кількометровая плівка океанічних вод. З глибиною температура знижується, досягаючи в придонних горизонтах 0°C . Ізотерми океану характеризують тонкий верхній горизонт вод. Лише 8% вод океану мають температуру понад 10°C . Половина океанічних вод характеризується температурою, яка нижча за $2,3^{\circ}\text{C}$.

У горизонтальному плані, тобто від екватора до полюсів, простежується певна закономірність: екваторіальні води цілий рік характеризуються високою постійною температурою, яка становить $25\text{--}28^{\circ}\text{C}$, температура тропічних вод коливається на $2\text{--}3^{\circ}\text{C}$, помірних широт – на $5\text{--}6^{\circ}\text{C}$. У напрямку до полюсів температура поступово знижується до 0°C . У північній півкулі найбільші коливання річних температур води простежуються на широтах $50\text{--}70^{\circ}$; у південній – на широтах $40\text{--}55^{\circ}$. Тепловий екватор, порівняно з географічним, зміщений на північ на 10° . Це зміщення пояснюють охолоджувальним впливом Антарктиди на всю земну кулю (рис. 12.3).

У вертикальному плані поверхневий горизонт з досить однорідною температурою змінюється областю різкого зниження температури, яка відділяє його від холодних глибинних вод. Поверхневий горизонт часто називають *горизонтом змішування*, а область швидкої зміни температури – *термоклин*. Оскільки в тропіках поверхневий шар тепліший, ніж у високих широтах, а глибинні води скрізь однорідно холодні, то характер термоклину змінюється з широтою. Найпотужніші термоклини в тропіках. У деяких глибоководних западинах

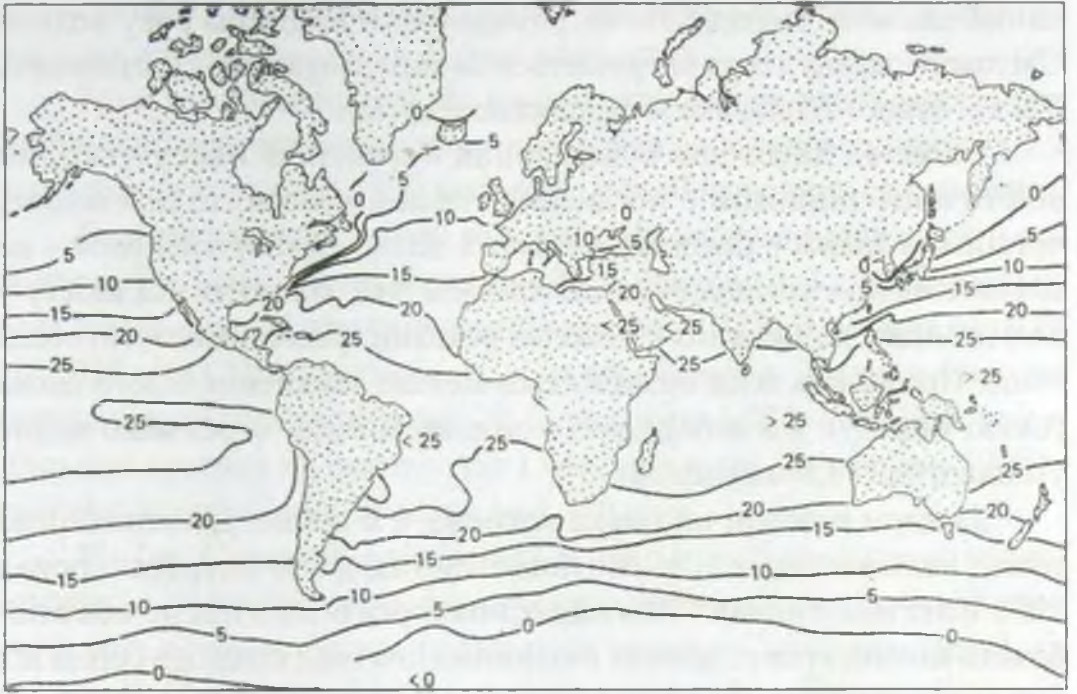


Рис. 12.3. Середня річна температура на поверхні Світового океану, °С (Ч. Дрейк та ін.)

океану з глибиною простежується повільне підняття температури. Температурна інверсія певною мірою зумовлена нагріванням води теплом, що надходить з внутрішніх глибин Землі,

Світовий океан є важливим акумулятором тепла на Землі. Загальна кількість сонячного тепла, яке поглинають води Світового океану протягом року, становить $29,7 \times 10^{19}$ ккал, що перевищує 80% всієї радіації, яка досягає поверхні Землі. Океаносфера, за визначенням В. Н. Степанова (1983), містить у 21 раз більше тепла, ніж та кількість, яка щорічно надходить від Сонця на Землю. У десятиметровому горизонті океанічних вод міститься в чотири рази більше тепла, ніж у всій атмосфері.

Головна планетарна закономірність турбулентного теплообміну полягає в тому, що океанічне тепло пом'якшує глобальний клімат. Поглинаючись у тропічних і екваторіальних водах Світового океану, воно переноситься течіями у високі широти, пом'якшуючи водночас клімат помірних і полярних областей. Яскравим прикладом є відома течія Гольфстрім, яка несе у 22 рази більше тепла, ніж всі річки

нашої планети. Понад 80% нагромадженого протягом року водами Світового океану тепла витрачається на випаровування. Це становить 3% від всього тепла, яке зосереджено в океані.

Світло. Якщо для суходільних організмів найсуттєвішим абіотичним чинником є поєднання тепла й вологи, то для водних організмів таким є поєднання світла і тепла. *Прозорість води* – це здатність пропускати світлові промені, яка залежить від вмісту у воді домішок розчинених і завислих речовин, фізичних властивостей тощо. Прозорість води визначається межею зникнення білого диска (Секкі-Коцебу), а в лабораторії – за шаром води, через який видно стандартний (3,5 мм) шрифт.

Загалом в океані не тільки холодно, а й темно. Десятиметрова товща води поглинає 10% сонячного світла, а 100-метрова – понад 99%. На глибині понад 100 м підводник серед білого дня не може побачити нічого, крім рідкісних біолюмінісцентних спалахів світла від риб і зоопланктону. В каламутній воді неможливо побачити будь-що на відстані 10 м.

Втрати сонячного випромінювання в морській воді добре визначаються так званим законом Беєра, згідно з яким кількість енергії, поглинутої на деякій відстані, пропорційна до вихідної кількості. Якщо на поверхню надходить 100 одиниць випромінювання, то на глибині одного метра збережеться 90%, або 90 одиниць; двометрової глибини досягне 81 одиниця випромінювання, тобто 90% від випромінювання на першому метрі глибини ($0,9 \times 90 = 81$), а триметрової – 72,9 одиниці ($0,9 \times 81 = 72,9$), чотирьох метрів – 65,6 і т. д.

Виявлено, що на 100-метрову глибину в океан проникає менше одного відсотка сонячної енергії від тієї, що надходить на поверхню. Прозорість океанічних вод помітно зменшується від екватора до полюсів і становить у різних частинах акваторії від декількох метрів до 66 м у Саргасовому морі та Бенгальській затоці, а також в морі Уделла.

Стосовно *забарвлення* морської води, то воно, по-перше, залежить, від вмісту завислих рослинних і тваринних організмів та інших речовин, що розсівають і поглинають світлові промені; по-друге, від умов відображення променів від поверхні води (хмарності, хвилювання, висоти спостереження). У тропіках колір океанічної води

ясно-голубий, північніше широти 40° він зелено-голубий, а в дельтах великих річок вода зелена й дуже каламутна.

Тиск з глибиною зростає на одну атмосферу через кожні 10 м глибини. Однак організми пристосувалися до життя в умовах від 0,3 атмосфер (в горах) до 1100 атмосфер у глибоководних западинах.

Густина морської води залежить від тиску, температури й солоності. Густина прісної води при 20°C становить 1 г/см^3 . Морська вода важча. При тій же температурі і солоності 35‰ її густина близька до $1,025 \text{ г/см}^3$. Охолоджуючись, вода стає важчою. Зокрема, густина морської води при температурі 20°C становить $1,028 \text{ г/см}^3$. Тиск також збільшує густину як прісної, так і морської води. На глибині 5000 м густина морської води зростає до $1,050 \text{ г/см}^3$.

Хімізм. Солоний смак морської води є найбільш характерною ознакою. Солоність називають сумарну кількість розчинених у морській воді речовин. Загальна кількість солей у Світовому океані, за даними В. Степанова (1983), становить $46,5 \times 10^{15}$ т. Близько 80% цієї кількості солей припадає на хлористий натрій – звичайну кухонну сіль. Загалом солоність 2/3 вод Світового океану становить від 34,7 до 35‰. Половина вод Тихого океану має солоність від 34,6 до 34,7‰. Водні організми надзвичайно чутливі до зміни солоності. Коливання солоності, зокрема, між солоними водами океану і солонуватими водами гирлових літоральних зон зумовлюють різко виражені флористичні й фауністичні (біотичні) межі. На рисунку 12.4 зображена гістограма, яка показує число кубічних кілометрів води із солоністю в інтервалах 0,1‰

Органічне життя характерне для всього спектра засолення природних вод – від слабомінералізованих вод північних річок і озер до водойм із самоосадовою сіллю. Прісні води за солоністю акад. О. Альокін (1970) поділяє на *ультрапрісні* (вміст солей $< 10 \text{ мг/л}$), *слабомінералізовані* (100–200), *середньої мінералізації* (200–500), *підвищеної мінералізації* (500–1000) і *високої мінералізації* ($>1000 \text{ мг/л}$).

У водах Світового океану 99,6% солей складаються з хлору, натрію, калію, магнію та сульфатів Ca і Mg. Вміст біогенних та інших важливих для живих організмів елементів, таких як фосфор, йод, залізо, разом з кальцієм, сіркою, вуглецем, становить менше від

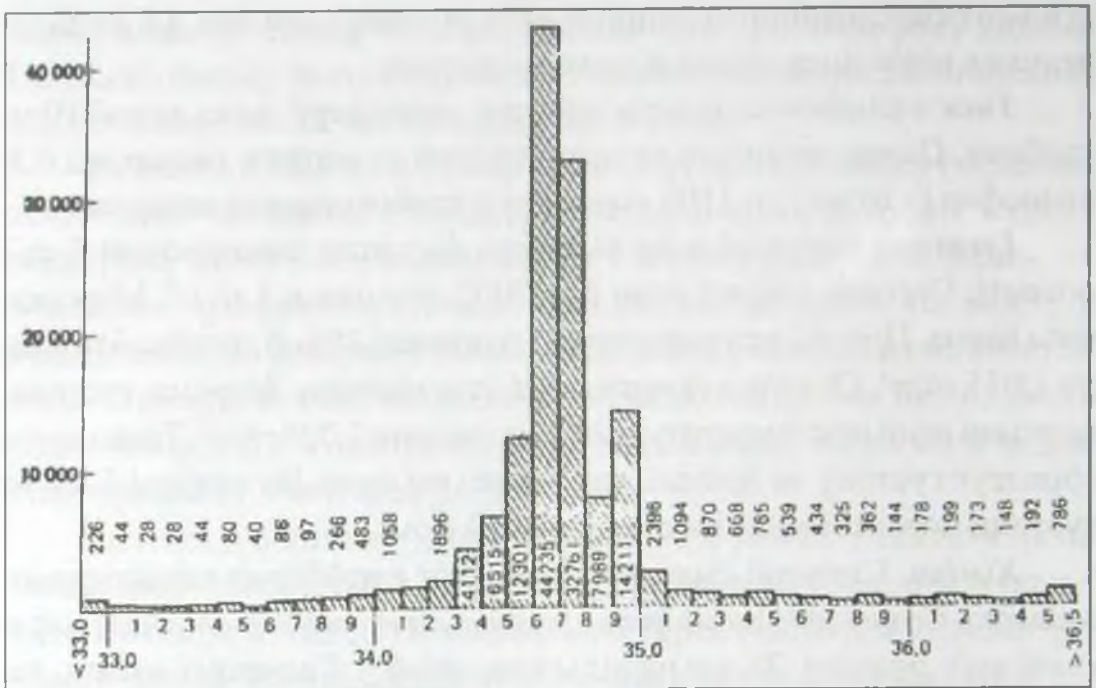


Рис. 12.4. Солоність вод Світового океану (Монтгомері)

0,1 мг/л води. А загалом розчинені органічні сполуки разом з живими мікроорганізмами не перевищують 2 мг/л води (табл. 12.1).

Таблиця 12.1. Сольовий склад морської води (Ч. Дрейк та ін.)

Компонент	Концентрація (г/кг)	Компонент	Концентрація (г/кг)
Хлор	19,353	Бікарбонат	0,142
Натрій	10,760	Бром	0,067
Сульфат	2,712	Стронцій	0,008
Магній	1,294	Бор	0,004
Кальцій	0,413	Фтор	0,001
Калій	0,387		

Як вуглець, а також водень і кисень, фосфор і азот відіграють важливу будівельну функцію у житті організмів. Фосфор і азот в морській воді головно наявні у складі фосфатів (PO_4^{-3}) і нітратів (NO_3^-), які перетворюють морські організми (здебільшого водорості) в органічні сполуки і трофічними ланками мандрують від організму до організму аж до вивільнення в глибоких шарах води внаслідок деструкції.

Відношення кількості атомів вуглецю до кількості атомів азоту й фосфору в більшості морських організмів засвідчує, що фосфор, азот і вуглець наявні у пропорції 1:15:80, але концентрація фосфатів і нітратів у морській воді значно менша від концентрації бікарбонатів (і карбонатів).

Отже, саме азот і фосфор, а не вуглець лімітують життєзабезпечення екосистем в океані (коли азот і фосфор вже вичерпані, вуглець ще залишається в значних кількостях).

Надзвичайно важливим показником якості води для живих організмів є вміст *розчиненого кисню*. Концентрація його зростає від екватора до полюсів. Адже в холодній воді кисень розчиняється значно ліпше, ніж у теплій.

Середній вміст кисню у водах Світового океану становить 5 мг/л води. Найменша концентрація кисню є у водах середніх глибин океану поблизу екватора – 0,3–0,5 мг/л, тобто майже на порядок менша від пересічної. У водах Північної Атлантики вміст кисню становить 6,6 мг/л і є одним з найвищих. За підрахунками Іваненкова (1979), фітопланктон Світового океану щорічно поглинає з атмосфери 55 млрд т, а виділяє в повітря 61 млрд т кисню. Отже, атмосфера Землі щорічно отримує додаткових 6 млрд т кисню. Однак збагачення атмосфери киснем не простежується тому, що, за даними В. Вульфсона (1969), на спалювання органічного палива щорічно витрачається 11–13% кисню від тієї кількості, яку щорічно виділяють рослини планети.

У поверхневих шарах океану наявна висока концентрація кисню як внаслідок розчинення атмосферного, так і надходження його внаслідок фотосинтезу фітопланктону. У процесі опускання поверхневих вод у глибини океану вони збагачуються завислими органічними частками, що утворилися у верхніх шарах океану. Розкладання органіки потребує багато кисню на хімічні реакції окиснення, денітрифікації і сульфат-редукції. Якщо надходження нових порцій води з високим вмістом кисню своєчасний, то кисень цілком забезпечує розкладання органіки. У деяких морях, зокрема в Чорному морі, швидкість оновлення глибинних вод настільки повільна порівняно зі швидкістю надходження органіки з поверхневих шарів води, що весь кисень витрачається на окиснення і виникають *анаеробні умови*. В цьому випадку розкладання органічної речовини відбувається з від-

новленням сульфатів, коли в морській воді утворюється сірководень. Така ж ситуація тимчасово простежується в Балтійському та інших морях, коли збагачені киснем води Північного моря з певних причин своєчасно сюди не надходять.

Акад. О. Карпінський стосовно значення води висловився так: *“Вода – це не просто мінеральна сировина, це не тільки засіб для розвитку промисловості й сільського господарства. Вода – це дієвий провідник культури, це сама кров, яка створює життя там, де його не існувало”*.

12.3. Біота Світового океану та закономірності її поширення

Навіть спрощене ознайомлення з чинниками, що впливають на живі організми океану, дає підставу твердити, що живі організми певною мірою за тривалий час змінюють довкілля свого існування. Морські організми є складовою біосфери – єдиної глобальної системи – і здатні, як це довів В. Вернадський, значною мірою змінювати природне довкілля.

У Світовому океані живуть представники всіх типів рослин і тварин, так само як і на суходолі. Світ мешканців водного середовища надзвичайно різноманітний: від одноклітинних рослин, невидимих неозброєним оком, до морських водоростей довжиною до 30 м і від мікроскопічних розмірів найпростіших до найбільших тварин – голубих китів. Однак ще більше вражає різноманітність форм життя та способів життєдіяльності організмів. Виникає запитання: яким чином біологам вдається впорядкувати інформацію про всіх цих мешканців океану? Це завдання розв’язують за допомогою такої науки, як систематика, або таксономія. Фахівці-систематики знаходять місце кожному організму в ієрархічній системі таксономічних одиниць від виду, роду, родини і до відділу рослин і типу тварин. Мешканці суходолу завдяки комахам, птахам і ссавцям налічують на порядок більше видів.

Багато видів морських організмів належать до дуже давніх, тобто реліктових форм. Водночас є немало нових форм, які утворилися в порівняно недавні геологічні періоди або ж вторинно перейшли жити

у водне середовище, зокрема, морські ссавці. Загальна кількість видів морських тварин – близько 100–120 тис. видів з 1,5 млн видів, відомих нині науці, а рослин – 18,5 тис. видів з 0,5 млн, що відомі науці.

За типами (відділами) морські організми розподіляються таким чином (тисяч видів):

Тварини:

Найпростіші – 13;

Губки – 6,5;

Кишковопорожнинні – 12;

Черви – 8;

Щупальцеві – 5,5;

Голкошкірі – 8;

Ракоподібні – 32;

Всього – 104.

Рослини:

Зелені водорості – 6,5;

Діатомові водорості – 6,5;

Бурі водорості – 1,2;

Червоні водорості – 2,3;

Синьо-зелені водорості – 1,5;

Вищі рослини – 0,5;

Хордові – 19;

Всього – 18,5.

Звісно, що ці цифри відносні, адже щорічно систематики описуються до 2 тис. нових видів рослин і тварин, серед яких морські організми посідають суттєву частину (рис. 12.5; 12.6).

За місцем у трофічних зв'язках біомасу морських організмів оцінюють таким чином (В. Богоров, 1970, млрд т сухої речовини): продуценти – 1,7; консументи – 32,5; редуценти – 0,1. На перший погляд видається, що в океані порушена закономірність щодо “трофічної піраміди чисел і мас”, про яку зазначали вище. Однак якщо брати до уваги те, що протягом року продуценти продукують не один-два врожаї, як на суходолі, а десятки тисяч, то все стає зрозумілим: маса продуцентів відноситься до маси консументів орієнтовно як 10 до 1.

Таксономічна класифікація є основою системи морської біоти, але вона не практична для екологічних досліджень, оскільки об'єднує в одну категорію види, які відіграють зовсім різну екологічну роль. Водночас у різних таксономічних категоріях розміщені тварини, які виконують однакову або дуже близьку екологічну функцію. *Екологічні одиниці – це групи видів з подібними найважливішими функціями в межах екосистеми.* З огляду на це угруповання організмів виділяють на підставі способу їх харчування й пересування, а також місця знаходження у товщі води. Не вдаючись у деталі, можна стверджувати, що в морських організмів є два головні місцезнаходження: морське дно – *бенталь*, а також товща води над ним – *пелагіаль*. Донні ор-

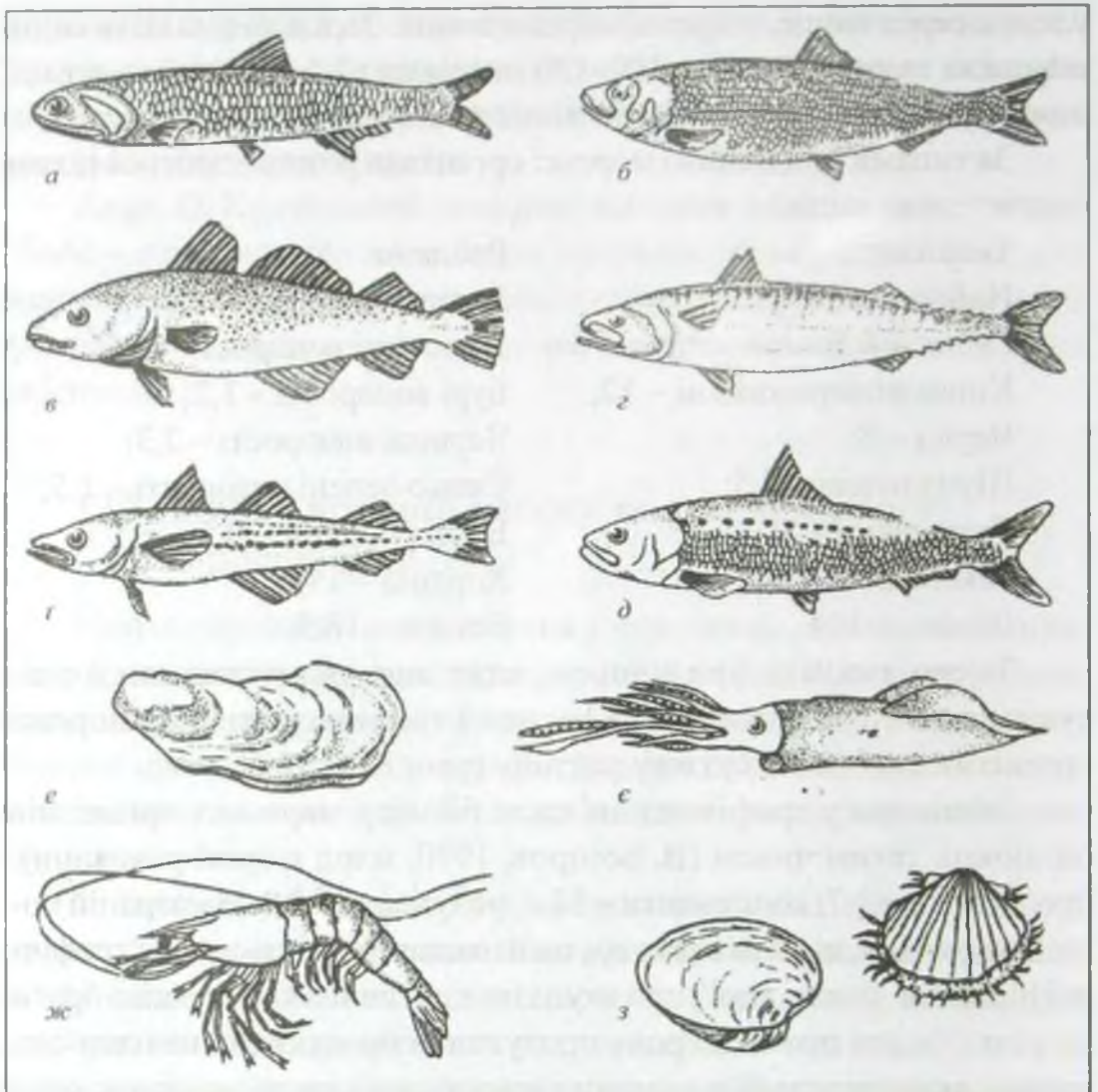


Рис. 12.5. Найважливіші в промисловому відношенні:

риби (а, д), молюски (е, е) та ракоподібні (з): а – перуанський анчоус; б – атлантичний оселедець; в – атлантична тріска; г – скумбрія; г – минтай; е – південноафриканська сардина; е – устриця; с – кальмар; ж – криветка; з – молюск з групи кламів і морський грєбінєць (С. Голт)

ганізми називають *бентосними*. Вони можуть жити або на поверхні дна (*епібіонти*), або в донних відкладах (*ендобіонти*).

Серед пелагічних організмів виділяють два найпоширеніші типи: *нектон*, який має власні засоби руху й активно плаває в будь-якому напрямку, зокрема й проти течії, і *планктон* – не здатний самостійно рухатися і тому дрейфує разом з морськими течіями. З поверхневою плівкою натягу води пов'язані такі групи організмів: *нейстон* – при-

урочені до поверхні натягу води; *плейстон* – напівпідводні форми, *гіпонеїстон* – живуть безпосередньо під плівкою натягу води.

Для підтримання життєдіяльності всім без винятку організмам потрібна енергія. Енергія Сонця шляхом фотосинтезу й енергія окиснення мікроорганізмів шляхом хемосинтезу є первинними, через які неорганічні речовини формують органічну речовину як автотрофних, так і гетеротрофних організмів.

Як бентосні, так і пелагічні форми організмів ведуть досить різноманітний спосіб життя. Зокрема, бентосні сидячі епібіонти прикріплюються до твердого субстрату, навіть до скали або до іншого

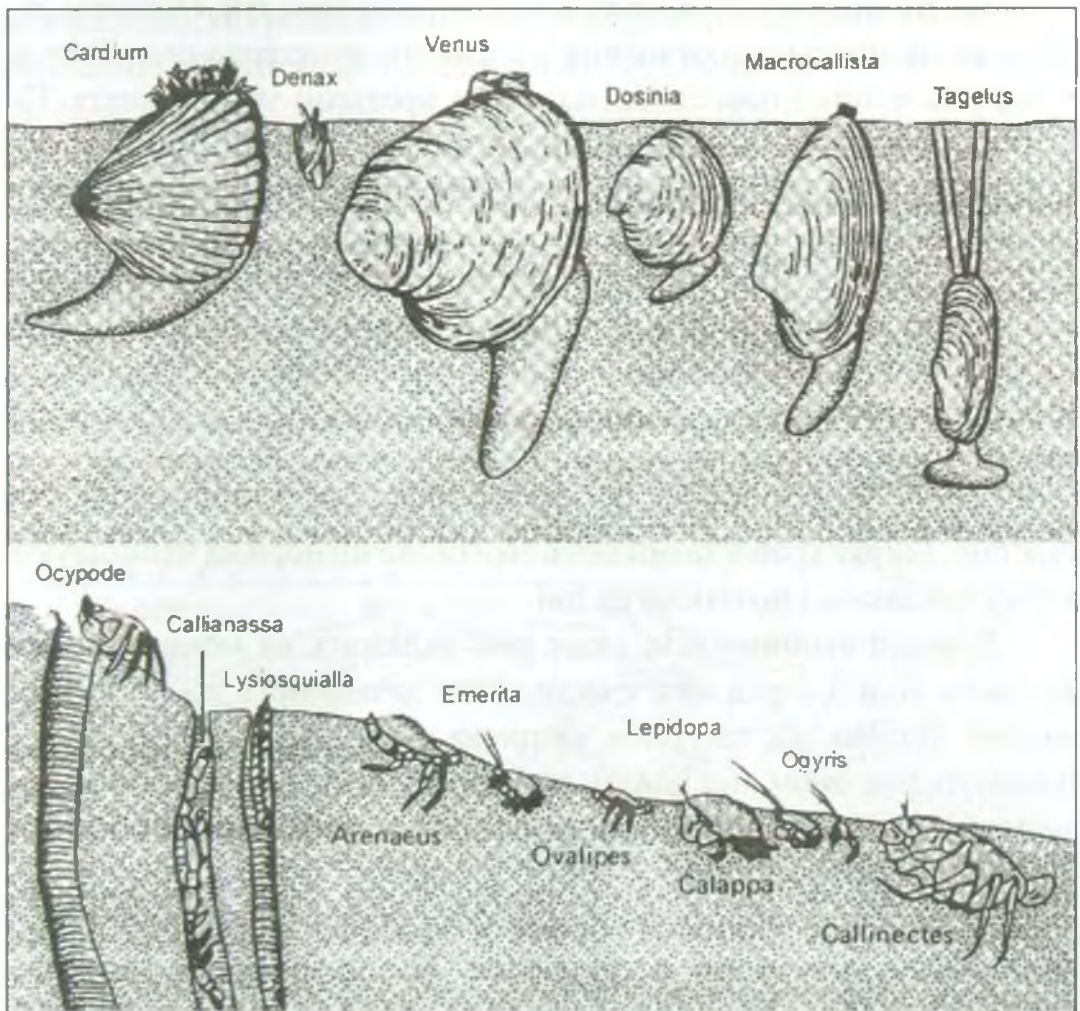


Рис. 12.6. Різні види кламів (вверху) і ракоподібних (внизу), що зарилися у пісок (В. Торсон)

морського організму. Такими є численні види вусоносих раків, коралів та інших тварин, а також багато видів водоростей. Інші епібіонти прикріплюються до субстрату за допомогою утворень, що подібні до кореня. До них належать більшість великих морських водоростей, мідії та інші організми.

Лежачі епібіонти живуть на морському дні, не прикріплюючись до нього. Це характерно для багатьох видів устриць, котрі досягають дорослої стадії. Багато з відомих морських безхребетних різноманітними способами повзають поверхнею морського дна або ж риють ходи в донних відкладах.

Морські організми, що живуть в різних умовах водного середовища, по-різному живляться й мають різні поведки. Особини деяких видів морських організмів населяють винятково одне й те ж місцеположення і поводяться однаково протягом усього життя. Це характерно, зокрема, для фітопланктону. Тварини ж багатьох видів, навпаки, систематично змінюють спосіб життя протягом усього життєвого циклу. Вони проходять личинкову стадію як *планктонні*. Перетворившись у дорослих особин, переходять до *нектонного* способу життя або ведуть себе як *бентосні* організми. Інші види мають нерухомі стадії або ж зовсім не проходять личинкової стадії. Окрім цього, дорослі особини багатьох видів час від часу мають різний спосіб життя. Наприклад, омари – *нектобентосні тварини* – можуть повзати на поверхні морського дна або плавати над ним на невеликій відстані. Багато крабів залишають свої безпечні нори на час пошуків корму плаваючи і повзаючи на дні.

Дорослі особини всіх видів риб належать до *нектонних* організмів. Але й серед них є види, яких зачисляють до *нектобентосних*. Наприклад, такі риби, як тріска або камбала більшість часу плавають над дном або лежать на ньому. Таких риб називають *демерсальними* (придонними), хоч і живляться вони лише на поверхні донних відкладів.

12.4. Морські екосистеми

Кожний організм живе не сам по собі, а пов'язаний з іншими організмами та водою, з її фізичними й хімічними параметрами,

чином потік органічних речовин замкнутий і консервативний, між живими компонентами системи в прямому й зворотному напрямках циркулюють одні й ті ж речовини, що безпосередньо належать до цієї системи або ж поповнюються з водного басейну. Потік речовини й енергії є здебільшого однонаправлений, а вся прихідна енергія в кінцевому підсумку розсіюється у вигляді тепла внаслідок механічних і хімічних процесів, що відбуваються у біосфері.

Біологічна складова екосистем (біоценоз) охоплює як живу, так і відмерлу речовину. Відмерла речовина розкладається на щонайменші частинки. Це однаково стосується туші мертвого кита і мікроскопічної бактерії. Органічні частинки, завислі у воді й зосереджені в донних відкладах, містять в собі великі запаси поживи. Деякі тваринні організми пелагічної зони харчуються винятково відмерлими рештками організмів, а для багатьох інших видів ці рештки становлять суттєву, іноді навіть значну частку раціону. Головними ж споживачами детриту або органічного мулу є донні (бентосні) організми.

Компоненти морської екосистеми подано у таблиці 12.2.

Таблиця 12.2. Компоненти морської екосистеми

Біотичні		Абіотичні	
Живі організми	Рослини	Вуглекислий газ	Фосфор Азот Кремній Інші біогенні елементи
	Тварини Бактерії	Поживні речовини	
Біогенні рештки	Органічний детрит	Кисень Вода	

Потоки речовини та енергії підтримуються такими головними біотичними процесами: фотосинтезом, харчуванням, відмиранням, регенерацією поживних речовин, диханням. Загальну кількість рослинної речовини, що утворилася внаслідок фотосинтезу за певний проміжок часу, називають *валовою первинною продукцією*, а рослин, які її синтезували, – *первинними продуцентами*. У відкритому океані вони продукують майже всю органічну речовину. У літоральній прибережній зоні важливу роль в її нагромадженні відіграють і суходільні наземні рослини.

За способом живлення виділяють кілька типів організмів: *рослиноїдні (травоїдні), плотоїдні (хижаки), трупоїдні, детритоїдні*

та ті, що розкладають органічну речовину до мінеральних форм, тобто *редуценти*. Рослиноїдні організми зосереджені переважно в пелагічній зоні, де вони живляться діатомеями та іншим фітопланктоном. На міліні такі організми “випасають” зарослі макрофітів та синьо-зелених водоростей, що прилипли до дна та проникли в донні відклади. Вище в трофічній піраміді розташовані хижаки, що нападають на інших, здебільшого менших тварин.

Справжніми хижаками є гладкі кити, що поглинають безліч дрібних тваринних організмів. Трупоїди поїдають тіла мертвих організмів, поповнюючи свій раціон також іншою поживою. До них належить багато безхребетних тварин, таких як голкошкірі, молюски, краби. Для багатьох тварин їжею є органічний детрит і дрібні тварини морського ґрунту. Організми-редуценти – це головню бактерії, що розкладають органічну речовину і повертають мінеральні сполуки у воду і ґрунт.

З екологічного погляду розглядають два види смерті: коли певний організм гине в зубах хижака і хімічні речовини миттєво ним засвоюються; коли настає “природна” смерть і відмерла речовина тільки через певний, іноді досить тривалий час долучається до біологічного колообігу за допомогою організмів-редуцентів. Важливу групу процесів охоплює *регенерація поживних речовин*, у процесі якої організми перетворюють складні органічні речовини в хімічно простіші сполуки, які з води засвоюють рослини. До скосистемних процесів належить *дихання*, за допомогою якого тварини й рослини використовують кисень.

Біологічна взаємодія, зумовлена споживанням їжі, належить до головних екологічних процесів. Організми, пов’язані харчовими зв’язками, утворюють трофічну піраміду, трофічні рівні та трофічні ланцюги або ланки. Важливі показники стосуються біомаси організмів у певній тривимірній водній екосистемі, а також кількості видів, їхньої динаміки тощо. Все це залежить від поєднання екологічних чинників. Оскільки ці чинники змінюються “від місця до місця” морської акваторії, то й змінюється продуктивність водного середовища. До районів високої продуктивності належать *континентальні шельфи* та ділянки відкритого океану, де внаслідок *апвелінга* (підняття глибинних вод) відбувається збагачення поживними речовинами.

Мілководні шельфи ліпше освітлюються і прогріваються, сюди на-самперед потрапляють річкові води, збагачені органікою, залучаються біогенні елементи з морського дна.

У відкритому океані площа акваторій з високою продуктивністю незначна. Відкритий океан є своєрідною *морською пустелею*. Це зумовлено тим, що для величезної площі акваторії Світового океану характерний є антициклональний колообіг води, в процесі якого поверхневі води опускаються в глибину. Найбільшою продуктивністю характеризуються води помірних широт, південна межа яких збігається переважно з широтою 50° обох півкуль. Але із просуванням у високі широти продуктивність вод знижується внаслідок зниження температури й погіршення освітлення, зважаючи на низьку висоту Сонця. Особливо продуктивними є райони прибережного апвелінга в зоні пограничних течій у східних частинах океанів вздовж берегів, зокрема поблизу Перу, Сенегалу та південно-східної частини Африки. Порівняно висока продуктивність простежується в екваторіальних районах завдяки ефектам турбулентності постійних течій. Продуктивність океанічних вод характеризується також сезонною динамікою.

У межах вод Світового океану можна виділити безліч конкретних угруповань живих організмів, які належать до різних типів. Взаємовідносини між організмами в морських угрупованнях можна простежити на прикладі таких аквабіоценозів: коралового рифа, скельного угруповання, угруповання замуленого дна літоральної зони та глибоководної западини.

Коралові рифи. Тут формуються угрупованням морських організмів, серед яких *едифікаторну* (визначальну) роль відіграють корали і червоні водорості. Суттєва особливість рифового угруповання полягає в його здатності швидко будувати тверду основу і завдяки здатності коралів створювати тверді кам'янисті скелети з карбонату кальцію. Ця здатність коралів визначається обов'язковим взаємовигідним і взаємозумовленим зв'язком з бурими водоростями. Інша група організмів охоплює різновидності червоних водоростей, скелети яких утворюють тверду кірку з карбонату кальцію. Ця кірка об'єднує в одне ціле те, що в іншому випадку не мало б форми коралів. Надалі риф виконує роль господаря щодо багатьох видів рослин і тварин,

котрі використовують сприятливі умови теплого моря, якщо вони знаходять собі тут захист від ударів хвилі. Коралові атоли певною мірою нагадують колки в азійській степовій зоні, які приурочені до овальних понижень рельєфу зі своєрідними біоценозами.

Коралові рифи характеризуються винятковою своєрідністю за кількома ознаками: як геологічне тіло, як геоморфологічне утворення і як біоценоз. До речі, поняття “біоценозу” вперше було використане для позначення сукупності живих організмів устричних банок. В науці відомо понад 5 тис. рифоутворювальних коралів, з яких найпоширенішими є всього 15–20 видів, зокрема, таких родів, як Акропора, Рорітес, Фавія, Стілофора та ін. Досі вважали, що корали дуже вимогливі до умов існування: вони не селяться у водах з температурою нижче ніж 20,5°C, у забруднених водах, а також на глибинах понад 50 м, бо слабка освітленість не дає змоги розвиватися водоростям, з якими вони перебувають у симбіозі.

На рифах поселяються також м'які корали, морська трава таласія, а також мангрові види, представлені деревами й чагарниками родів Ризофори й Авіценії. Планктонне населення рифів є поживою для коралів. Значну частину планктону становить ікра риб та личинки багатьох інших рифолюбних видів. Більшість риб тут мають строкате забарвлення і плоску форму, яка дає їм змогу легко маневрувати серед “заростей” поліпів. У рифах водиться багато дрібних риб, які є поживою для великих. Великі риби живляться й коралами. Тут водиться риба-папуга, яка одержала назву завдяки зелено-коричневому забарвленню, а також морська жаба. Завдяки мімікрійному забарвленню вона є непомітною на будь-якому тлі. Цікаві захисні пристосування має також риба діодон (голкопуз), яка в небезпеку може надуватися до кулеподібної форми, а її тіло вкриватися голками, що стирчать у всі боки.

Велика біологічна продуктивність коралових угруповань продукує значну масу мертвої органіки, яку споживають інші організми біоценозу. Водночас це приваблює багатьох тварин з пелагіалі, зокрема хижаків – акул. В лагунах трапляються дельфіни, які знаходять тут для себе багато поживи. Бентос коралових рифів представлений різними моллюсками – від барвистих мурексів і олів до гігантських тридактн, маса окремих особин яких може сягати 300 кг. З голкошкі-

рих багато представників морських зірок і голотурій. Морська зірка, або “терновий вінок”, спустошує рифи, поїдаючи багатьох представників інших типів організмів. Кораловий риф у концентрованому вигляді демонструє взаємозумовленість і взаємозв’язок як в середині біоценозу між живими організмами, так і між живою й неживою природою загалом.

Скельні угруповання живуть на незначній глибині, в добре освітленій, (здебільшого спокійній) воді. Скельне дно покрите двох- чи трьохсантиметровим шаром відкладів. В угрупованні переважають губки, зелені водорості і молюски, риючі тварини трапляються дуже рідко. Тканини зелених водоростей відмирають, і на морське дно сипиться дрібний пісок з карбонату кальцію, який містить ці тканини. У пісок стираються також скелети відмерлих молюсків. Однак акумуляція цих донних відкладів не простежується, бо хвилі та морські течії виносять ці відклади далеко в море. Створюється своєрідний баланс між утворенням і виносом донних відкладів. Таким чином підтримуються умови для розвитку губок та інших організмів, яким необхідний твердий субстрат для кріплення.

Угруповання *замуленого дна*, на відміну від попереднього біоценозу, складається з тварин, які риють нори, а також фільтрують мул, поїдають донні відклади і, звичайно, хижаків, що живляться усіма іншими тваринами. Нагромадження мулу в таких біоценозах відбувається швидше, ніж його винос хвилями і течіями у відкрите море. Життя характерне для усїєї океанічної товщі. З глибиною температура води знижується, а тиск зростає, світла тут майже немає.

У *глибоководних западинах* тварини позбавлені забарвлення, вони або прозорі, або червоні. Деякі кальмари, каракатиці, ракоподібні, риби мають власне джерело світла. Для виживання в цих екстремальних умовах, де обмаль їжі і розріджене життя, у багатьох видів тварин виробилися спеціальні пристосування. Тут живе група тварин, так званих “великих гортаней”, у яких роти розкриваються, а шлунки розтягаються так, що вони можуть проковтнути рибу, що втричі більша за них самих. На глибинах понад 5–6 км є сліпі риби протуліди, які мають родичів у водах підземних печер. Один з видів риби-вудильщика веде себе як типовий “альфонс”. На великих глибинах знайти особину іншої статі надзвичайно важко. Якщо молодий

самець зустрічає самку, то він хапає її зубами і не розкриває щелеп доти, поки його рот не зростеться з її тілом. Після цього всі органи самця, за винятком статевих, атрофуються. І надалі самка змушена його годувати за те, що він запліднює її ікру.

Глибоководні хемобіотичні екосистеми. Під час розгляду питання щодо процесів, які забезпечують життя на Землі, насамперед зазначають про продуцентну функцію фотосинтезу, внаслідок якого забезпечується продукування понад 99% первинної органічної речовини. Роль хемосинтезу в утворенні біомаси незначна, адже таким шляхом формується менше від 1% первинної продукції.

Дослідження морських глибин протягом останніх десятиріч дають підставу для переоцінення цього співвідношення. Адже дослідження морського дна в багатьох місцях дало змогу виявити на значних глибинах (2–3 км і глибше) виходи геотермальних вод, до яких приурочені невідомі раніше угруповання живих організмів. Температура таких вод може сягати 350–400°C, але завдяки високому тиску перебувати в рідкому стані. Виходи геотермальних вод можуть бути приурочені й до своєрідних веж – утворень, що нагадують псевдовулкани на суходолі, тільки більші розмірами. Основа кратера сягає в діаметрі понад 200 м, а висота – до 70 м. Крім діючих, є чимало згаслих кратерів і не тільки високотемпературних, а й холодних. Вода, що викидається з океанічних глибин, позбавлена кисню і нітратів, але насичена сірководнем, зокрема аніоном HS^- . Випадання сірки та інших речовин внаслідок охолодження води надає їй чорного кольору. Шлейфи цих речовин, спричинені течіями, простежуються на десятки метрів, що дало підставу називати такі вежі “чорними курцями”. Холодні вулкани не утворюють кратерів та шлейфів і тому одержали назву “білих курців”. До всіх цих впливів вод, збагачених сірководнем, приурочені особливі біоценози, основу трофічної піраміди яких утворюють угруповання бактерій, які споживають сірку автотрофних бактерій і формують “хемобіоту”.

Відомо вже понад 500 видів глибоководних організмів, залежних від сіркобактерій, які утворюють своєрідні глибоководні “океанічні оазиси життя”. Біомаса організмів у таких оазисах на глибині 3 км може сягати до 40–60 кг на 1 м³, тоді як поза їхніми межами вона не перевищує декількох грамів.

Місць виливів сірководневих вод поки що виявлено мало – всього кілька десятків, а кількість видів не перевищує 250. Серед цієї кількості видів виявлено ендемічні роди, родини, навіть класи. Близько третини видів припадає на частку *багатоцiтинкових червiв* (полiхет), зокрема, на так званих “помпейських червiв”, що живуть у трубках. Далі за різноманітністю видів тут поширені червононогі молюски, веслоногі рачки, десятиногі раки, двостулкові молюски та особливий клас – *вестиментифери*. Це тварини, подібні на червiв, поселені в трубках тварин, що не мають кишковика, а існують завдяки симбіотичним бактеріям, які споживають сполуки сірки.

Отже, все населення Світового океану на підставі походження органічної речовини, яку воно споживає, можна поділити на *фотобіос* і *хемобіос*. Хемобіос не залежить від сонячної енергії, але залежить від кисню, що використовується для окиснення мінеральної речовини. А кисень, як відомо, має фотосинтезне походження.

Що стосується “*поширення гiдротермального вента*” (так вчені називають *хемотрофні донні угруповання*), то тут зроблено перші кроки – виявлено декілька десятків виливів сірководневих вод у різних частинах Світового океану. Просторова ізоляція таких “оазисів життя” дає підставу сподіватися на відкриття нових ендемічних видів організмів та їхніх глибоководних угруповань.

12.5. Екосистеми Чорного й Азовського морів

Палеогеографічна історія формування Чорного й Азовського морів, які омивають територію України з півдня, триває понад 30 млн років. Раніше на їхньому місці існував великий морський басейн – океан Тетіс. Кайнозойське горотворення, що було 3–7 млн років тому, підняло з дна океану гірські масиви Альп, Карпат, Кримських гір, Кавказу, Копетдагу, Паміру та інших систем і розчленувало їх на окремі солонуваті басейни. Одним з таких басейнів став Сарматський, який об’єднував нинішні Чорне, Азовське й Каспійське моря. Через 2–3 млн років він з’єднався з океаном і утворив Меотичне море. Через 11,0–1,5 млн років зв’язок з океаном перервався і утворилося майже прісне Понтичне море-озеро.

Приблизно півмільйона років тому опріснений басейн на місці трьох морів одержав назву Давньоевксинського і загалом нагадував

контури сучасних Чорного і Азовського морів, які мали зв'язок з Каспійським. Через 300–500 тис. років цей басейн з'єднався з солоним Середземноморським і в палеогеографічній літературі одержав назву Карангантського моря. Орієнтовно 20 тис. років тому зв'язок цей знову перервався і море опріснилося талими водами останнього льодовика, одержавши назву Новоевксинського моря-озера.

Новітній період “життя” морів розпочався 9–7 тис. років тому внаслідок утворення проток Босфор і Дарданели та поновлення зв'язку з Середземноморським басейном. Це спричинило засолення вод і поступове проникнення в них морських організмів, що триває і в наш час.

Чорне море

Абіотичне середовище. Чорне море – одне з найглибших внутрішніх морів, глибина якого сягає 2245 м. Площа моря перевищує 422 тис. км², а об'єм – 547 тис. км³. Щоб заповнити цю западину, найбільшій річці басейну Дунаю – потрібно 2700 років. Прихідна частина водного балансу складається з річкового стоку (310 км³/рік), атмосферних опадів (230), надходжень поверхневих азовських вод (48) і природних середземноморських (175), що в сумі становить 763 км³/рік. Витратна частина складається з випаровування (360 км³/рік), витоку поверхневих вод у Мармурове море (360), витоку придонних вод в Азовське море (до 34), що в сумі становить 754 км³/рік.

Солоність вод Чорного моря на поверхні становить 17–18‰, зростаючи на глибині 80 м до 19–20‰, а в придонних горизонтах – до 22–22,5‰. Вода Чорного моря опріснюється головно внаслідок стоку таких найбільших річок, як Дунай (204 км³/рік) та Дніпро (48 км³/рік). Від впливу вод цих річок формується якість морської води, її хімічний склад і стан біоти. Твердий стік Дунаю становить 85 млн т, з яким у море потрапляють різноманітні речовини-забруднювачі. Зокрема, за даними В. Романенка (2001), з дунайською водою в море щорічно надходить до 250 тис. т азоту, 50 тис. т фосфору, 206 тис. т нафти, 48 тис. т детергентів, 12 тис. т цинку та багато інших забруднювачів. Після аварії на ЧАЕС 1986 року зі стоком Дніпра в Чорне море надходять радіонукліди ¹³⁷Cs і ⁹⁰Sr, що суттєво погіршило екологічну ситуацію.

Температурний режим поверхневих вод влітку змінюється від 27–28°C біля берегів до 22°C у центральних частинах моря. З глибиною температура знижується, а з глибини 150–200 м і до дна є сталою (близько 9°C). Взимку поверхневі води сильно охолоджуються і в північних районах температура може знижуватися до -1,4°C, спричиняючи льодовий покрив. На інших ділянках акваторії моря на поверхні зберігається температура 8–9°C.

Газовий склад чорноморських вод – це окреме питання. Адже слабе перемішування вод призводить до застійних процесів, що спричиняють дефіцит кисню у глибинних горизонтах. Рештки органічних речовин не окислюються і нагромаджуються в донних відкладах, сприяючи виділенню сірководню. Такі донні відклади можуть містити до 35% органічних речовин. Вони у процесі висихання можуть горіти, як сапропелі. З усієї маси чорноморської води лише 13% має достатню кількість розчиненого кисню для існування живих організмів. Решта 87% морських вод непридатні для життя, зважаючи на насиченість сірководнем (крім сіркобактерій). За 60-річний період спостережень у північно-західній частині моря верхня межа сірководневого горизонту була постійною і становила 120 ± 10 м. Правда, деякі вчені вважають, що викиди метану з мікровулканів на морському дні можуть спричинити в час землетрусів підняття сірководню на поверхню і вибухову реакцію у разі з'єднання з атмосферним киснем. Інші вчені такий розвиток подій категорично заперечують.

Біота Чорного моря. Органічний світ Чорного моря налічує 4373 види і внутрішньовидових гідробіонтів. Серед них Ю. Зайцев (1988) виділяє 25 родів бактерій, 175 видів грибів, 471 – планктонних водоростей, 1061 – планктонних безхребетних, 346 – водоростей в макрофітобентосі, 159 – вищих водяних рослин, 497 – безхребетних в мейобентосі, 875 – безхребетних у макробентосі, 154 – риб і 4 – морських ссавців. Описано також 264 види паразитів морських і прісноводних організмів. Щорічна продуктивність рослин кисневого горизонту (до глибини 100–200 м) сягає близько 2 млрд т, що становить 48 т/га морської акваторії. У північно-західній частині Чорного моря біомаса літнього планктону сягає 400–800 мг/м³. У цій частині моря біомаса, фітопланктону завжди більша, ніж біля берегів Криму, Кавказу чи в центрі. Це пояснюють виносом біогенних

елементів стоком Дунаю. Так характеризують і біомасу донних макрофітів. Серед яких особливе місце посідає червона водорість філофора, яку 1908 року відкрив С. Зернов і з якої виготовляють агар-агар – речовину, яку використовують у косметичній та харчовій промисловості.

У біопродуктивності фітопланктону простежують два максимуми – осінньо-зимово-весняний, коли розвиваються діатомові водорості, та літній – у період розмноження перидиніума. У прибережних зонах і затоках планктон значно рясніший, ніж у внутрішніх частинах моря. З глибиною його кількість зменшується і на межі із сірководневим горизонтом зникає цілком.

Розподіл донної фауни від нульової відмітки до глибини 200 м вперше з'ясував С. Зернов (1912), який описав вісім типів біоценозів бентосу й опублікував біогеографічну картину морського бентосу. Продовжив біогеографічні дослідження С. Зернова український гідробіолог Ю. Зайцев. Ось як він характеризує один з морських біоценозів (1998): *“Густі зарості філофори заввишки до 1 метра перетворилися у величезне угруповання (біоценоз) десятків видів тварин – губок, молюсків, бокоплавів, креветок, крабів та інших безхребетних, а також риб. Бо для одних філофора – пожива, для других – місце нересту, для третіх – місце зимівлі, для четвертих притулок, а для усіх тварин – джерело кисню. І що дивно – більшість постійних мешканців заростей філофори відрізняються інтенсивним червоним забарвленням. Це червоні черепашки, червоні креветки, краби, бички тощо”*.

Бентос головно представлений мідіями, устрицями, рапанами, креветками. Інші види безхребетних представлені не так широко. У шельфовій зоні біомаса бентосу становить від 20 до 100 г/м², а в місцях скупчення перевищує ці показники.

Порівняно із Середземним морем чорноморська іхтіофауна бідніша (154 види). Вона складається переважно із середземноморських мігрантів (105 видів), які не дуже вимогливі до солоності води. Такими з літоральних риб є, зокрема, 2 види ската (хвостокіл і шипуватий), султанка (бараболя), смугастий йорж, кефалі; з пелагіальних – анчоус



С. О. Зернов
(1871–1945)



Ю. П. Зайцев
(нар. 1924)

(хамса), скумбрія (макрель), акула-колюча (“катрак”), яка тут досягає всього 1 м довжини. Значну групу становлять чорноморсько-каспійські релікти, зокрема, оселедці та різні види бичків (чорний, гонець, кругляк, цуцик). Ще одну групу утворюють фактично прісноводні види – щука і судак.

До головних промислових риб Чорного моря належать акула колюча, мерланг, калкан, осетр, хамса, шпрот, ставрида. До 1940 р. в Чорному морі виловлювали 86 тис. т. риби. У 1998 р Україна заготовляла 34,3 тис. т. рибної продукції (ліміт – 65,6 тис. т.). З інших морепродуктів заготовляють мідію, червоногого молюска рапану, невелику кількість філофори та інші види.

Морські ссавці в Чорному морі представлені трьома видами. Найчисленнішим є звичайний дельфін, або дельфін білобокий (*Delphinus delphis*), довжиною 1,5–2,0 м. Він водиться здебільшого у відкритому морі й дуже рідко наближається до берегів. Косяки цих морських тварин налічують іноді сотні особин, поїдаючи переважно дрібну рибу. Дельфін пихтун (*Phocaena relicta*), який зберігся тут, мабуть, з евксинських часів, живе біля берегів та гирл річок. Живиться він дрібною природною рибою, тому мігрує разом з нею в Азовське море, а взимку назад у Чорне море. Третій вид – дельфін-афаліна, як і дельфін білобокий, є космополітом, водиться поблизу прибережної смуги і полює за придонною рибою здебільшого вночі.

До середини ХХ ст. у Чорному морі налічували до 2,5 млн дельфінів. У 1966 їх кількість не перевищувала 500 тис., тоді промисловий вилов був заборонений. Наприкінці минулого століття кількість дельфінів не перевищувала 100 тис. особин. Найважливішою причиною зменшення кількості дельфінів є забруднення вод токсичними речовинами.

Азовське море

Абіотичне середовище. Азовське море – одне з найменших внутрішніх морів. Його площа 39,1 тис. км². Водночас воно й наймілкіше – максимальна глибина становить 14,5 м, а глибини 5–10 м займа-

ДОДАТКИ

- Рис. 1–9 Экологические очерки о природе и человеке / Пер. с нем. Н. Б. Зборик, М. К. Федоренко, Н. В. Хмелевский; Под ред. Б. Гржимека. М., 1988.
- Рис. 10–15 *Кукурудза* С. І. Біогеографія. Лабораторний практикум. Львів, 2000.
- Рис. 16–31 *Лопатин* И. К. Зоогеография. Мн., 1989.





Рис. 1. Хребетні Африки і Мадагаскару

Риби: 1 – кистепера риба латимерія (*Latimeria chalumnae*). **Плазуни:** 2 – змія клеопатри (*Naja haje*); 3 – крокодил нільський (*Crocodylus niloticus*). **Птахи:** 4 – марабу (*Leptoptilos crumeniferus*); 5 – сип білоголовий (*Syps fulvus*); 6 – страус (*Struthio camelus*); 7 – журавель віщенокосий (*Balericia pavonina*); 8 – китоголов (*Balaeniceps rex*); 9 – секретар (*Sagittarius serpentarius*); 10 – чапля єгипетська (*Bubuleus ibis*). **Ссавці. Хоботні:** 11 – слон африканський (*Loxodonta africana*). **Носороти:** 12 – носоріг білий (*Ceratotherium simum*); 13 – носоріг чорний (*Diceros bicornis*). **Беремоти:** 14 – беремот (*Hippopotamus amphibius*). **Трубкозуби:** 15 – трубкозуб (*Orycteropus afer*). **Парнокопитні:** 16 – газель справжня (*Gazella gazella*); 17 – газель доркас (*Gazella dorcas*); 18 – сернобик капський (*Oryx gazella*); 19 – жирафа (*Giraffa camelopardalis*); 20 – антилопа кінська (*Hippotragus equinus*); 21 – окані (*Ocaria johnstoni*); 22 – куду великий (*Tragelaphus strepsiceros*); 23 – буйвол кафрський (*Syncerus caffer*); 24 – антилопа гну смугаста (*Connochaetus taurinus*); 25 – антилопа кана (*Taurotragus oryx*). **Непарнокопитні:** 26 – зебра бурчелова (*Equus burchelli*). **Напівмавпи:** 27 – лемур катта (*Lemur catta*); 28 – руконожка, або ай-ай (*Daubentonia madagascariensis*). **Комаходні:** 29 – тенрек смугастий (*Henicentetes semispinosus*). **Мавпи:** 30 – магот (*Macaca sylvana*); 31 – павіан анубіс (*Papio anubis*); 32 – мартішка зелена (*Cercopithecus aethiops*). **Людиноподібні мавпи:** 33 – горила (*Gorilla gorilla*); 34 – шимпанзе (*Pan troglodytes*). **Хижаци:** 35 – гепард (*Acinonyx jubatus*); 36 – лев (*Panthera leo*); 37 – тигна смугаста (*Hyaena hyaena*); 38 – леопард (*Panthera pardus*). **Китоподібні:** 39 – дельфін-білобочка (*Delphinus delphis*)



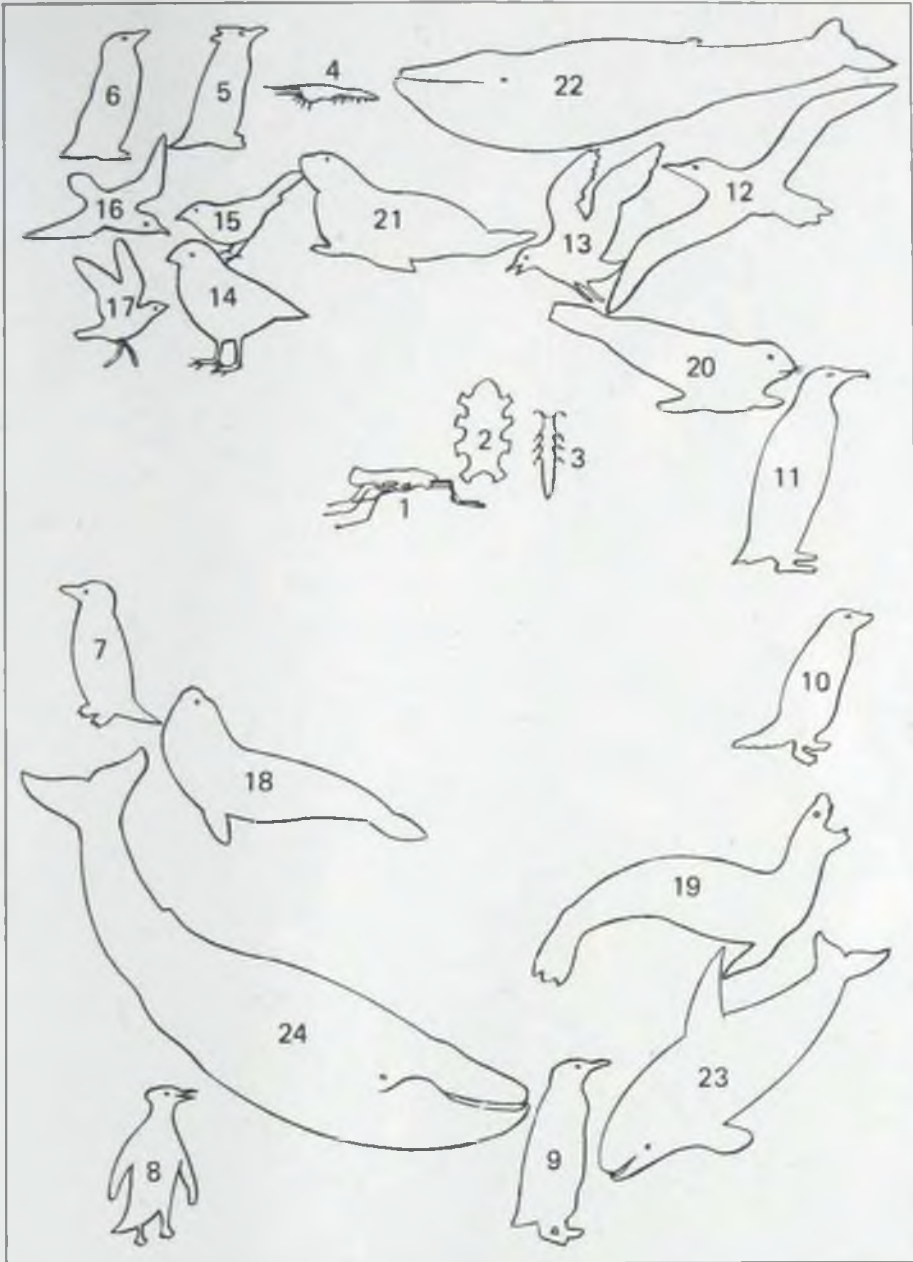


Рис. 2. Тваринний світ Антарктиди

Безхребетні: 1 – комар-дергун (*Chironomidae*); 2 – тихохідка (*Macrobiotus hufeland*); 3 – ногохвістка (підклас *Collembola*); 4 – криль (*Eurhousia superba*). **Птахи:** 5 – пінгвін золоточубий (*Eudyptes chrysolophus*); 6 – пінгвін Магеллана (*Spheniscus magellanicus*); 7 – пінгвін антарктичний (*Pygoscelis antarctica*); 8 – пінгвін пречудовий (*Megadyptes antipodes*); 9 – пінгвін королівський (*Aptenodytes patagonica*); 10 – пінгвін Аделі (*Pygoscelis adeliae*); 11 – пінгвін імператорський (*Aptenodytes forsteri*); 12 – альбатрос мандрюючий (*Diomedea exulans*); 13 – поморник (*Stercorarius skua*); 14 – ржанка біла (*Chionis alba*); 15 – коник антарктичний (*Anthus antarctica*); 16 – буревісник Магеллана (*Pelecanoides magellani*); 17 – качурка строкатонoga (*Oceanites oceanus*). **Ссавці. Тюлені:** 18 – тюлень Росса (*Ommatophoca rossi*); 19 – леопард морський (*Hydrurga leptonyx*); 20 – тюлень крабоїд (*Lobodon carcinophagus*); 21 – тюлень Уеддела (*Lerionchoies weddelli*). **Китоподібні:** 22 – фінвал (*Balaenoptera physalus*); 23 – касатка (*Orcinus orca*); 24 – кит голубий (*Balaenoptera musculus*)



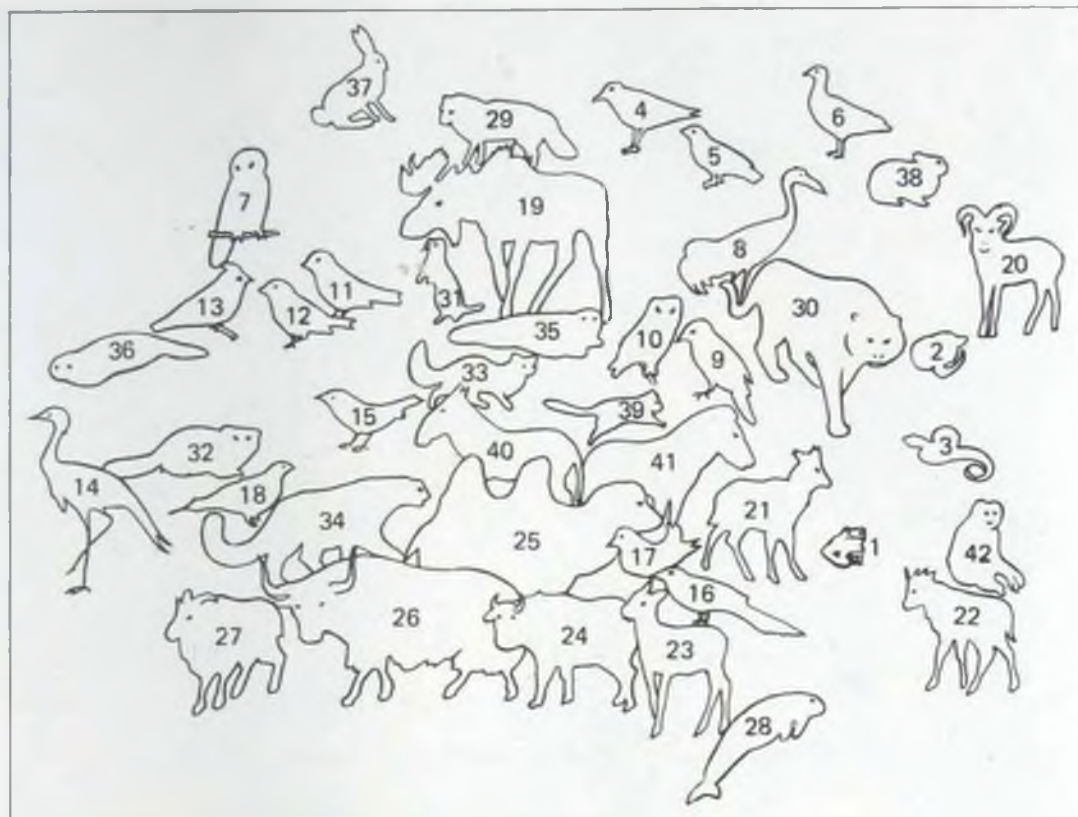


Рис. 3. Хребетні Східної частини Палеарктики

Земноводні: 1 – жаба веслонога (*Rhacophorus*). **Плазуни:** 2 – гадюка звичайна (*Vipera berus*); 3 – щитомордник Паласса, або східний (*Agkistrodon halys*). **Птахи:** 4 – пісочник ісландський (*Calidris canutus*); 5 – куріпка тундрова (*Lagopus mutus*); 6 – казарка червонозоба (*Branta ruficollis*); 7 – сова довгохоста (*Strix uralensis*); 8 – журавель маньчжурський (*Grus japonensis*); 9 – дятел трипалий (*Picoides tridactylus*); 10 – сич мохнатоногий (*Aegolius funereus*); 11 – черевниця звичайна (*Caprodacus erythinus*); 12 – шишкар-сосновик (*Loxia pytyopsittacus*); 13 – омельюх (*Bombycilla garrulus*); 14 – журавель степовий (*Anthropoides virgo*); 15 – сойка саксаульська (*Podoces panderi*); 16 – сорока блакитна (*Cyanopica cyana*); 17 – качка мандаринка (*Aix galericulata*); 18 – рябок білочеревий (*Pterocles alchata*). **Ссавці. Парнокопитні:** 19 – лось (*Alces alces*); 20 – баран сніговий (*Ovis himalaicus*); 21 – горал (*Nemorhaedus goral*); 22 – серау, або буйвол суматранський (*Capricornis sumatraensis*); 23 – кабра (*Moschus moschiferus*); 24 – такін (*Budorcas taxicolor*); 25 – верблюд двогорбий (*Camelus bactrianus*); 26 – як (*Bos mutus*); 27 – тар (*Dugong dugong*). **Сирени. морські корови:** 28 – дюгонь (*Dugong dugong*). **Хижак:** 29 – песець (*Lepus lagopus*); 30 – тигр амурський (*Panthera tigris altaica*); 31 – горностаї (*Mustela erminea*); 32 – манул (*Otocolobus manul*); 33 – соболь (*Martes zibellina*); 34 – барс сніговий (*Uncia uncia*). **Тюлені:** 35 – нерпа байкальська (*Phoca sibirica*); 36 – тюлень каспійський (*Phoca caspica*). **Зайцеподібні:** 37 – засць-біляк (*Lepus timidus*); 38 – піщуха північна (*Ochotona hyperborea*). **Гризуни:** 39 – летяга (*Pteroinys volans*). **Непарнокопитні:** 40 – кулай (*Equus hemionus*); 41 – кінь Пржевальського (*Equus przewalskii*). **Мавпи:** 42 – японська макака (*Macaca fuscata*)





Рис. 4. Тваринний світ зони Уолеса й Австралії

Риби: 1 – солодкогуб (*Plectorhynchus goldmani*); 2 – довгоноса риба-метелик (*Chelmon rostratus*); 3 – риба-ангел (*Pomacanthus semicirculatus*); 4 – щітинозуб (*Chaetodon ephippium*); 5 – групер крапчастий (*Epinephelus cyanostigma*); 6 – спиноріг смугастий (*Balistapus undulatus*); 7 – коник-ганчірник (*Phyllopteryx eques*). **Плазуни:** 8 – плоскохвіст великий (*Laticauda semifasciata*); 9 – варан коморський (*Varans komodensis*); 10 – черепаха змієшийна (*Chelodina longicollia*); 11 – молах (*Moloch horridus*); 12 – тупохвіст (*Tiliqua rugosa*); 13 – гатерія, або гутатара (*Sphenodon punctatus*). **Птахи:** 14 – какаду молуцький (*Kakatoe moluccensis*); 15 – птах райський лускатий (*Pteridophora alberti*); 16 – нероздучник червоношокий (*Geoffroyus geoffroyi*); 17 – птах райський червоний (*Paradieea rubra*); 18 – казуар (*Casuarus casuarius*); 19 – какаду рожевий (*Kakatoe roseicapilla*); 20 – кару (*Rhinoceros jubatus*); 21 – амадина зебра (*Taeniopygia guttata castanotis*); 22 – ему (*Dromaius novaehollandiae*); 23 – папура хвилястий (*Mellopsittacus undulatus*); 24 – пінгвін малий (*Eudyptula minor*); 25 – такахе (*Notornis mantelli hochstetteri*); 26 – ківі великий (*Apteryx owenij*); 27 – чубатий альтанковий птах (*Amblyornis subalaris*). **Ссавці. Яйцекладні:** 28 – качконіс (*Ornithorhynchus anatinus*); 29 – проехидна (*Zaglossus bruijnii*); 30 – східна австралійська (*Tachyglossus aculeatus*). **Сумчасті:** 31 – кускус плямистий (*Phalanger maculatus*); 32 – летяга сумчата велетенська (*Petaurus australis*); 33 – коала, сумчастий ведмідь (*Phascolaretos cinereus*); 34 – кенгуру сірий (*Macropus giganteus*); 35 – кріт сумчастий (*Notoryctes typhlops*); 36 – шерстохвіст, або куніця сумчата (*Dasyurus quoll*); 37 – бандикут кролячий (*Macrotis lagotis*); 38 – мураход сумчастий (*Murgmecobius fasciatus*); 39 – диявол тасманійський (*Sarcophilus harrisi*). **Парнокопитні:** 40 – буйвол карликовий, аноа (*Anoa depressicornis*); 41 – бабіруса (*Babyroussa babyroussa*)





Рис. 5. Хребетні західної частини Палеарктики

Риби: 1 – окунь морський (*Sebastes marinus*); 2 – тріска (*Gadus morhua*); 3 – пікша (*Melanogrammus aeglefinus*); 4 – макрель, скумбрія (*Scomber scombrus*); 5–7 – оселеді атлантичні (*Clupea harengus*); 8 – сардина європейська (*Sardina pilchardus*). **Плазуни:** 9 – ящірка руйнна (*Lacerta sicula*); 10 – гадюка носата (*Vipera ammodytes*); 11 – ящірка перлиста (*Lacerta lepida*); 12 – хамелеон звичайний (*Chamaeleo chamaeleon*). **Птахи:** 13 – сова біла (*Nyctea scandiaca*); 14 – кайра тонкодзьоба (*Una aalge*); 15 – в'юрок (*Fringilla montifringilla*); 16 – куріпка біла (*Lagopus scoticus*); 17 – синиця біла (*Parus cinctus*); 18 – дрізд білобровий (*Turdus iliacus*); 19 – гагарка (*Alca torda*); 20 – сорока (*Pica pica*); 21 – кулик-сорока (*Haematopus ostralegus*); 22 – вальдшнеп (*Scolopax rusticola*); 23 – сойка (*Garrulus glandarius*); 24 – дятел великий (*Dendrocopos major*); 25 – тупик (*Fratercula arctica*); 26 – завірушка лісова (*Prunella modularis*); 27 – делека чорний (*Ciconia nigra*); 28 – ракша (*Coracias garrulus*); 29 – фламінго (*Phoenicopterus ruber*); 30 – пелікан рожевий (*Pelecanus picrotalis*); 31 – куріпка червона (*Alectoris rufa*); 32 – сорока блакитна (*Cyanopica cyana/cooki*). **Ссавці. Парнокопитні:** 33 – олень північний (*Rangifer tarandus*); 34 – лось (*Alces alces*); 35 – косуля (*Capreolus capreolus*); 36 – кабан дикий (*Sus scrofa*); 37 – олень благородний (*Cervus elaphus*); 38 – сарна (*Capreolus capreolus*); 39 – зубр (*Bison bonasus*); 40 – сайга (*Saiga tatarica*); 41 – козел гірський (*Capra ibex*); 42 – баран гривистий (*Ammotragus lervia*); 43 – баран архар (*Ovis ammon*); 44 – лань (*Dama dama*); 45 – козел безоаровий (*Capra aegagrus*). **Хижак океану:** 46 – морж атлантичний (*Odobenus rosmarus*); 47 – тюлень звичайний (*Phoca vilulina*). **Хижак суходолу:** 48 – росомаха (*Gulo gulo*); 49 – рись (*Lynx lynx*); 50 – кунія лісова (*Martes martes*); 51 – вовк (*Canis lupus*); 52 – ведмідь бурий (*Ursus arctos*); 53 – видра (*Lutra lutra*); 54 – тхір чорний (*Mustela putorius*); 55 – борсук (*Meles meles*); 56 – лисиця руда (*Vulpes vulpes*); 57 – кіт лісовий (*Felis silvestris*); 58 – перегузня (*Vormela peregusna*); 59 – генета (*Genetta genetta*); 60 – леопард (*Panthera pardus*). **Гризуни:** 61 – лемінг норвезький (*Lemmus lemmus*); 62 – бобр річковий (*Castor fiber*); 63 – білка (*Sciurus vulgaris*); 64 – ховрах крапчастий (*Citellus suslicus*); 65 – дикобраз (*Hyrrix cristata*)



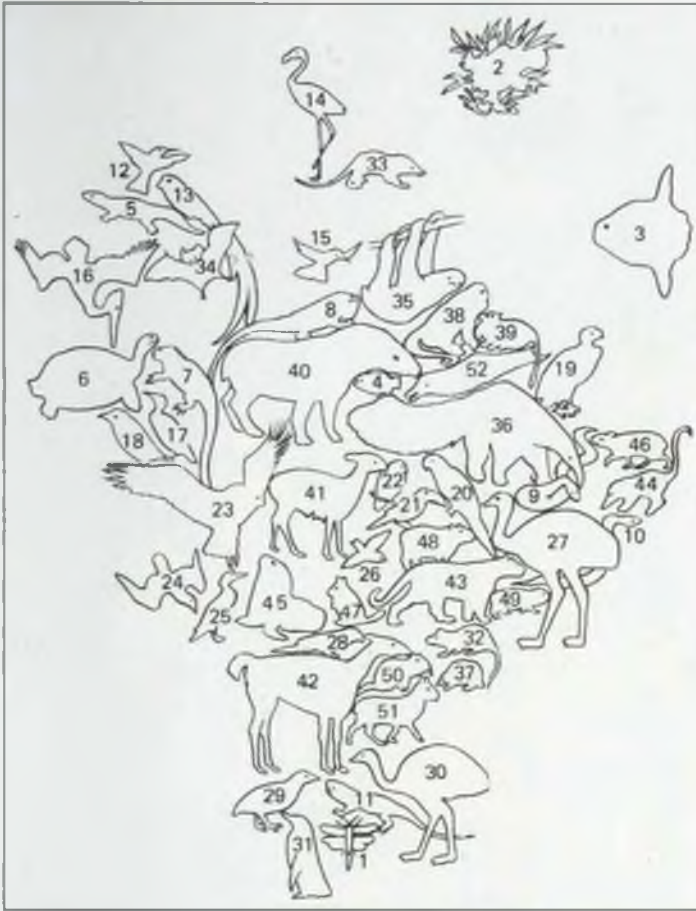


Рис. 6. Тваринний світ Південної Америки

Безхребетні: 1 – веснянки (загін Plecoptera). **Риби:** 2 – клоун морський (Histrio histrio); 3 – риба місяць (Mola moia); 4 – піранья (Serrasalmus piraya). **Плазуни:** 5 – ядозуб-скорпіон (Heloderma horridum); 6 – черепаха слонова (Chelonoidis elephantopus); 7 – ігуана морська (Amblyrhynchus cristatus); 8 – ігуана зелена (Iguana iguana); 9 – анаконда (Eunectes murinus); 10 – шинпохівка (Lachesis murus); 11 – ігуана земляна (Liolaemus magellanicus). **Птахи:** 12 – колибри юкатанська (Amazilia yucatanensis); 13 – квезал гватемальський (Pharomachrus mocino); 14 – фламінго червоний (Phoenicopterus ruber); 15 – колибри (Florisuga mellivora); 16 – пелікан бурий (Pelecanus occidentalis); 17 – баклан коричневий (Phalacrocorax harrisi); 18 – гриф королівський (Sarcoglyphus papa); 19 – папуга араканга (Ara macao); 20 – тукан строкатий (Ramphastus dicolorus); 21 – амазон венесуельський (Amazona amazonica); 22 – кондор андський (Vultur gryphus); 23 – олуша перуанська (Sula vanegata); 24 – баклан перуанський (Phalacrocorax bougainvilliei); 25 – танагра семикольорова (Tanager chilensis); 26 – нанду (Rhea americana); 27 – папуга довгодзьобий (Enicognathus leptorhynchus); 28 – тинаму Пентланда (Tinamotis pentlandii); 29 – нанду Дарвіна (Pterocnemia pennata); 30 – пінгвін Магеллана (Spheniscus magellanicus). **Ссавці. Сумчасті:** 31 – опосум водяний, або плавун (Chironectes minimus). **Комаходні:** 32 – щілинозуб гаїтянський (Alouatta seniculus). **Рукокрилі:** 33 – вампір звичайний (Desmodus rotundus). **Неповнозубі:** 34 – лінивцеві трипалий (Bradypus tridactylus); 35 – мураход трьохпалый (Mylodon darwini). **Мавпи:** 37 – реву рудий (Alouatta seniculus); 38 – тамарин імператорський (Saguinus imperator). **Тапіри:** 39 – тапір рівнинний (Tapirus terrestris). **Парнокопитні:** 40 – вігонь (Lama vicugna); 41 – гуанако (Lama guanicoe). **Хижак:** 42 – ягуар (Panthera onca); 43 – носуха звичайна (Nasua nasua); 44 – котик морський південний (Arctocephalus australis). **Гризуни:** 45 – агуті бразильський (Dasyprocta aguti); 46 – шиншила (Chinchilla laniger); 47 – водосвинка (Hydrochoerus hydrochaeris); 48 – свинка морська (Cavia porcellus); 49 – вісхача рівнинна (Lagostomus maximus); 50 – мара пататонська (Dolichotis patagonum). **Китоподібні:** 51 – дельфін амазонський, або інія (Inia geoffrensis)



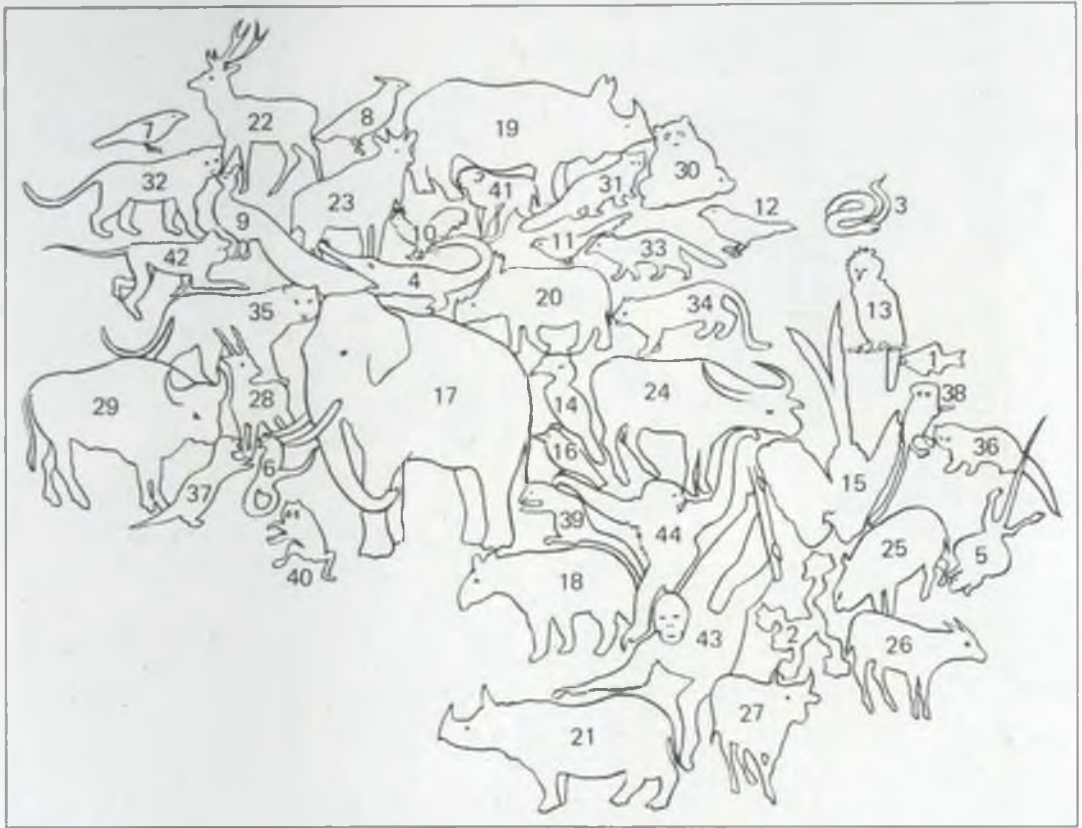


Рис. 7. Тваринний світ південно-східної Євразії

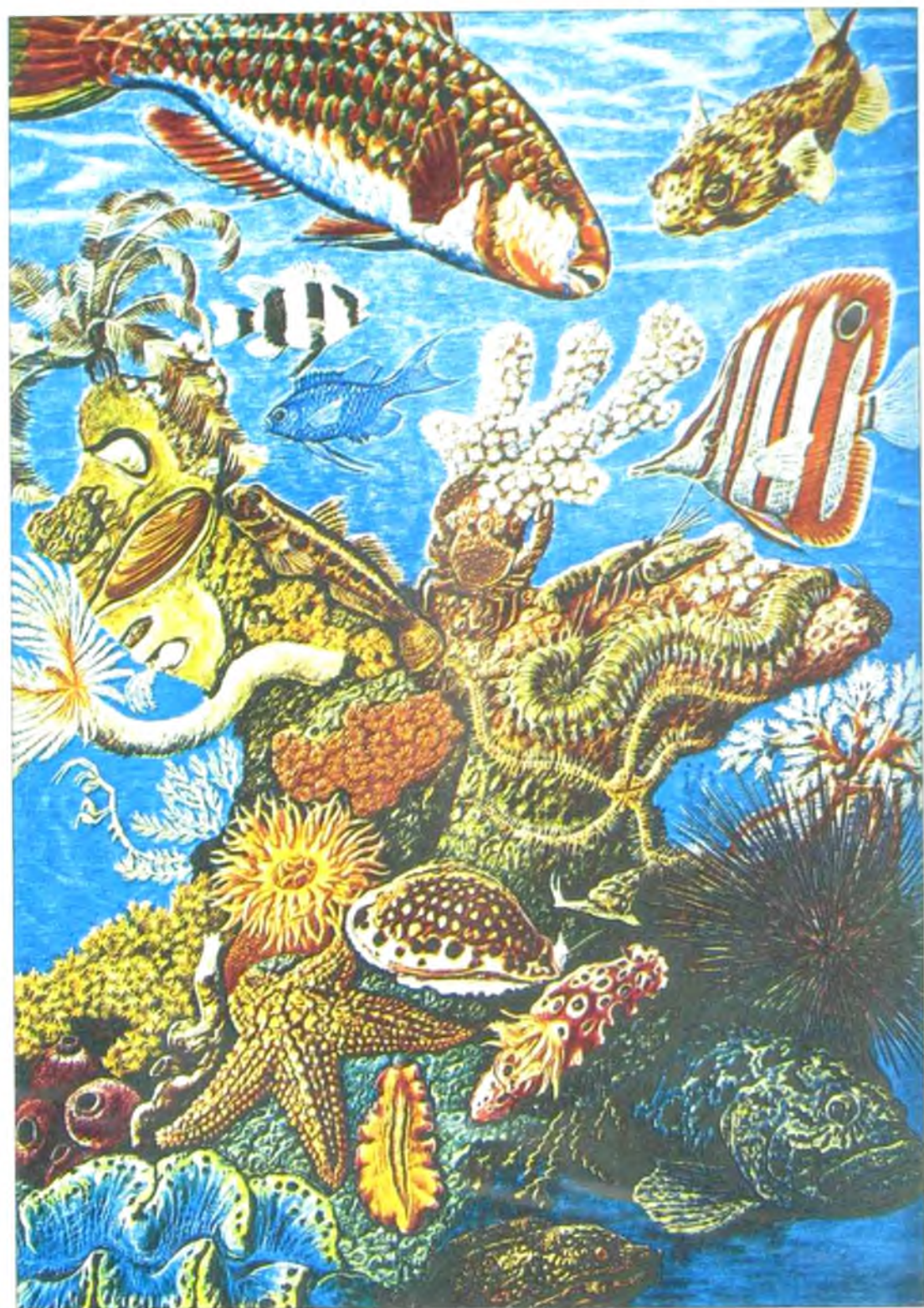
Риби: 1 – вусач мінданао (*Barbus* spec). **Земноводні:** 2 – жаба веслонога (*Rhacophorus reinwardtii*). **Плазуни:** 3 – змія-куфія (*Trimeresurus* spec); 4 – гавіал ганський (*Gavialis gangeticus*); 5 – дракон літаючий (*Draco volahs*); 6 – кобра королівська (*Ophiophagus hannah*). **Птахи:** 7 – чагарниця (*Garrulax* spec); 8 – монал гімалайський (*Lophophorus impejanus*); 9 – павич (*Pavo cristatus*); 10 – півень банківський (*Gallus gallus*); 11 – дрозд довгохвостий (*Copsychus malabaricus*); 12 – соловейко жовтий (*Leiothryx luteo*); 13 – гарпія-мавроїд (*Pitheco phaga jefferyi*); 14 – калао (*Buceros bicornis*); 15 – фазан аргус (*Argusianus argus*); 16 – ірена голуба (*Irena puella*). **Ссавці.** 17 – слон індійський (*Elephas maximus*); 18 – тапір індійський (*Tapirus indicus*); 19 – носорог панцирний (*Rhinoceros unicornis*); 20 – носорог дворогий (*Dicerorhinus sumatrensis*); 21 – носорог явансанський (*Rhinoceros sondaicus*). **Парнокопитні:** 22 – олень аксіс (*Axis axis*); 23 – антилопа нільгау (*Boselaphus tragocamelus*); 24 – буйвол арні (*Bubalus arnee*); 25 – бабіруса (*Babyroussa babyroussa*); 26 – буйвол карликовий оноа (*Anoe Depressicornis*); 27 – бантенг (*Bos javanicus*); 28 – антилопа гарна (*Antilopa cervicapra*); 29 – гаур (*Bos gaurus*). **Хижак:** 30 – панда велика, або бамбуковий ведмідь (*Ailuropoda melanoleuca*); 31 – панда мала (*Ailurus fulgens*); 32 – леопард (*Panthera pardus*); 33 – вівера велика (*Viverra zibetha*); 34 – леопард димчастий (*Neofelis nebulosa*); 35 – тигр бенгальський (*Panthera tigris*); 36 – мусанг звичайний (*Paradoxurus hermaphroditus*); 37 – мангуст (*Herpestes edwarsi*). **Напівмаври:** 38 – довгоп'ят філіпінський (*Tarsius syrichta*); 39 – гупайя звичайна (*Tupaia glis*); 40 – лорі тонкий (*Loris tardigradus*). **Мавпи:** 41 – макака резус (*Macaca mulatta*); 42 – мавпа пультман (*Presbytis entellus*). **Людиноподібні мавпи:** 43 – орангутанг (*Pongo pygmaeus*); 44 – лар, або білорукий гібон (*Nylobates lar*)





Рис. 8. Тваринний світ Північної Америки

Риби: 1 – голакант напівмісячний (*Holacanthus ciliaris*). **Земноводні:** 2 – саламандра тигрова (*Ambystoma tigrinum*). **Плазуни:** 3 – гримучник ромбічний (*Grotalus adabanteus*); 4 – алігатор місісіпський (*Alligator mississippiensis*); 5 – карета справжня (*Eretmochelis imbricata*). **Птахи:** 6 – гага звичайна (*Somateria mollissima*); 7 – казарка канадська (*Branta canadensis*); 8 – морянка (*Clangula hyemalis*); 9 – мартин тихоокеанський (*Larus schustisa*); 10 – тоголь малий (*Bucephalla albeola*); 11 – топорик чубатий (*Lunda cirrhata*); 12 – туник (*Fraterecula arctica*); 13 – деревниця жовтолоба (*Dendroica pensylvanic*); 14 – зозуля бігаюча (*Geococcyx californians*); 15 – тетерук лучний (Турпанучус *cupido*); 16 – індик (*Meleagris gallopavo*); 17 – колибрі ямайська (*Trochilus polytmus*); 18 – ібіс червоний (*Eudocimus ruber*). **Ссавці.** **Сумчаті:** 19 – опосум північний (*Didelphis raarsupialis*). **Неповнозубі:** 20 – панцирник дев'ятипоясний (*Dasypus novemcinctus*). **Парнокопитні:** 21 – вівцебик (*Ovibos moschatus*); 22 – олень північний (*Rangifer tarandus*); 23 – лось (*Alces alces*); 24 – козел сніговий (*Oreamnos americanus*); 25 – баран товсторогий (*Ovis canadensis*); 26 – олень благородний, або ваніті (*Cervus elaphus canadensis*); 27 – бізон (*Bison bison*); 28 – олень білохвостий (*Odocoileus virginianus*); 29 – вилоріт (*Antilocapra americana*). **Хижак морський:** 30 – нерпа кільчаста (*Phoca hispida*); 31 – морж тихоокеанський (*Odobenus rosmarus divergens*); 32 – тюлень гренландський (*Pagophilus groenlandicus*); 33 – тюлень чубатий (*Cystophora cristata*); 34 – лев морський (*Zalophus californianus*); 35 – слон морський (*Mirounga angustirostris*). **Хижак суходолу:** 36 – ведмідь бурий (*Ursus arctos beringianus*); 37 – ведмідь білий (*Ursus maritimus*); 38 – калан (*Enchhydralutris*); 39 – сніг-полохун (*Procyon lotor*); 40 – ведмідь грізлі (*Ursus arctos horribilis*); 41 – пума (*Felis concolor*); 42 – койот (*Canis latrans*); 43 – скунс смугастий (*Mephitis mephitis*); 44 – какоміцц, або сніг кошачий (*Bassariscus sumichrasti*). **Китоподібні:** 45 – нарвал (*Monodon monoceros*); 46 – білуха (*Delphinapterus leucas*); 47 – дельфін-афа-ліна (*Tursiops truncatus*); 48 – дельфін білобокий (*Lagenorhynchus acutus*). **Гризуні:** 49 – ликообраз деревний, або голкошерст (*Erethizon dorsatum*); 50 – собачка лучна (*Synomys ludovicianus*)





**Рис. 9. Тваринний світ тропічного коралового рифу
поблизу Мальдівських островів**

1 – риба-папуга (*Callyodon*); 2 – їжак-риба (родини *Diodontidae*). У зоні втечі: 4 – дасцилус (*Dascyllus aruanus*); 5 – коралова риба (*Stromis coeruleus*).

Планктоноподібні: 3 – морська лілія (загін *Comatulidia*); 6 – свердлярний молюск (*Leratosoncha*); 7 – свердлярча губка кліона (*Cliona*); 8 – свердлярний двостулковий молюск, або морський фінік (*Lithodomus*); 9 – свердлярний рачок (*Styrotichirus*); 10 – вусоногий рачок (*Pyrgoma*); 11 – черв'ячок серпуліда (родина *Strpulidae*); 12 – покривники (*Ascidia*); 13 – актинія (*Actinie*); 14 – мшанки (*Bryozogea*); 15 – бокоплав "морська кізочка" (*Caprella*); 16 – м'який корал (*Lofofitum*); 17 – червоподібні молюски (*Vermitidae*); 18 – губки; 19 – тридакна.

Дрібні хижаки і детритопідні: 20 – щетинозуб (*Chaetodon*); 21 – краб (*Trapezia*); 22 – креветка (*Alpheus*); 23 – багатоштинковий кільчак (клас *Polychaeta*); 24 – водяна блоха; 25 – офіура; 26 – червононогий молюск; 27 – голотурія; 28 – морський їжак.

Хижаки: 29 – дїпрєя; 30 – задньозябровий червононогий молюск; 31 – морська зірка; 32 – плоский черв'як; 33 – червоні водорості; 34 – кам'яний окунь; 35 – мурена

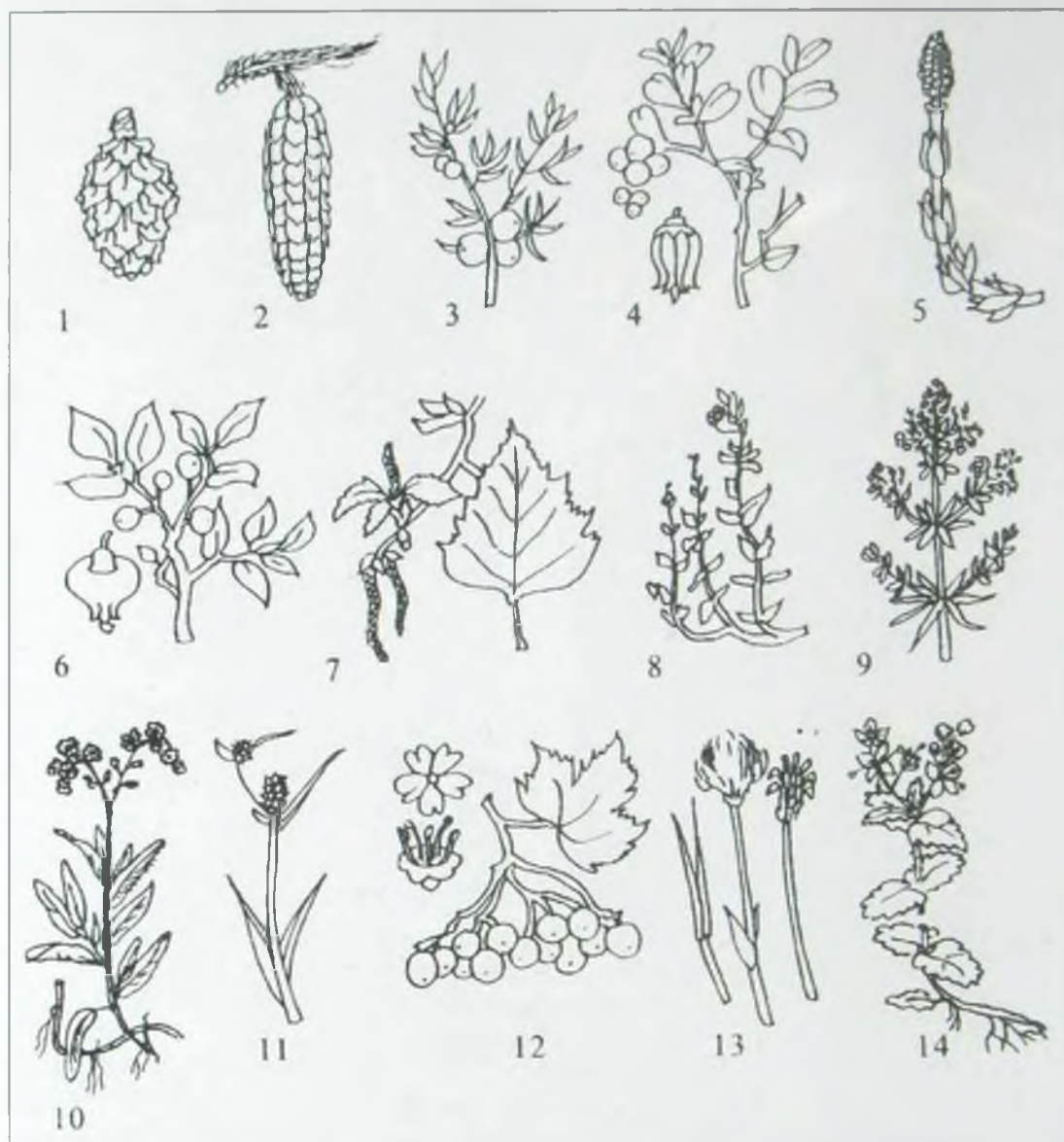


Рис. 10. Види флори бореального типу

1 – сосна звичайна (*Pinus silvestris*); 2 – ялина європейська (*Picea abies*); 3 – яловець звичайний (*Juniperus communis*); 4 – брусниця (*Vaccinium vitis-idaea*); 5 – хвощ польовий (*Equisetum arvense*); 6 – чорниця (*Vaccinium myrtillus*); 7 – береза звисла (*Betula pendula*); 8 – вероніка польова (*Veronica arvensis*); 9 – підмаренник справжній (*Galium verum*); 10 – незабудка болотна (*Myosotis palustris*); 11 – осока жовта (*Carex flava*); 12 – калина звичайна (*Viburnum opulus*); 13 – пухівка піхвова (*Eriophorum vaginatum*); 14 – вероніка дібровна (*Veronica chamaedrys*)

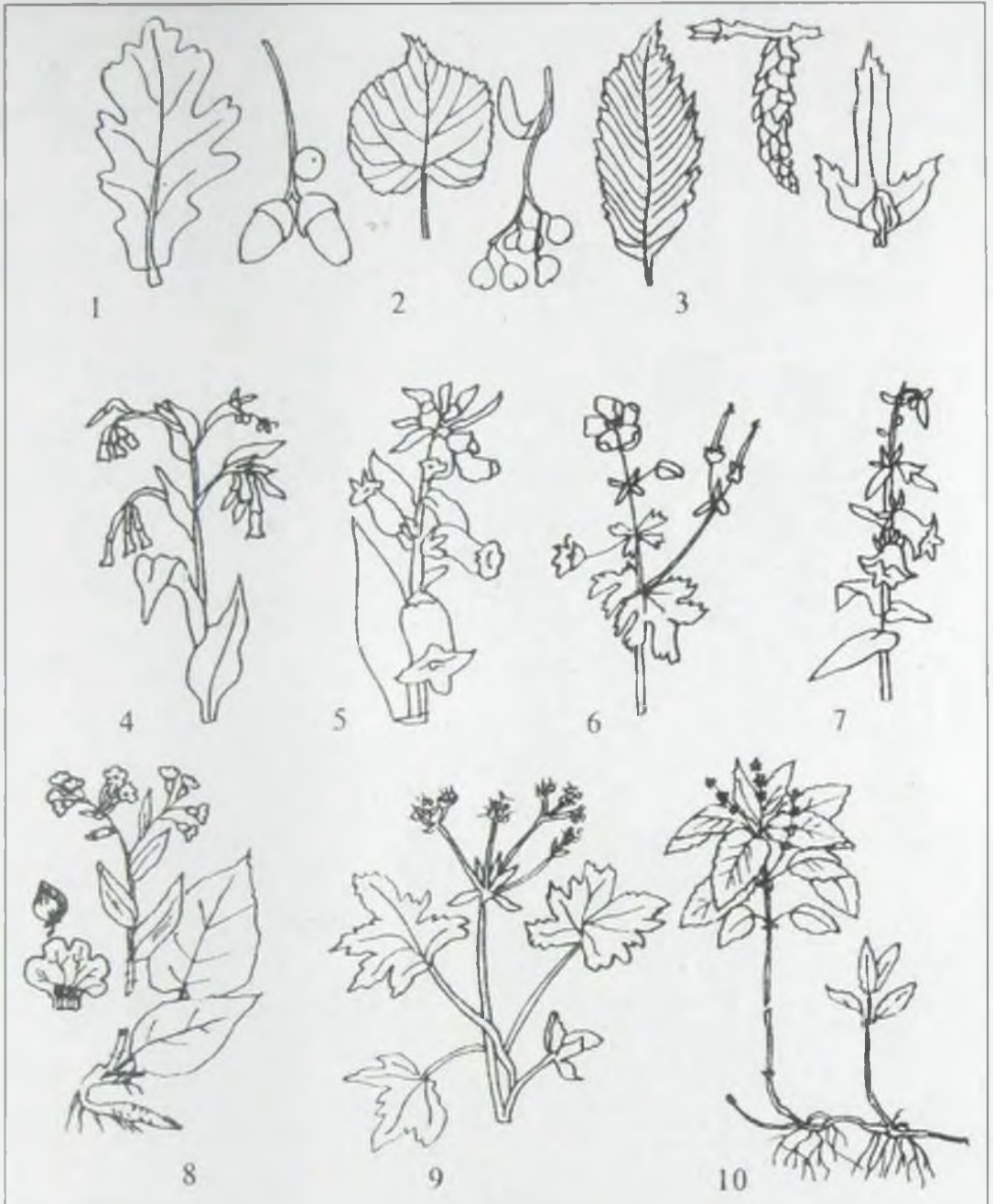


Рис. 11. Види флори європейського типу

1 – дуб звичайний (*Quercus robur*); 2 – липа сердцелиста (*Tilia cordata*); 3 – граб звичайний (*Carpinus betulus*); 4 – живокіст лікарський (*Symphytum officinale*); 5 – паперстянка великоцвіта (*Digitalis grandiflora*); 6 – герань лучна (*Geranium pratense*); 7 – дзвоники ріпчастовидні (*Campanula tracheloides*); 8 – медунка темна (*Pulmonaria obscura*); 9 – підлісник європейський (*Sanicula europaea*); 10 – переліска багаторічна (*Mercurialis perennis*)



Рис. 12. Види флори аркто-альпійського та степового типу

Види флори аркто-альпійського та степового типу (а): 1 – купина багатоквіткова (*Polygonatum multiflorum*); 2 – верес звичайний (*Calluna vulgaris*); 3 – андромеда багатоліста (*Andromeda polifolia*); 4 – верба попеляста (*Salix cinerea*); 5 – дріада восьмипелюсткова (*Dryas octopetala*); 6 – малина (*Rubus idaeus*); 7 – журавлина чотирипелюсткова (*Oxycoccus quadripelatus*);

Види флори степового типу (б): 1 – костриця борозниста. Типчак (*Festuca sulcata*); 2 – ковила волосиста (*Stipa caillata*); 3 – осока волосиста (*Carex paniculata*); 4 – горлиця весняний (*Adonis vernalis*)



Рис. 13. Фауна соснових лісів

Земноводні: 1 – ропуха звичайна (*Bufo bufo*). **Плазуни:** 2 – ящірка прутка (*Lacerta agilis*); 3 – вуж звичайний (*Natrix natrix*). **Птахи:** 4 – тетерук середньоевропейський (*Lygurus tetrix*); 5 – шеврик лісовий (*Anthus trivialis*); 6 – дрімлюга звичайна (*Caprimulgus europaeus*); 7 – дрізд співочий (*Turdus philomelos*); 8 – сова вухата (*Asio otus*); 9 – лелека чорний (*Ciconia nigra*). **Ссавці:** 10 – бурозубка звичайна (*Sorex araneus*); 11 – вечірниця руда (дозірна) (*Nyctalus noctula*); 12 – лисиця звичайна (*Vulpes vulpes*); 13 – козуля європейська (*Capreolus capreolus*); 14 – заєць русак (*Lepus europaeus*); 15 – білка (*Sciurus vulgaris*); 16 – полівка лісова (*Clethrionomys glareolus*).



Рис. 14. Фауна мішаних лісів і чагарників

Земноводні: 1 – жаба ставкова (*Rana esculenta*); 2 – тритон гребенястий (*Triturus cristatus*). **Плазуни:** 3 – мідянка (*Coronella austriaca*); 4 – веретинниця ламка (*Anquis fragilis*). **Птахи:** 5 – куріпка середньосвропейська (*Perdix perdix*); 6 – сойка (*Garrulus glandarius*); 7 – шуліка чорний (*Milvus korschun*); 8 – зяблик європейський (*Fringilla coelebs*); 9 – дятел великий строкатий (*Dendrocopos major pinetorum*). **Ссавці:** 10 – їжак звичайний (*Erinactus europaeus*); 11 – куниця лісова (*Martes martes*); 12 – тхір темний (звичайний) (*Putorius putorius*); 13 – борсук звичайний (*Meles meles*); 14 – свиня дика (*Sus scrofa*); 15 – ласка південна (*Mustela rivalis*)

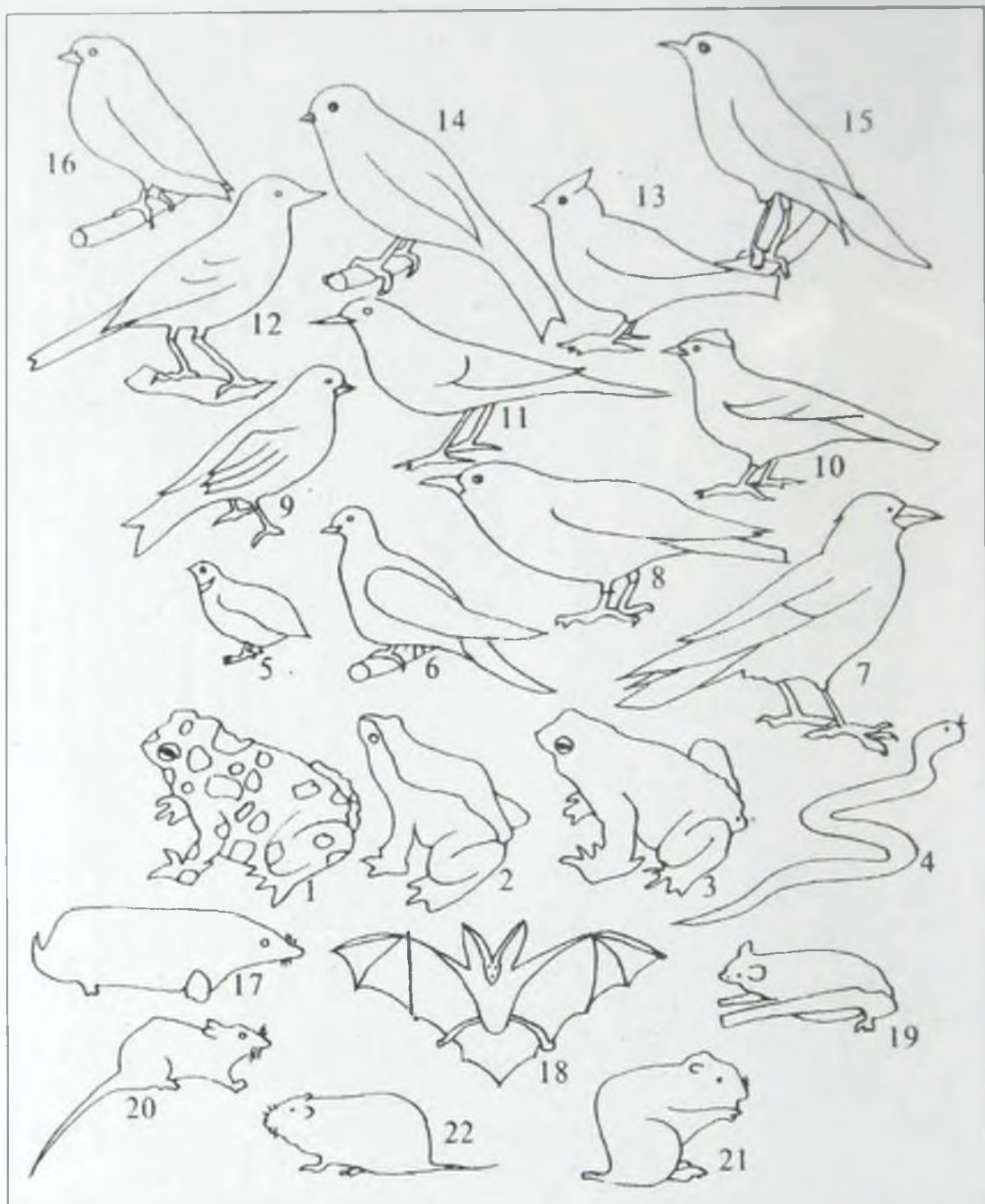


Рис. 15. Фауна суходільних лук та орних земель.

Земноводні: 1 – часничниця звичайна (*Pleobates fuscus*); 2 – ропуха зелена (*Bufo viridis*); 3 – жаба трав'яна (*Rana temporaria*). **Плазуни:** 4 – гадюка звичайна (*Vipera berus*). **Птахи:** 5 – перепел звичайний (*Coturnix coturnix*); 6 – горлиця звичайна (*Streptopelia turtur*); 7 – грак (*Corvus fugilegus*); 8 – шпак звичайний (*Sturnus vulgaris*); 9 – шиглик звичайний (*Carduelis carduelis*); 10 – жайворонок польовий (*Alauda arvensis*); 11 – плиска біла (*Motacilla alba*); 12 – шеврик польовий (*Anthus campestris*); 13 – жайворонок чубатий (посмітюха) (*Galerida cristata*); 14 – вісвятка звичайна (*Emberiza citrinella*); 15 – дрізд чорний (*Turdus merula*); 16 – горобець польовий (*Passer montanus*). **Ссавці:** 17 – кріт звичайний (*Talpa europea*); 18 – вухань (*Plecotus auritus*); 19 – нетопир малий (*Pipistrellus pipistrellus*); 20 – миша польова (*Arodemus agrarius*); 21 – хом'як звичайний (*Cricetus cricetus*); 22 – полівка звичайна (нориця) (*Microtus arvalis*)



Рис. 16. Характерні представники фауни Ефіопської області (ссавці)



Рис. 17. Характерні представники фауни Ефіопської області (від птахів до комах)



Рис. 18. Характерні представники фауни Мадагаскарської області



Рис. 19. Характерні представники фауни Індо-Малайської області (ссавці)

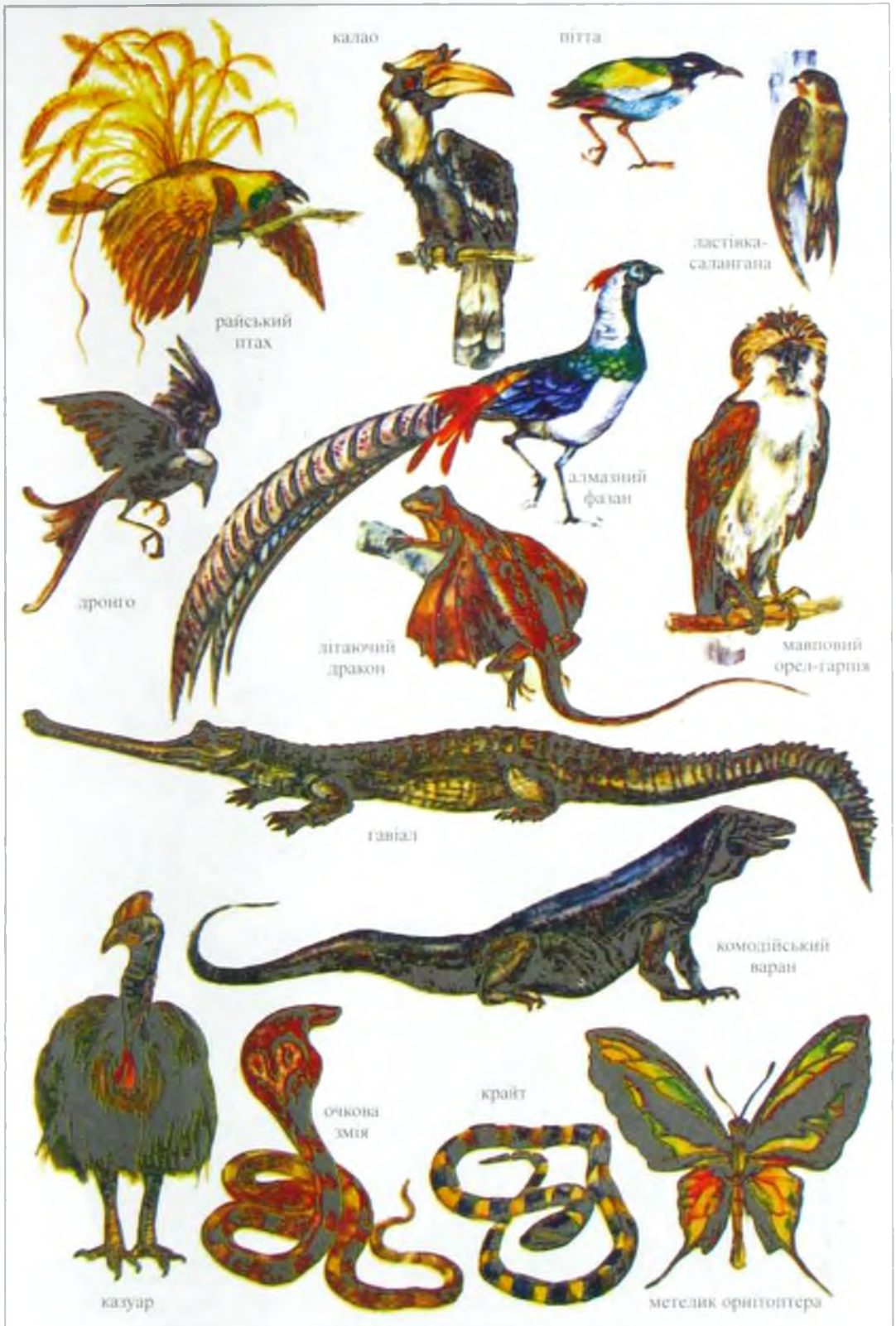


Рис. 20. Характерні представники фауни Індо-Малайської області (від птахів до комах)



Рис. 21. Характерні представники фауни
Європейсько-Сибірської області (ссавці)



Рис. 22. Характерні представники фауни Європейсько-Сибірської області (від птахів до комах)



Рис. 23. Характерні представники фауни області Давнього Середземномор'я

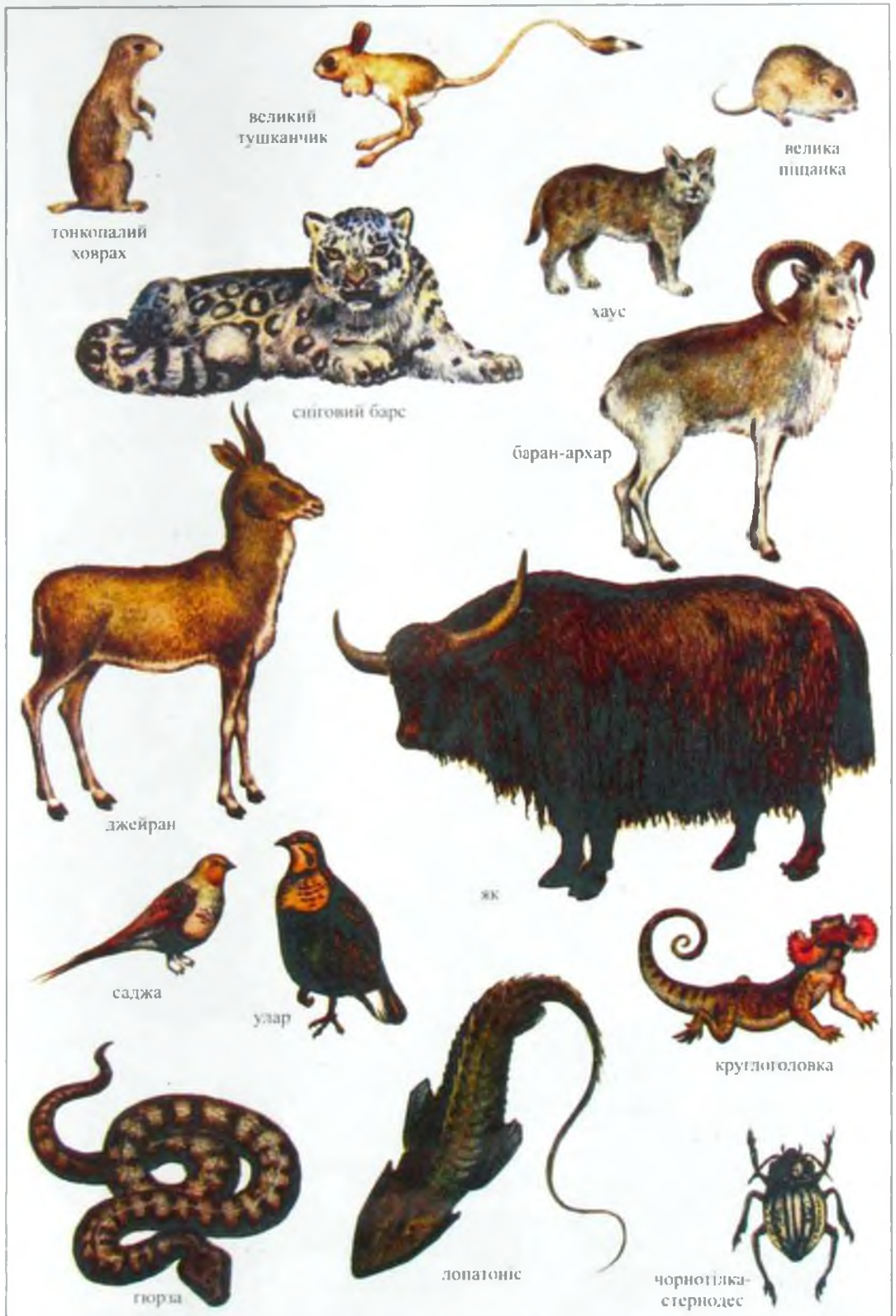


Рис. 24. Характерні представники фауни області Давнього Середземномор'я (Сахаро-Гобійська підобласть)



Рис. 25. Характерні представники фауни Східно-Азіатської області



Рис. 26. Характерні представники фауни Неоарктики (птахи і ссавці)

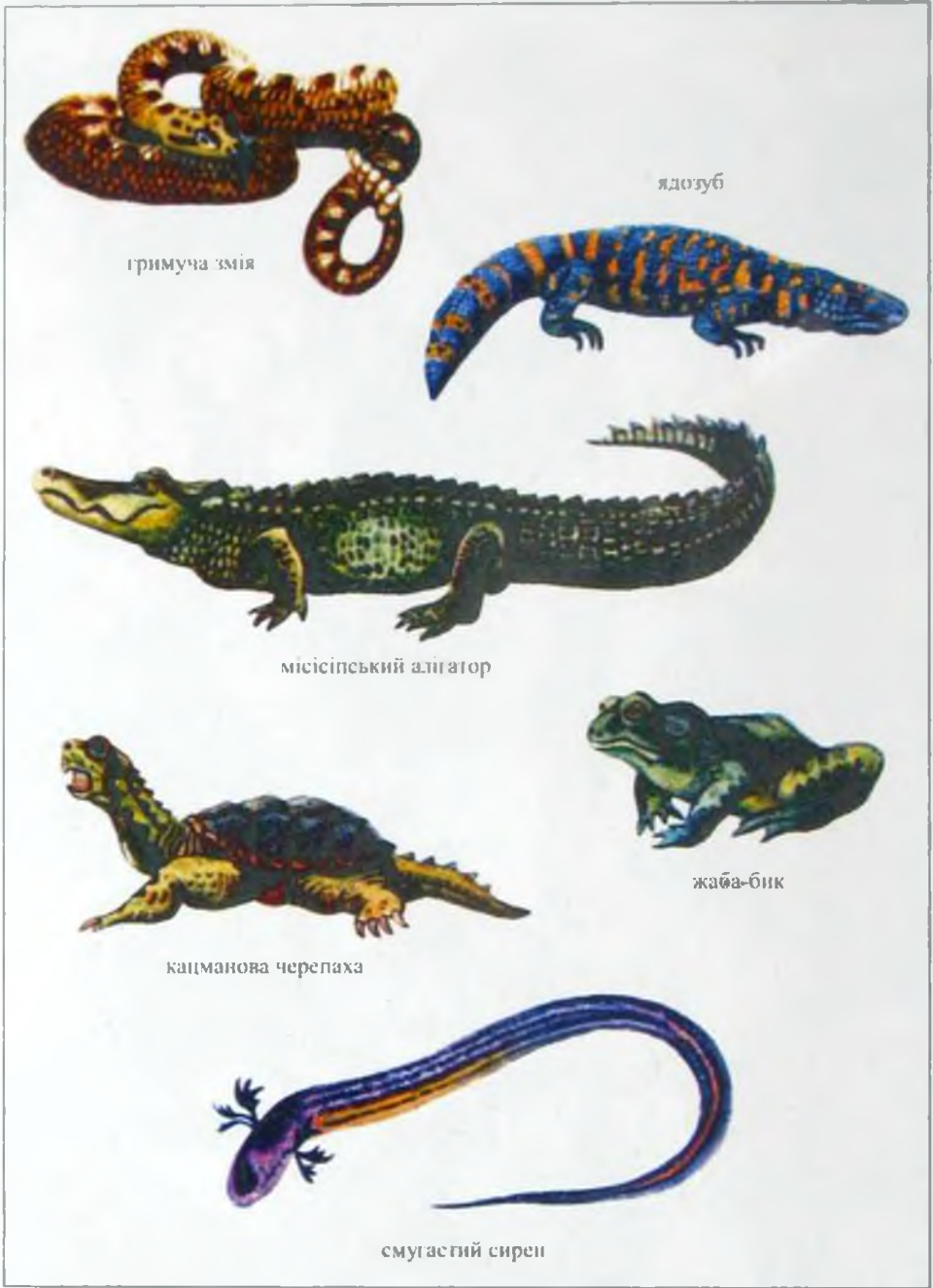


Рис. 27. Характерні представники фауни Неарктики (плазуни і амфібії)



Рис. 28. Характерні представники фауни Неотропічної області (савці)



Рис. 29. Характерні представники фауни Неотропічної області (від птахів до комах)



Рис. 30. Характерні представники фауни Нотоген (Австралійська область)



Рис. 31. Характерні представники фауни Нотоген (Австралійська, Новозеландська і Патагонська області)

ють до половини акваторії. Річковий стік пересічно сягає 60 км³/рік, що становить близько п'ятої частини об'єму (290 км³). Унаслідок цього простежується певна закономірність щодо солоності вод: у східній і північно-східній частині вона не перевищує 2–3‰, в центральній частині моря досягає 10–11‰, а поблизу Керченської протоки, куди потрапляють придонні води Чорного моря, – 17,5‰. Найбільшу солоність (40‰) виявлено в Сиваській затоці.

Протягом останніх десятиліть, внаслідок зарегулювання стоку Дону і Кубані, сольовий режим Азовського моря суттєво змінився. Якщо до зарегулювання вода була гідрокарбонатного класу кальцію, то після зарегулювання стоку вона стала хлоридно-сульфатного класу групи натрію (В. Романенко, 2001).

Значною своєрідністю характеризується й кисневий режим вод Азовського моря. Оскільки воно неглибоке, то це забезпечує інтенсивне перемішування води та насиченість її киснем. Взимку і навесні середній вміст кисню у всій товщі води становить 8,5–9,0 мг/дм³, що є досить високим. Влітку вміст кисню зменшується до 5,5 мг/дм³, а восени знову підвищується до 6,5 мг/дм³. Винятком є літні штильові дні, коли температура води зростає до 29°C, вертикального перемішування немає, в придонні горизонти надходить дуже мало кисню, вміст якого зменшується до 2,1–3,8 мг/дм³. Водночас в море потрапляє багато органічних забруднень і хімічних речовин, для окиснення яких витрачається значна кількість розчиненого кисню. У таких умовах створюються *придухи*, де в глибоких місцях масово гинуть риба та безхребетні тварини. В зимовий час Азовське море на три–чотири місяці зазвичай замерзає. Товща льоду може сягати 80–90 см.

Біота. Автотрофи Азовського моря представлені водоростями і вищими водними рослинами. Загальна біомаса водоростей становить 1,2–1,5 млн т. Серед них домінують діатомові, зелені, синьозелені, динофітові, червоні, бурі, харові та ін. Навесні простежується “цвітіння” діатомових та динофітових водоростей. До найпоширеніших тут водоростей належить зелена нитчаста кладофора наскельна (*Cladophora rupestris*), яка влітку покриває суцільним шаром прибережне кам'янисте дно. Ближче до берегів трапляються зарослі зелених водоростей роду ентероморфи. У Сиваші масово розвивається

зелена водорість дуналієла солоноводна (*Dunaliella salina*), з якої виробляють провітамін А.

У прибережних мілководдях Арабатської стрілки ростуть 13 видів квіткових водяних рослин. Поблизу Керченської протоки видове різноманіття збільшується до двох десятків. Разом з водоростями вони створюють первинну ланку трофічного ланцюга.

Для Азовського моря характерні два головні види фауни – середземноморська і реліктова (понтична), які існують відносно ізолювано. У східній частині Таганрозької затоки скупчена реліктова фауна, а в західній – середземноморська. Між ними розташована зона з сврігалінними представниками обох фаун, котрі приурочені до солонуватої зони з 3,6–7,2‰ вмісту солей.

Із середземноморських видів найширше представлені групи поліхет (22 види), молюски (12 видів) і амфіпод (11 видів). У прибережних ділянках поширені великі колонії бокоплава (*Pontogammarus maeoticus*) з ракоподібних, біомаса яких на піщаних плесах становить 500–600 г на 1 м². У високомінералізованих водах Сивашу широко поширений зябронігий рачок артемія соляна (*Artemia salina*), який пристосувався до вод, солоність яких 150–200 г/дм³. Його кількість може сягати десятків тисяч особин на 1 м², бо він не має конкурентів. Усього до умов пелагіалі пристосувалися майже 50 видів безхребетних.

Після зарегулювання стоку річок Дону й Кубані значно підвищилася мінералізація вод Азовського моря, що спричинило появу небезпечних іммігрантів, зокрема, медузи вухатої (*Aurelia aurita*) і медузи коренеротої (*Rhizostoma pulmo*). Середня маса однієї особини – 1,9 кг, загальна біомаса цих тварин 1970 року досягла 13,5 млн т. Зоопланктон, яким живиться медуза, є водночас кормом хамси, тюльки та інших дрібних риб, що спричинило різке погіршення кормової бази цих тварин і, відповідно, їх вилов.

Наприкінці 80-х років минулого століття в Азовське море, в якому знову підвищилася мінералізація води, зросло проникнення чорноморських видів, зокрема, такого небезпечного хижака планктону, яким є реброплав мнемніопсис Лейді (*Mnemiopsis leidyi*), виявлений вперше (1988) біля Керченської протоки. Цей хижак може поїдати до 82% літньої біомаси планктонних видів. Його біомаса у

серпні-вересні досягає 28–32 млн т. Взимку цього реброплава у водах Азовського моря немає.

Бентосні організми Азовського моря представлені 110 видами безхребетних, з яких 30 видів є визначальними у загальній біомасі. Найпоширенішими є молюски, біомаса яких становить 70–75% від маси всього зообентосу, 15% припадає на ракоподібних та 5% – на черв'їв-поліхет. Це дає підставу деяким біогеографам вважати Азовське море “молюсковим морем” (Г. Абдурахманов та ін., 2003).

Бентосні види є поживою для риб. Іхтіофауна Азовського моря налічує 79 видів. Вона представлена напівпрохідними (лящ, судак, тарань), прохідними (оселедці) і морськими видами (азово-чорноморський осетр). Цей підвид російського осетра, крім Чорного і Азовського, водиться також в Каспійському морі. Зарегулювання стоку річок Азово-Чорноморського басейну різко погіршило природне відтворення цієї цінної риби, так само як севрюги (*Acipenser stellatus*), оселедця (*Alosa kessleri pontica*), які на нерест весною піднімаються у річки Дунай, Дністер, Дніпро, Дон, Кубань.

Серед риб центральних акваторій моря наймасовішими є тюлька (*Clupeonella delicatula*), хамса (*Engraulis encrasicolus maeoticus*) та атерина (*Atherina moschon pontica*). Тюлька постійно перебуває в Азовському морі, а хамса й атерина, як і оселедець, зимують у Чорному морі. Придонні риби представлені десятьма видами бичків. Зокрема, бичок-кругляк (*Neogobius melanostomus*), бичок-піщаник (*N. fluviatilis*), бичок-трав'яник (*Gobius ophiocephalus*) та ін.

Ще в першій половині ХХ ст. вилов цінних видів риб в Азовському морі становив понад 300 тис. т. щорічно. Однак внаслідок антропоїчного впливу речовин-забруднювачів, зарегулювання річкового стоку, відбору великої кількості прісних вод і заміни їх солоною чорноморською водою відбулося суттєве зниження рибопродуктивності цінних видів риб, зокрема осетрових. У 80-х роках вилов риби знизився до 60–120 тис. т, а 1993 року – до 21 тис. т. у рік (в уловах переважали тюлька і хамса). Крім антропоїчного впливу, таке різке зниження вилову зумовлене поширенням реброплава мнеміопсиса Лейді, який поїдав кормову базу, ікру та личинок пелагічних видів риб. За останнє десятиліття рибопродуктивність дещо зросла, що зумовлено зменшенням кількості хижака-мнеміопсиса внаслідок по-

яви іншого ребпроплава з роду *Вегое*. Це позитивно вплинуло на збільшення кормової бази риб.

Проблеми Азовського моря потребують комплексного вирішення з боку України і Росії та зводяться до державних програм, що передбачають зменшення надходження речовин-забруднювачів, збереження і відтворення біологічних ресурсів, забезпечення збалансованого природокористування як в акваторії моря, так і в приморській водохоронній смузі та водозбірному басейні загалом.

12.6. Біогеографічне районування Світового океану

Незважаючи на активні океанологічні дослідження багатьох учених і вихід у світ фундаментальних наукових праць (К. Беклемишев, 1969; Биология океана, 1977; Ч. Дрейк та ін., 1982; В. Степанов, 1983; Космические методы геоэкологии, 1998 та ін.), проблема біогеографічного районування Світового океану є дискусійною. Причиною цього є те, як зазначав І. Пузанов (1949), “...що внаслідок своєрідності умов поширення, властивих тваринам пелагіалі, абісали й літоралі, не можна подати схему фауністичного розчленування, однаково придатну для всіх цих “царств” одночасно”. Очевидно, ця та інші причини зумовили авторів підручника “Биогеография” (2003) відмовитися від схеми біогеографічного районування Світового океану.

Зважаючи на фаховість застереження І. Пузанова та інших дослідників, ми пропонуємо розглянути цю проблему в загальних рисах, як свого часу це зробили В. Геттнер (1936), А. Воронов (1987), В. Кисельов (1995). Ці автори виділили сім біогеографічних областей, які за аналогією з біогеографічним районуванням суходолу пропонуємо називати *царствами* (рис. 12.8): Арктичне, Бореально-Тихоокеанське, Бореально-Атлантичне, Тропіко-Індо-Тихоокеанське, Тропіко-Атлантичне, Нотально-Антарктичне (Субантарктичне) і Антарктичне. Виділені царства об’єднують неретичну і пелагічну водні товщі, але не бувають до уваги відмінність біоти в бентосі й пелагіалі. Кожне біогеографічне царство Світового океану охоплює одну-дві пелагічні області та кілька неретичних.

Арктичне царство. Південну межу цього царства (між Європою і Північною Америкою) проводять від Кольського півострова до архіпелагу Шпіцберген і далше на захід до о. Ньюфаундленд, а

між Азією і Північною Америкою – по північній країні Берингового моря. Температура води тут завжди низька (близько 0°C), солоність нижча від середніх показників, що спричинено таненням льоду та виносом прісних вод річками. Влітку частково, а взимку цілком акваторія покрита льодом з більшими чи меншими ополонками.

Рослинність представлена водоростями. Влітку їх скупчення простежується в місцях танення льоду. Бурі водорості добре розви-



Рис. 12.8. Біогеографічне районування Світового океану
(А. Воронов, 1987, з деякими змінами)

- I. Арктичне царство. Області: 1 – Арктична пелагічна; 2 – Арктична неритична.
- II. Борсально-Тихоокеанське царство. Області: 3 – Борсально-Тихоокеанська пелагічна; 4 – Борсально-Тихоокеанська азійська неритична; 5 – Борсально-Тихоокеанська американська неритична;
- III. Борсально-Атлантичне царство. Області: 6 – Борсально-Атлантична пелагічна; 7 – Борсально-Атлантична американська неритична; 8 – Борсально-Атлантична європейська неритична.
- IV. Тропіко-Індо-Тихоокеанське царство. Області: 9 – Тропіко-Індо-Тихоокеанська пелагічна; 10 – Тропіко-Австралійсько-Східноафриканська неритична; 11 – Тропіко-Західноамериканська неритична.
- V. Тропіко-Атлантичне царство. Області: 12 – Тропіко-Атлантична пелагічна; 13 – Тропіко-Східноамериканська неритична; 14 – Тропіко-Західноафриканська неритична; 15 – Середземноморська неритична.
- VI. Субантарктичне царство. Області: 16 – Субантарктична пелагічна; 17 – Субантарктична африканська неритична; 18 – Субантарктична австралійська неритична; 19 – Субантарктична американська неритична.
- VII. Антарктичне царство. Області: 20 – Антарктична пелагічна; 21 – Антарктична неритична

ваються в холодних водах, зелені – в тепліших, а червоні – рівномірно, незалежно від температурних відмінностей води.

Райони, багаті фітопланктоном, дають змогу розвиватися зоопланктону і нектону. Тут поширені різноманітні тварини від крилоногих молюсків лімацин до дельфінів гринда, або нарвалів (*Globiocephalus melas*), та білух (*Delphinapterus leucas*). Птахи представлені чайками і чистиками. Ендемічною серед чайок вважаються білу, а серед чистиків – люрик. Протягом багатьох століть люрик був об'єктом китобійного промислу ескімосів, а з ХІХ ст. – європейських китобоїв, які до 1900 року його майже винищили. Тепер поголів'я цих тварин не перевищує кількох тисяч особин, незважаючи на те, що міжнародна заборона полювання на них введена ще 1937 року.

Біля берегів Аляски ескімоси щорічно добувають від 20 до 50 голів гренландського кита (для них дозволено обмежене полювання на цих тварин). З тюленів тут поширена нерпа (*Phoca nispida*), морський заєць (*Erignathus barlatus*), губатий тюлень (*Cystophora cristata*) (рис. 12.9). Назва цього зумовлена наявністю пузиря, подібного на кашкет, який може роздуватися, коли тюлень перебуває у збудженому стані (рис. 12.9). Водяться тут моржі (*Odobenus rosmarus*), полювання на яких з 1952 р. заборонено в Норвегії, а також наявні обмеження і в Гренландії, за винятком постійних жителів цього острова. Цілий рік льодами Арктики бродить білий ведмідь (*Ursus maritimus*) – найбільший хижак тваринного світу, якому загрожують не тільки мисливці (щорічно відстрілюють у Канаді 665, Алясці – 100, Гренландії – 115 особин), а й глобальне потепління.

З риб найхарактерніші сайка (*Gadus saida*), навага (*Gadus navaga*) і полярна камбала (*Pleuronectes glacialis*), а також лікоди та чотирирогі бички. Клас ракоподібних представлений нечисленною кількістю десятиногих раків і крабів. Водночас простежується багатство амфіпод, або бокоплавів, яких тільки біля берегів Шпіцбергену налічують 73 види. Типовими є тут морські таргани (*Mesidotheca sabinei*, *M. entomon*), що трапляються мозаїчно великими скупченнями, а з креветок – родини *Crangonidae* і *Pandalidae*. Голкошкірі також дуже численні й утворюють великі скупчення одного виду. Молюски, актинії, губки та інші безхребетні представлені сидячими формами. Біля берегів о. Шпіцберген сидячі форми кільчастих червів становлять дві третини

з усіх літоральних видів. У межах Арктичного царства виділяють пелагічну й неритичну області.

Бореально-Тихоокеанське і Бореально-Атлантичне царства мають багато подібних рис. Льодовий покрив тут формується локально і триває значно коротший період, ніж в Арктичному царстві. Температура води вища і її сезонні коливання значні – від 3 до 15°C і більше. Влітку



Рис. 12.9. Губатий тюлень

значні коливання температури води від поверхні до дна. Тому більшість видів організмів, що тут водяться, мають широку термічну амплітуду (еврітермні). За світловим режимом бореальні царства Світового океану відрізняються від Арктичного цілорічною щодобовою зміною дня і ночі, що дає змогу автотрофним рослинам вегетувати впродовж більшої частини року. Південна межа царств збігається з середньорічною ізотермою (15°C) і проходить між 35 і 40° пн. ш. Теплі і холодні течії біля східних берегів Євразії і Північної Америки клиноподібно звужують акваторію царств.

За видовим складом бореальна біота значно переважає арктичну, але уступає тропічній. Найбагатшою вона є в літоральних і субліторальних (неритичних) областях. Саме ці області є районами промислового риболовства та морського звіроловства.

У **Бореально-Тихоокеанському царстві** широко представлені бурі водорості (макроцистис і nereоцистис), а також японський гігантський краб, далекосхідні лососеві, яких немає у Бореально-Атлантичному царстві. Серед молюсків переважають устриці, мідії, морські гребінці, тихоокеанський кальмар (*Ommatostrepes sloanei pacificus*) – невтомний переслідувач сардин, – івасі та велетенський восьминіг (*Octopus dofleini*), який досягає 3 м довжини. Голотурії та асцидії є об'єктом промислу. Зокрема, асцидію *Chelysoma ineguale* японці вважають найбільшим делікатесом.

Ендемічними для Бореально-Тихоокеанського царства вважають лососеві – кита, горбуша, чавича, нерка тощо, які масово піднімаються на нерест у річки, що впадають в окраїнні моря. З птахів тут

переважають чистикові, кайри, гаги, штопорикові. Ссавці представлені тюльнями (котик і сивуч), каланом (морською видрою) з хижаків, японським і сірим китами, нині майже винищеними, так само як у XVIII ст. була винищена морська (Стелерова) корова – велика травоїдна (до 8–10 м довжини) тварина з ламантинівих. З дельфінів ендемічними є невеликий дельфін – білокрила морська свиня.

Види, роди та інші таксономічні категорії живих організмів, що водяться в обидвох бореальних царствах, яких немає в Арктичному, називають *амфібореальними*. З рослин таке поширення мають деякі види роду фукус і порядку ламінарієвих, значна кількість палтусів і тріскових риб, з безхребетних асцидій роду стієла, краби роду канцер та багато інших.

Види та інші таксони, які трапляються у помірно-холодних водах Північної і Південної півкуль, але яких немає у приполярних тропічних і екваторіальних водах, – називають *біполярними*. Такими є чимало видів бурих водоростей, з риб – кілька видів сардин та морських ссавців. Біполярність характерна і для деяких суходільних організмів, про що зазначали вище. Для океанічних мешканців, як зазначив Л. Берг, такі розриви ареалів могли виникнути внаслідок материкового зледеніння, коли температура тропічних вод суттєво знизилася і бореальні види змогли подолати тропічні та екваторіальні широти і розселитися в Південній півкулі вздовж західного побережжя Америки. Тут і тепер холодні Каліфорнійська і Перуанська течії досить близько підходять одна до одної, несучи, відповідно, помірні води Північної та Південної півкуль.

У *Бореально-Атлантичному царстві* рясно представлені бурі (ламінарія, малярія, фукуси) і червоні (апфельція) водорості. Ракоподібні поширені в літоральній і пелагіальній областях: веслоногі рачки, креветки, лангусти, омари. Риба-тріска, пікма, сайда, кефаль, камбала, зубатка також характерні для цих областей. Серед птахів тут багато видів чайок, чистикових, кайр, гагарок, а серед ластоногих – губатий, сірий і гренландський тюлені, з дельфінів – гринда, або нарвал, самці якого мають величезний бивень.

Деякі представники бореальної морської фауни (сірий дельфін і звичайна морська свиня, звичайний тюлень, морський оселедець, тріска та інші) мають амфібореальне поширення біля берегів Євразії

та Північної Америки, але їх немає в окраїнних морях Північно-Льодовитого океану. Акад. Л. Берг пояснював таку розірваність ареалів тим, що температура води в пліоцені у полярних морях була значно вищою і багато видів морських тварин могли через ці моря проникнути з Північної Атлантики в північну частину Тихого океану і навпаки. Наступне похолодання, що було в антропогені, спричинило вимирання в полярних морях багатьох видів, але вижили вони в тепліших бореальних водах.

Тропіко-Атлантичне і Тропіко-Індо-Тихоокеанське царства.

Для цих царств також є чимало спільних рис природних умов та біоти. Насамперед це високі температури поверхневих вод (понад 20,5°C) та їх однорідна солоність (34,5–35‰), що контрастує зі змінами температури поверхневих і глибинних вод, яка знижується у придонних горизонтах до 0°C.

В умовах високих температур і стабільної солоності вод формуються угруповання коралових рифів і атол, а в припливно-відпливній прибережній зоні – мангрові зарості. Основу планктону становлять водорості, зокрема, види роду саргасум (саргасум і турбінарія), а також фораменідери, крилоногі молюски, сифонофори, кільчасті черви, багато видів сальп і апендикулярій, які є поживою для медуз, ракоподібних та інших переважно більших видів молюсків. У тропічних водах широке поширення мають риби. Багато видів великих акул і скатів, літаючих риб з родини Scombrosocidae, парусники (*Histioglorus orientalis*).

До коралових рифів приурочені яскраво забарвленні рибки, риби-папуги. Тут знаходять притулок морські черепахи, які виходять на піщаний берег для відкладання яєць. З тропічними морями збігаються ареали птахів фрегатів і фаєтонів, які харчуються морепродуктами. Із ссавців типовими є білодеревні тюлені, кашалоти, дюгони і ламантини. Загалом фауна тропічних царств надзвичайно різноманітна, але вона характеризується меншою яскравістю популяцій, що зумовлено високою температурою вод, їх меншим насиченням киснем, слабким розвитком фітопланктону. Все це дало підстави вважати відкриті простори тропічних та екваторіальних вод своєю “океанічною пустелею”. Тільки в прибережних водах холодних течій та в місцях апвелінгу простежуються підвищена продуктивність

планктону та всіх інших типів морських тварин, що утворюють нектонну екологічну групу організмів.

Субантарктичне і Антарктичне царства. Субантарктичне царство за багатьма ознаками природних умов подібне до бореальних. Тут простежуються найбільші коливання температури поверхневих вод, підйоми збагачених біогенними речовинами глибинних вод та їх змішування, що створює сприятливі умови для фотосинтезу первинної органічної речовини. Все це зумовлює різноманітність і рясність гетерогенних організмів. Окрім біполярних видів флори і фауни (бурі водорості, декілька видів китів, котики, звичайні тюлені, кільки, сардини та ін.), тут поширені із ссавців гривастий сивуч, південний котик, південний і карликовий кити, морський слон і морський леопард; з риб – представники родини нототенієвих; з птахів – королівський альбатрос та ін.

Води *Антарктичного царства* Світового океану, як і Арктичного, мають низькі температури і на тривалий час покриваються льодовим покривом. Екстремальність умов підсилюють численні айсберги, які продукує “льодовий материк”. Якщо порівнювати видове різноманіття суходолу й океану, то воно значно багатше у водному середовищі. Морські безхребетні, планктонні ракоподібні, що одержали назву “кріль” (родина Euphausiidae), влітку на поверхні води утворюють величезні скупчення, які є поживою для багатьох видів риб, птахів і ссавців. З риб поширена родина білокровних щук, з птахів – стаї буревісників і поморників, нерідко – крачки і альбатроси, качурки і пінгвіни, що є господарями цього царства. Біля берегів Антарктиди, поблизу островів і дрейфуючих айсбергів, водяться справжні тюлені (Уделла, Росса, крабоїд, морський леопард, морський слон). Численною є популяція котиків. Кріль є чудовою поживою для китів. Тут трапляються великі стада синіх, фінвалів, горбачів, сейвалів, смугастиків та інших китів. Нерідко трапляються кашалоти, касатки та пляшконоси. Популяції губок, голкошкірих, ракоподібних та інших безхребетних утворюють придонні й донні угруповання.

Водночас зазначимо, що із середини минулого століття, коли Т. Хеєрдал надіслав Генеральному секретарю ООН тривожного листа про забруднення Світового океану, руйнівний вплив людини на морські біоценози не зменшився, а постійно зростав і досягнув кри-

тичної межі. Вилов морепродуктів наприкінці ХХ ст. становив понад 75 млн т., що наближається до максимально можливого (90 млн т). Популяції багатьох видів настільки зменшились, що це є загрозою їх зникнення. Це, зокрема, стосується всіх видів заgonу сиренових – ламантини і дюгони. Окремі види внаслідок забруднення вод Світового океану нафтопродуктами та іншими речовинами-забруднювачами можуть зникнути назавжди і поповнити так званий чорний список. У такому стані опинилися буревісник з островів Реюньон і Родрігес, японський червононогий ібіс, гуамська качка та інші види. Це свідчить про те, що світове співтовариство повинно більше уваги приділяти охороні морської біоти.

Запитання для контролю і самоконтролю

1. Охарактеризуйте еколого-економічне значення океанічної біоти.
2. Які періоди виділяють в історії дослідження Світового океану? Охарактеризуйте їх.
3. У чому унікальність води як мінеральної речовини?
4. Як виникла вода на нашій планеті?
5. Коли і як утворилися сучасні макроформи океанічного рельєфу?
6. Назвіть закономірності термічного і фотичного режимів океанічних вод.
7. Які біогеографічні наслідки наявні від диференціації вод Світового океану за прозорістю, кольором, тиском, густиною?
8. Назвіть особливості сольового складу морської води залежно від горизонтальної та вертикальної диференціації водної товщі.
9. Яка фотосинтезуюча роль вод Світового океану?
10. Назвіть найпоширеніші типи морських тварин і рослин та їхню кількість.
11. Назвіть глибинні зони Світового океану та охарактеризуйте приурочені до них екологічні групи організмів.
12. Які екологічні групи організмів виділяють у літоралі й пелагіалі?
13. Охарактеризуйте узагальнену модель морської екосистеми за трофічними зв'язками.
14. Чим зумовлена різна біопродуктивність зонально-регіональних частин Світового океану?
15. Поясніть особливості взаємовідносин між організмами в угрупованнях: а) коралового рифа; б) наскельного біоценозу; в) замуленого дна літоралі й глибоководної западини; г) місць виходу геотермальних вод.

16. На підставі яких типів і класів організмів Світовий океан поділяють на біогеографічні регіони?
17. Назвіть та охарактеризуйте біогеографічні царства Світового океану.

Список літератури

- Багров М. В., Боков В. О., Черваньов І. Г.* Землезнаство / За ред. П. Г. Шищенко. К., 2000.
- Беклемишев К. В.* Екологія и біогеографія пелагіали. М., 1969.
- Біогеографія: Учеб. для вузов / Г. М. Абдурахманов, Д. А. Криволицкий, Е. Г. Мяло, Г. Н. Огурева. М., 2003.
- Биологи. Биографический справочник. К., 1984.
- Биологический энциклопедический словарь. М., 1989.
- Биология океана: В 2 т. Отв. ред. М. Е. Виноградов. М., 1977.
- Вибе К., Муус В., Саломонсен Ф.* Жизнь в стране ледяного безмолвия / Пер. с дат. с сокр. Ю. А. Решетова. М., 1987.
- Воронов А. Г.* Биогеография с основами экологии. М., 1987.
- Дрейк Ч., Имбри Дж., Кнаус Дж., Турекнан К.* Океан сам по себе и для нас / Пер. с англ. М., 1982.
- Космические методы геоэкологии. М., 1998.
- Кукурудза С. І.* Гідроекологічні проблеми суходолу. Львів, 1999.
- Кукурудза С. І.* Біогеографія. Лабораторний практикум. Львів, 2000.
- Петров К. М.* Біогеографія океана. СПб., 1999.
- Природа Украинской ССР. Моря и внутренние воды / В. А. Грезе, Г. Г. Поликарпов, В. Д. Романенко и др. К., 1987.
- Пузанов І. І.* Зоогеографія. Київ; Львів, 1949.
- Романенко В. Д.* Основи гідроекології. К., 2001.
- Степанов В. Н.* Океаносфера. М., 1983.
- Флинт Р. Ф.* История Земли / Пер. с англ. М., 1978.
- Экологические очерки о природе и человеке / Под ред. Б. Гржимека. Пер. с нем. М., 1988.

НАВЧАЛЬНЕ ВИДАННЯ

Кукурудза Семен Ілліч

БІОГЕОГРАФІЯ

Підручник

Львівського національного університету імені Івана Франка

Редактор *Марія Ріпей*

Коректор *Ірина Василяйко*

Технічний редактор *Світлана Сенюк*

Комп'ютерна підготовка *Володимира Дерев'яного, Любові Крук, Павла Теліша, Любомира Безручка*

Комп'ютерне верстання *Наталії Хомуляк*

Художнє оформлення *Василя Рогана*

Світлини автора та колег –

Л. Ільїна, Ф. Кіпчача, Б. Мухи, П. Шубера
та інтернет-ресурсу

Підписано до друку 20.12.2006. Формат 60х90/16.

Папір офс. Офс. друк. Гарнітура Times New Roman.

Умови. друк. арк. 28,8+2,6 вкл. Обл.-вид. арк. 29,5+1,5 вкл.

Наклад 1000 прим. Зам. № 264

Видавничий центр

Львівського національного університету імені Івана Франка.

вул. Дорошенка, 41, Львів, 79000 Україна

Видавничо-виробниче підприємство "Місіонер".

80300 м. Жовква, вул. Василянська, 8

Кукурудза С. І.

К 89 Біогеографія: Підручник. – Львів: Видавничий центр ЛНУ імені Івана Франка, 2006. – 504 с.

ISBN 966-613-502-7

Підручник присвячено актуальним аспектам біогеографії. Розглянуто атрибути й парадигми науки, поняття, методи й напрями дослідження біоти та біоценозів. Значну увагу приділено структурно-функціональній сутності популяцій, біомів та біосфери, колообігу речовини й енергії, взаємовпливу між організмами, аналізу поглядів щодо походження життя на Землі. Проаналізовано екологічні чинники, ареали живих організмів, особливості поширення біоти й біомів рівнинних, гірських та острівних територій. Окремі розділи присвячено біоті й біоценозам прісноводних та океанічних акваторій. У кожному з розділів йдеться про трансформацію ландшафтного й біотичного різноманіття, захист рідкісних видів і тих, що зникають.

Для студентів університетів, що навчаються на біологічному, географічному та екологічному факультетах, а також для вчителів загальноосвітніх шкіл, ліцеїв та коледжів, які викладають біологію, географію й екологію.

**УДК 574.9 (075.8)
ББК Е085я73-1**