
Є.О. ВОРОБЙОВ¹, О.О. СЕНЧИЛО²

¹Поліський природний заповідник
с. Селезівка, Овруцький р-н, Житомирська обл., 11122
²Київський національний університет імені Тараса Шевченка
вул. Володимирська, 61, м. Київ, 01601

ДО ПИТАННЯ КЛАСИФІКАЦІЇ ЕКОСИСТЕМ

Ключові слова: класифікація, типологія, екосистема, EUNIS, продуктивність, видовий склад, потоки речовини, транскордонне перенесення

WITH QUESTION OF ECOSYSTEM'S CLASSIFICATION

YE.O. VOROBJOV¹, O.O. SENCHILO²

¹Polisskij Natural Reserve
²Selezivka, Ovruch district, Zhytomir region
Kyiv Taras Schevchenko National University
Volodymyrska, 61, Kyiv

Prospects of development ecosystems classification are considered. Attempt of creation ecosystems classification with participation of various species in their structure and functions is made. Principles of ecosystem classification on character of a matter exchange are offered. The corresponding typology which is a basis of the given classification is developed.

Keywords: classification, typology, ecosystem, EUNIS, productivity, species composition, matter flows, transboard migration

К ВОПРОСУ О КЛАССИФИКАЦИИ ЭКОСИСТЕМ

Е.О. ВОРОБЬЕВ¹, О.О. СЕНЧИЛО²

¹Полесский природный заповедник
с. Селезівка, Овручський р-н, Житомирська обл., 11122
²Київський національний університет імені Тараса Шевченка
ул. Владимирская, 61, м. Киев, 01601

Рассмотрены перспективы развития классификации экосистем. Произведена попытка создания классификации экосистем с участием различных видов в их структуре и функциях. Предложены принципы классификации экосистем по характеру обмена веществ. Разработана соответствующая типология, которая является основой данной классификации.

Ключевые слова: классификация, типология, экосистема, EUNIS, продуктивность, видовой состав, потоки веществ, транскордонный перенос

Вступ

Спроби класифікації екосистем здійснюються від 40-х років ХХ ст., проте через об'єктивні причини (найхарактерніші риси різних типів екосистем відбивають різні аспекти їх структури та функцій) досі не вироблено єдиного підходу та не визначено універсальні критерії. Щоправда, в Європі тепер успішно розвивається загальноновизнана EUNIS, але вона також не доведена до методологічної та ієрархічної завершеності, не охоплює всіх аспектів структури та функцій екосистем [3]. Її позитивними моментами є прагматичність, універсальність та простота. До основних недоліків можна віднести довільність вибору критеріїв одиниць різних рівнів та суб'єктивізм у виділенні самих одиниць. Щоправда, цих вад не позбавлена і флористична класифікація рослинності і на сьогодні на зріла потреба формалізувати її процедуру, до чого ми впритул підійшли.

Безперечно, EUNIS є тим напрямом, який варто всебічно розвивати, в тому числі враховуючи значні здобутки фітоценології, зокрема різних шкіл класифікації рослинності, а також біоценології, ландшафтознавства та синекології. У перспективі важливим є також всебічне підключення підходів термодинаміки та синергетики до класифікації екосистем і взагалі до вивчення біогеоценотичного рівня організації матерії. У майбутньому потрібно створити синтетичну класифікацію екосистем рангу біогеоценозу, яка має засновуватися, ймовірно, на EUNIS. Проте, очевидно, в межах її ієрархічної структури не уникнути паралельного співіснування кількох класифікацій екосистем, заснованих на різних критеріях (просторова структура; умови екотопу; внесок різних видів у структуру та функції екосистеми; кількість і обмін і обмін речовини, енергії, інформації; генетична структура; хімічний склад та обмін речовин; стійкість та напрямки змін; антропоічний вплив та управління; історія розвитку та напрямки еволюції). Коли між всіма цими ознаками буде встановлено кореляцію і для різних типів екосистем за ключовими ознаками розроблено детальну класифікацію з чіткою ієрархією, її можна буде всебічно використовувати у практиці (передусім для збереження та відновлення зниклих, створення нових екосистем, а також управління екосистемами).

Ми пропонуємо підходи до створення класифікації екосистем за критерієм обміну в них речовини та за внеском різних видів у їх структуру та функцію.

Класифікація екосистем за обміном речовини

Екосистема є відкритою системою. Практично всі екосистеми споживають енергію Сонця, зазнають енергетичного впливу вітру, течій, припливів тощо. Але, крім того, екосистеми віддають і приймають організми, органічні та мінеральні речовини (разом з енергією та інформацією, яку вони містять), здійснюючи обмін між собою —транскордонне перенесення [1, 4, 5].

Обмін речовини є дуже вагомим у балансі екосистем [7], більша частина горизонтальних міжекосистемних енергетичних та інформаційних

зв'язків також відбуваються через обмін речовиною. Крім того, параметри обміну екосистеми речовиною є надзвичайно важливими для сировинної промисловості, сільського та лісового господарств, а також, що тепер є особливо актуальним, для питань соціології. Тому дивно, що ці питання не знайшли відповідного узагальнення навіть у найпопулярнішому фундаментальному виданні з сучасної екології [6].

Обмін речовин часто відіграє визначальну роль у формуванні більшості екосистем — від парцел біогеоценозів до систем біогеоценозів та біосфери [4]. Хоча загальновідомі такі найяскравіші приклади між-екосистемних взаємодій, як біотичне багатство та висока продуктивність заплав, дельт, лагун, але повсюдність та фундаментальний характер цих взаємодій здебільшого не враховують в екологічних дослідженнях, і навіть у фундаментальних працях модель екосистеми зазвичай розглядається як горизонтально замкнена. Не заперечуючи методичного значення такої моделі, потрібно зважати на те, що до горизонтально закритої моделі наближається дуже мало реальних екосистем. Горизонтальними взаємодіями нехтують через їх очевидну непомітність і складність інструментальних вимірювань. Але якщо характер та напрямок взаємодій є незмінним протягом тривалого часу, вони, хоч і не мають значної частки у балансі взаємодіючих екосистем, стають необхідними для їх існування (особливо через велику кількість взаємодій). Нижче наведено типологію екосистем за різними параметрами обміну речовиною, енергією та інформацією між собою (в межах біосфери) та з позабіосферним середовищем, засновану на законі збереження речовини і енергії, на системному та холистичному підходах. Вона буде корисною для характеристики екосистем в екологічних дослідженнях, їх порівняння та виявлення загальних закономірностей сполучення певних параметрів різних ознак, за якими здійснюється класифікація. Знання та усвідомлення особливостей горизонтальних та вертикальних взаємодій конкретних екосистем дасть інформацію для м'якого управління природними та антропогенними екосистемами різних рангів.

Більше того, закономірності екології повною мірою поширюються на економічні процеси. Наприклад, є сенс здійснити класифікацію окремих держав і регіонів як екосистеми.

Встановимо параметри об'єктів, на які поширюються вказані закономірності, а також уточнимо значення деяких термінів, а також введемо нові поняття, без яких неможливо чітко викласти принципи нашої класифікації, бо загальноживана термінологія [2, 6] не дозволяє цього зробити.

1. Аналізувати можна екосистеми будь-якого рангу — аж до організмового (з урахуванням консортів) і клітинного, але ми зосереджуємося передусім на рівні біогеоценозу, а також біосфери. Можна розглядати не лише класичні екосистеми, але і системи довільно взятого обсягу, наприклад, міста, поля, ферми, лісництва, адміністративної області, квартири, дерева, тварин. Обов'язково треба визначитися з порядком

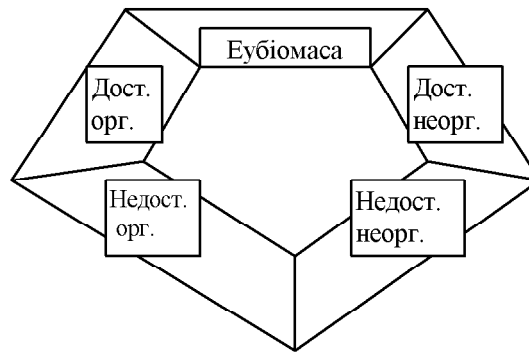


Рис. 1. Блоки речовини в екосистемі

проміжків час, котрий може бути різним — добові, річні, десятирічні флуктуації, вікові сукцесії, тисячолітні еволюційні зміни і т. п.

2. Ми використовуємо поняття «*еубіомаса*», що не включає мертву фізіологічно неактивну речовину, яка входить до складу організмів (позаклітинна речовина та мертві клітини). Це, наприклад, клітинні стінки, волокна ксилеми (особливо ядро деревини) рослин, мертва речовина кісток, черепашок тварин, які не беруть участі в обмінних процесах і по суті за участю в обміні речовини в екосистемі нічим не відрізняються від косної речовини (торфу, опаду, мулу, гірських порід). Ми використовуємо термін «*еубіомаса*» для визначення маси живих клітин.

3. Визначимо інші терміни, що стосуються речовини, з якої складається екосистема.

«*Доступна органічна (неорганічна) речовина*» — та частина речовини, яку може засвоювати еубіомаса. Та частина речовини екосистеми, яка не засвоюється за певний відтинок часу, вважається *недоступною органічною (неорганічною) речовиною*. Недоступна речовина охоплює лише ту частину речовини, котра в принципі (за певних ймовірних умов) може стати доступною. Причому частина біомаси, що не входить до еубіомаси, має розглядатися у складі косної (доступної та недоступної) речовини. Недоступна речовина належить біосфері в цілому і є спільною для всіх біогеоценозів, але умовно може поділятися між ними за просторовою належністю та ймовірністю перетворення в доступну для конкретних екосистем.

4. Модель екосистеми, враховуючи різний стан речовини, з якої вона складається, представлено на рис. 1: комірки, що межують між собою, можуть обмінюватися речовиною, які не мають спільних меж — не можуть. Кожна з комірок розглядатиметься як «чорна скринька» і являє собою клас речовини екосистеми. Тоді «сукупністю речовини екосистеми» називатимемо живу (еубіомасу) та доступну (органічну та неорганічну) речовину.

5. Біогеоценоз ми розуміємо як частину сектору Землі, вертикально обмеженого межами біосфери, а його горизонтальні межі збігаються з межами угруповання (фітоценозу), тобто визначаються однорідністю видового складу (будови) та ідентичністю процесів (функції). Між біогео-

ценозами є перехідні смуги — екотони, що не мають власних ознак, а поєднують ознаки суміжних біогеоценозів.

6. Для позначення кількості живої або мертвої органіки, винесеної за межі екосистеми, ми використовуємо поняття *вилученої продукції*. На рис. 2 зображено модель горизонтально замкненого клімаксу (в клімаксових екосистемах відсутні переходи 7 і 8, а 5-м і 6-м можна знехтувати через їх рівноцінність).

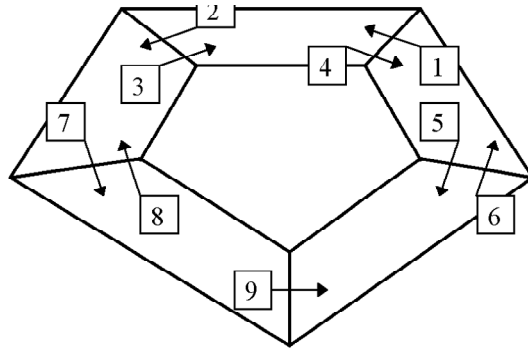


Рис. 2. Модель клімаксової екосистеми

Переходи між класами речовин у будь-якій екосистемі здійснюються: 1 — продуцентами — шляхом фото- або хемосинтезу, 2 — відмиранням організмів або виділенням ними органіки, 3 — засвоєнням мертвої органіки детритофагами та редуцентами, 4 — розкладанням органіки редуцентами та виділенням неорганіки живими організмами, 5 та 6 — механічним перенесенням (енергією вітру, течій, землетрусів, вулканічних процесів), через антропічний вплив (міндобрива, оголення породи в кар'єрах та на териконах), 7 — внаслідок консервації органіки і поховання її під дією абіотичними та антропічними чинниками, 8 — шляхом деконсервації (осушення торфу) або внесення органіки в межі біосфери (вихід нафти на денну поверхню), 9 — внаслідок абіогенного (дуже повільного, в масштабі геологічного часу) або антропічного (спалювання викопного палива) розкладання органіки (сукупність речовини екосистеми не бере участі в цьому процесі).

Обмін речовини між двома екосистемами можна уявити таким чином (рис. 3).

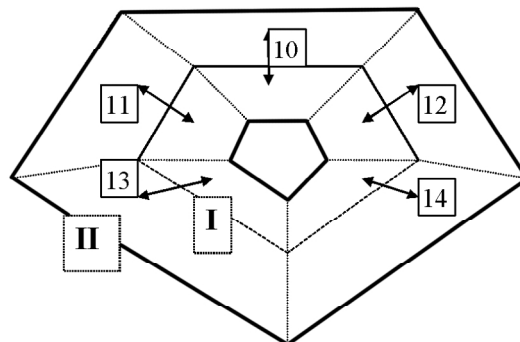


Рис. 3. Схема обміну речовини між двома екосистемами

Лінії I і II окреслюють дві екосистеми, між якими відбувається обмін речовиною. Переходи речовини з однієї екосистеми до іншої здійснюється лише в межах класів речовини: 10 — міграцією тварин та перенесенням рослин вітром і течіями, 11, 12 — перенесенням речовини за участю абіотичних (течія, вітер, зсуви) і антропогенних (угноєння компостом, забруднення довкілля відходами) чинників, 13, 14 — найчастіше не мають значення і здійснюються у такій же спосіб, як і 11 та 12. Кожен з переходів може бути як односпрямованим, так і двостороннім.

7. Одиницею вимірювання кількості речовини у її класах є добуток одиниці маси на одиницю площі, а в її потоках — маси за проміжок часу на одиницю площі.

Типологія екосистем за обміном речовиною

I. Нульові екосистеми мають мінімальний обмін речовиною із зовнішнім середовищем (з них продукція не вилучається, а засвоюється у власних межах).

II. Екосистеми від'ємного балансу віддають частину біомаси, доступної органіки або неорганіки у навколишнє середовище. Виділяють 6 їх типів:

1) Частина доступної органіки або неорганіки відчужуваних екосистем переходить у недоступну речовину. Виділяються 3 підтипи:

а) консерваційні екосистеми перетворюють доступну органіку в недоступну (перехід 7);

б) у пожежних екосистемах частина доступної органіки (разом з еубіомасою) та неорганіки регулярно переходить у недоступну неорганіку (переходи 2-7-9, 4-5);

в) доступна неорганіка згасаючих екосистем переходить у недоступну (зменшується використання мінеральних ресурсів — перехід 5).

2) Донорські екосистеми віддають частину доступних еубіомаси, органіки або неорганіки іншій екосистемі. Виділяють 3 їх підтипи:

а) еубіомасо-донорські (перехід 10 — I-II);

б) органічно-донорські (перехід 11 — I-II);

в) неорганічно-донорські (перехід 12 — I-II).

III. Екосистеми додатнього балансу одержують частину еубіомаси, доступних органіки або неорганіки з навколишнього середовища. Виділяють 5 їх підтипів:

1) засвоювані екосистеми одержують органічну та неорганічну речовину з недоступної. Включають 3 підтипи:

а) до спадкоємних екосистем доступна органіка надходить з недоступної (перехід 8);

б) прогресуючі одержують доступну неорганіку з недоступної (перехід 6);

в) до небіосинтезних екосистем доступна органіку надходить з недоступної неорганіки (у природі відсутні, можливі лише в техноекосистемах).

2) Акцепторні екосистеми одержують еубіомасу, органічну та неорганічну речовини з інших екосистем. Можуть бути 3 типів:

а) еубіомасо-акцепторними (перехід 10 — II-I);

- б) органічно-акцепторними (перехід 11 — II-I);
- в) Неорганічно-акцепторна екосистема (перехід 12 — II-I).

У чистому вигляді ці типи, передусім вищого рангу (нульові, додатні, від'ємні), практично відсутні. Здебільшого екосистеми є змішаними (додатно-від'ємного балансу), причому вони можуть бути стабільними (нульові та додатно-від'ємного балансу, що зі сталою в часі масою), ростучими (додатного та додатно-від'ємного балансу, маса яких збільшується) і танучими (від'ємного та додатно-від'ємного балансу, маса яких зменшується). Такі екосистеми, своєю чергою, можна ділити на дрібніші складові за напрямком зміни у часі маси конкретних класів речовин (наприклад, еубіомасо-ростуча, органічно-тануча, неорганічно-стабільна і т.д.). Загалом складаються 9 можливих типів.

За характером переходу еубіомаси до доступної та недоступної органіки (за переважанням певних типів ланцюгів живлення) екосистеми розподіляються таким чином: з інтенсивнішими переходами 2 і 3 називатимуться *детритними*, 1 і 4 — *пасовищними*. За умови збереження еубіомаси потужність переходів (відповідно, 2 + 3, 1 + 4) буде однаковою (детритно-пасовищна екосистема).

Взагалі конкретна сукупність речовини екосистеми характеризується сукупним проявом кількох типів, які виділяються за наявністю і ступенем прояву певної ознаки.

Характеристика та приклади основних типів екосистем

Нульова екосистема (клімакс). Речовина рухається по колу, рушійною силою є енергія Сонця. Реально у природі не існують. Ідеальна модель, бо навіть екваторіальний непорушений ліс віддає частину біомаси за межі екосистеми. Угруповання тундри, тайги, широколистяного лісу, степу не є клімаксами, тут відбувається перенесення речовини водою, перелітними птахами, внаслідок пожеж і т.д., на верховому болоті — через консервацію органіки, у заплаві — через приток алювію тощо.

Консерваційна екосистема. У природі майже завжди певна частина виробленої органіки з різних причин стає недоступною для екосистем (виносення водою та вітром, консервація). Консервація органіки, тобто її перетворення в недоступну форму, відбувається внаслідок відсутності умов для її розкладання або катастрофічних процесів (захоронення). Якщо консерваційна екосистема є стабільною, вона переробляє неорганіку в органіку і має поглинути стільки неорганіки, скільки виробила органіки. Стабільна консерваційна екосистема може поповнювати дефіцит речовини також за рахунок органіки, живої або неорганічної речовини, винесеної з інших екосистем (тобто матиме додатні властивості). Отже, консерваційна екосистема може бути прогресуючою та акцепторною, а також (в разі відсутності міжеуекосистемного обміну) танучою. Біосфера в цілому є консерваційною еуекосистемою (що засвідчують поклади викопного палива). Прикладом консерваційних еуекосистем є болота (відкладають торф), прісні водойми (сапропель), степи (чорнозем), молоді ліси протягом десятиліть (деревину та детрит).

Пожежна екосистема. Особливий тип екосистем, в яких регулярно повторюються пожежі. Відповідно, він уводиться лише для масштабів часу, що перевищують пожежний цикл. Тут, в разі стабільності екосистеми, перехід 9 чисельно дорівнюватиме переходу 3. Можуть бути прогресуючими, акцепторними, а також спадкоємними і танучими. Приклади: тайга протягом віків, випалювані щороку плавні.

У **згасаючій екосистемі** внаслідок погіршення умов зменшується використання ресурсів доступних неорганічних речовин, тобто вони переходять у недоступні. Споживає менше неорганіки, ніж виділяє. Може бути або спадкоємною, або акцепторною в разі збереження її стабільності, але звичайно вона зменшує еубіомасу (тобто є еубіомасо-танучою) або в ній виснажується ґрунт (тобто є органічно-танучою). Якщо стабільність не зберігається, згасаюча екосистема буде танучою в цілому. Приклади: техногенно забруднювані території, перевантажені деградуючі пасовища, Аральське море, біоценози помірної зони під час похолодання чи аридизації клімату.

Еубіомасо-донорська екосистема. «Постачає» біомасу іншим екосистемам шляхом її міграції. Наприклад, кількість птахів, що відлітають з тундри восени, є у кілька разів більшою, ніж повертається навесні, тобто частина вилученої продукції тундрової екосистеми незворотно виходить з неї, включаючись у кругообіг південних екосистем. Отже, «бідний бідніє, а багатий багатіє». Не до кінця з'ясоване питання небезпеки для екосистем постійного безповоротного антропогенного вилучення еубіомаси. Відомі негативні приклади: зниження продуктивності екосистем через винос органіки, збіднення біогенами та погіршення структури ґрунту (внаслідок сінокосіння на суходільних луках протягом 100 років врожай знизився в 2,5 рази [8], натомість при удобренні NPK цього на відбувалося).

Органічно-донорська екосистема «постачає» мертву органіку, доступну для неї самої. Прикладом є угруповання на схилах, де відбувається ерозія ґрунтів та винесення детриту і опаду водою під дією сили тяжіння. Інший приклад: з лісу у степ вітром переносяться опале листя та гілки, і навпаки, зі степу на узлісся потрапляє велика кількість перекотиполя. Кормові угіддя, наприклад лося, віддаватимуть частину органіки місцям відпочинку тварин у вигляді фекалій (тут уже навпаки — «багатий бідніє, бідний багатіє»). Необхідно звернути увагу на загрозу зниження продуктивності лісів під впливом винесення органіки з деревиною і перевірити, чи на всіх типах ґрунтів (особливо небагатих) перетворення недоступної органіки в доступну надолужує ці втрати. Відомо, що винесення підстилки з європейських лісів призвів до зниження їх продуктивності. Деяка частина доступної органіки виноситься з біомасою, тому цей тип може бути спряженим із попереднім.

Неорганічно-донорська екосистема віддає іншим частину доступної неорганіки, котра або виділена організмами, або перейшла до неї з недоступної (часто внаслідок діяльності організмів, наприклад розчинення вапняку метаболітами мікроорганізмів — кислотами). Цей перехід є

дуже важливим для біосфери процесом і визначається алювіальними, елювіальними і делювіальними процесами (тоді цей тип є спряженим з попереднім) та промиванням ґрунтів з наступним виходом підземних вод в інших екосистемах. Ці взаємодії майже цілком визначаються геоморфологією: неорганічно-донорськими екосистемами є позитивні елементи рельєфу, вододіли, вищі частини схилів і течії річок по відношенню до нижчих. Антропогенний вплив може посилювати цей негативний процес (кислотні дощі сприяють вивільненню та вимиванню і без того нечисленних біогенів на піщаних ґрунтах; розорювання схилів призводить до вимивання біогенів та ерозії ґрунтів). Ця екосистема, як і дві попередні, має бути спадкоємною, прогресуючою, акцепторною або танучою.

Спадкоємна екосистема. За властивостями протилежна консерваційній, тобто одержує органіку, яка перейшла в недоступну з доступної для інших (консерваційних) екосистем, котрі передували їй у часі. Прикладом можуть бути осушені болота з інтенсивним біогенним розкладанням торфу, осушені ставки з використанням мулу (заростання піонерною рослинністю), а також поля, угноєні викопною органікою, забруднені нафтопродуктами ґрунти та води.

Особливою формою спадкоємної екосистеми є осередки цивілізації, де перетворення викопного палива (недоступної органіки) в доступну неорганіку відбувається за прямої участі людини, хоч і без включення до складу еубіомаси (через цю суперечливість і є можливими загальнопланетарні кризи, подібні глобальному потеплінню). Цей тип можна назвати спадкоємно-пожежним. У природі він спостерігається зрідка. Спадкоємна екосистема може бути пожежною, згасаючою, донорською або біомасо-ростучою.

Прогресуюча екосистема. Протилежна до згасаючої і може виникнути в процесі сукцесії, коли, наприклад, коренева система дерев досягає все глибших горизонтів і відповідно освоює все більше мінеральних речовин, або під впливом оптимізації кліматичних умов, наприклад, зволоження в степу (лімітуючий фактор), збільшується поглинання біогенів. Антропічним прикладом такої системи є поле, удобрюване мінеральними добривами. Взагалі прогресуюча екосистема виникає після збільшення значення фактора, що знаходиться в мінімумі (за Лібіхом). Прогресуюча екосистема має бути пожежною, консерваційною, донорською, або еубіомасо-ростучою.

Еубіомасо-акцепторна екосистема. Є протилежною до еубіомасо-донорської. Здебільшого характеризуються сприятливими кліматичними та кормовими умовами для тварин (головне, вони мають бути стабільними). Приклад: місця зимівлі птахів (таїх відпочинку), а також інші скупчення тварин протягом тривалого часу на обмежених територіях. Антропічний приклад: овочесховища, кошари (взимку).

Органічно-акцепторна екосистема. Заплави, дельти, місця накопичення плавнику, дно океану, удобрюване поле по відношенню до луки (трава-сіно-корова-гній). У цілому сукупність речовини екосистеми протилежна органічно-донорській.

Неорганічно-акцепторна екосистема. Аналогічна попередній і протилежна за характеристиками неорганічно-донорській. Як і дві попередні, має бути консерваційною, пожежною, згасаючою або донорською.

Решта типів пояснень і прикладів не потребують. Додамо лише, що переважання пасовищного типу характерне для початкових і проміжних, найбільш продуктивних етапів сукцесії (трав'яні ценози та лісові молодняки), а детритного — для наближених до клімаксу (тіньові широколистяні і тропічні ліси).

Методика класифікування екосистем за характером обміну речовиною

Для утворення назви типу екосистеми необхідно визначитися з її належністю її до кожного з виділених 40 типів. Один комплексний тип має складатися максимум з 26 типів. Для кожного типу визначається ступінь його прояву (0 — ознака відсутня, 1 — проявом ознаки не можна знехтувати, 2 — незначний прояв ознаки, 3 — значний прояв, 4 — ознака є абсолютно переважаючою, визначальною). Якщо відомі кількісні показники параметрів прояву ознаки необхідно їх наводити (у % відносно загального балансу речовин). Тоді наводять перелік типів у порядку зниження ступеня їх прояву (типи зі знаком 0 не наводяться). Спочатку це треба зробити за типами, що характеризують сукупність речовини екосистеми в цілому. Далі — за змінністю маси окремих класів речовин; обміном із зовнішнім середовищем взагалі; за обміном сукупності речовини екосистеми з недоступною речовиною та за обміном з іншими екосистемами. Теоретично узагальнених типів може бути майже необмежена кількість. Але реальні екосистеми обмежуються певними закономірностями, і елементарні типи корелюють між собою. Тому число узагальнених типів для певного географічного району або сукупності екосистем, виділених за іншою ознакою (наприклад, лісів або урбанізованих екосистем), буде не дуже значним. Для найбільш поширених сполучень можна вводити спеціальні назви.

Для прикладу проведемо орієнтовне класифікування для екосистеми дубово-соснового лісового біогеоценозу на супіщаних ґрунтах Полісся (зокрема, асоціації *Serratulo-Pinetum*) у докультурну добу під час стабільного оптимального клімату і для порівняння — в сучасний період ведення лісового господарства.

Сукупність речовини екосистеми дубово-соснового лісу в докультурну добу.

1. Нульова (-), або переважно додатна (-), або від'ємна (1):

— пасовищна (-), або детритна (3);

— стабільна (-), або тануча (-), або ростуча (1);

— переважно відчужувана (-), або засвоювана (1);

— переважно донорська (1), або акцепторна (-).

2. Еубіомасо-стабільна (-), або еубіомасо-тануча (-), або еубіомасо-ростуча (1):

— органічно-стабільна (-), або органічно-тануча (-), або органічно-ростуча (1);

— неорганічно-стабільна (-), або неорганічно-тануча (-), або неорганічно-ростуча (1).

3. Додатна (1), від'ємна (2).

4. Відчужувана (1), засвоювана (1):

— консерваційна (1), спадкоємна (0);

— пожежна (2), небіосинтезна (0);

— згасаюча (0), прогресуюча (2).

5. Донорська (2), акцепторна (1):

— еубіомасо-донорська (2), еубіомасо-акцепторна (1);

— органічно-донорська (1), органічно-акцепторна (1);

— неорганічно-донорська (2), неорганічно-акцепторна (0).

Отже, ця екосистема:

1. Детритна (3), переважно від'ємна (1), ростуча (1), переважно засвоювана (1), переважно донорська (1).

2. Еубіомасо-ростуча (1), органічно-ростуча (1), неорганічно-ростуча (1).

3. Від'ємна (2), додатна (1).

4. Прогресуюча (2), пожежна (2), відчужувана (1), засвоювана (1), консерваційна (1).

5. Донорська (2), еубіомасо-донорська (2), неорганічно-донорська (2), органічно-донорська (1), акцепторна (1), еубіомасо-акцепторна (1), органічно-акцепторна (1).

Сукупність речовини екосистеми дубово-соснового лісу в наш час.

1. Нульова (-), або переважно додатна (-), або від'ємна (2):

— пасовищна (-), або детритна (4);

— стабільна (-), або тануча (1), або ростуча (-);

— переважно відчужувана (1), або засвоювана (-);

— переважно донорська (2), або акцепторна (-).

2. Еубіомасо-стабільна (-), або еубіомасо-тануча (1) або еубіомасо-ростуча (-):

— органічно-стабільна (-), або органічно-тануча (1), або органічно-ростуча (-);

— неорганічно-стабільна (-), або неорганічно-тануча (1), або неорганічно-ростуча (-).

3. Додатна (1), від'ємна (3).

4. Відчужувана (1), засвоювана (1):

— консерваційна (1), спадкоємна (1);

— пожежна (1), небіосинтезна (0);

— згасаюча (2), прогресуюча (2).

5. Донорська (3), акцепторна (1):

— еубіомасо-донорська (1), еубіомасо-акцепторна (1);

— органічно-донорська (4), органічно-акцепторна (1);

— неорганічно-донорська (2), неорганічно-акцепторна (0).

Отже, ця екосистема:

1. Переважно від'ємна (2), переважно донорська (2), тануча (1), переважно відчужувана (1), детритна (4).

2. Еубіомасо-тануча (1), органічно-тануча (1), неорганічно-тануча (1).

3. Від'ємна (3), додатна (1).

4. Прогресуюча (2), згасаюча (2), пожежна (1), відчужувана (1), засвоювана (1), консерваційна (1), спадкоємна (1).

5. Органічно-донорська (4), донорська (3), неорганічно-донорська (2), еубіомасо-донорська (1), акцепторна (1), еубіомасо-акцепторна (1), органічно-акцепторна (1).

Таким чином, екосистема дубово-соснового лісу зазнала значних змін у режимі обміну речовиною в цілому (на окремих конкретних типах не зупинятимемося).

Ступінь детритності екосистеми підвищився з 3 до 4 внаслідок зниження чисельності мега- (копитні) та мікрофауни (комахи-шкідники) та рубок, котрі призвели до збільшення кількості відмерлої органіки після рубок, а також через зменшення частоти пожеж внаслідок охорони.

Ступінь донорства підвищився з 1 до 2 (внаслідок винесення органіки з рубками, а також внаслідок посилення водної та вітрової ерозії та промивного режиму ґрунтів на вирубках).

Внаслідок вищенаведених причин стала танучою (1) замість ростучої (1).

Стала переважно відчужуваною (1) замість переважно засвоюваної (1).

Отже, ступінь від'ємності збільшився з 1 до 2.

Таким чином, для здійснення такої класифікації або, точніше, типології з точними числовими параметрами необхідними є методично складні та докладні дослідження. Але для орієнтовної порівняльної класифікації достатньо розуміння загального характеру функціонування екосистеми та знання порядку маси в потоках речовин. Для уточнення такої класифікації необхідно проставити числові значення зв'язків (хоч би орієнтовне) на рис. 2 і урівняти цю схему, виходячи з закону збереження маси та відомостей про стабільність чи змінність у часі мас окремих класів речовин та сукупність речовини екосистеми в цілому.

Знання типу сукупності речовини екосистеми дасть можливість зрозуміти, «що звідки береться і куди дівається» та допоможе вирішити проблеми екологічного менеджменту.

Для прикладу проаналізуємо систему з двох горизонтально відкритих умовних біогеоценозів без обміну живою речовиною (еубіомасою), без консервації органіки, за умови, що біогеоценоз «1» віддає половину своєї доступної органіки та неорганіки біогеоценозу «2» (наприклад, «1» знаходиться на крутому схилі над «2»). Для цього урівняємо зв'язки на малюнку 3 та проаналізуємо одержану схему (рис. 4).

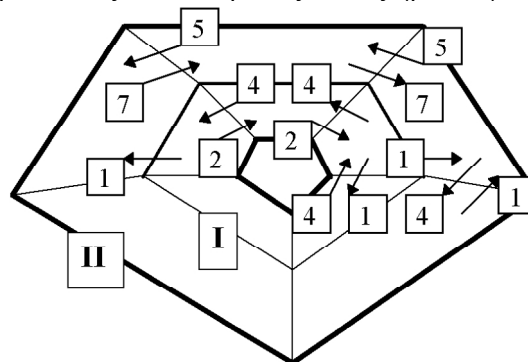


Рис. 4. Схема обміну речовини між додатною та від'ємною екосистемами

Як бачимо, продуктивність ценозу «2» удвічі більша, ніж «1». Ценоз «1» більш автотрофний, ніж «2». «1» є додатною екосистемою, «2» — від'ємною. Ні «1», ні «2» не стануть клімаксами, бо клімакс «працює сам на себе», «1» — на вироблення органіки, «2» — на її розкладання.

Таким же чином можна розглядати реальні системи біогеоценозів.

Класифікація екосистем за внеском різних видів організмів у їх структуру та функцію

По суті, класифікації рослинності є класифікаціями екосистем за внеском різних видів у їх структуру та функцію. Зокрема, домінантна класифікація деякою мірою відображає спільність біомаси переважаючих видів, а флористична - всього видового складу. Тому перша придатніша для класифікації екосистем, більшу частину фітомаси яких створюють кілька переважаючих видів, друга — якщо домінанти не виражені або створюють меншу частину фітомаси. Щоправда, ці класифікації охоплюють лише автотрофний блок екосистем і неадекватно відображають реальний внесок ценопопуляцій в екосистему, бо при одній і тій же зімкнутості чи проєктивному покритті різні види (або навіть один вид за різних умов) матимуть різні показники біомаси та продуктивності.

Щоб реально оцінити роль ценопопуляції в екосистемі, відносних показників недостатньо. Придатнішими є хоч і наближені, але абсолютні показники. Треба переходити на показники продуктивності, бо навіть біомаса не завжди адекватно відображає роль виду в ценозі, хоча, безперечно, її повидове урахування теж є доцільним (з розділенням еубіомаси, тобто маси живих клітин та косної біомаси). Продуктивність рослинного покриву прямо залежить від інтенсивності фотосинтезу. Зрозуміло, що поняття «чиста первинна продукція» підходить для цього найкраще: це та речовина, яку рослина реально внесла в ценоз, тобто з урахуванням дихання. Зрозуміло, що ця величина буде пропорційна кількості поглинутого CO₂. Складніше з продуктивністю гетеротрофів. Наприклад, популяція великих копитних або хижаків може кілька років не розмножуватись і не рости, але справляти значний вплив на обмін речовин в екосистемі. Поняття продуктивності в класичному розумінні неадекватно відобразатиме внесок ценопопуляцій редуцентів (у широкому розумінні, тобто всіх гетеротрофів) у функціонування екосистеми. Адже їх роль — розкладання органіки, створеної продуцентами. Якщо розглядати нульову екосистему, то внесок редуцентів у функціонування екосистеми буде збігатися за модулем і протилежним за знаком внеску продуцентів. Тому для гетеротрофів пропонуємо умовно використовувати універсальний показник — кількість виділеного CO₂, що й відобразатиме їх «редуктивність» — поняття, протилежне продуктивності. Отже, редуктивність — це маса органічної речовини, розкладеної редуцентами за певний проміжок часу. Через те, що цей показник по роках і в подібних екосистемах може помітно коливатися, вважаємо достатньою хоча б приблизну його оцінку, що базується на фізіологічних даних. Крім того, знаючи первинну продуктивність екосистеми, можна (для клімаксу) брати таку

саму величину для його сумарної редукованості, якій і має дорівнювати сума редукованостей всіх видів редуцентів. Тобто при такому підході ми нехтуємо розташуванням гетеротрофів у харчових пірамідах, акцентуючи увагу лише на їх участі у реальному споживанні продукції автотрофів. Таким чином, адекватно можна врахувати і внесок мігруючих видів або тих, що впадають в стадію анабіозу. Внесок видів, що дають спалахи розмноження, потрібно усереднювати по роках. Отже, за ключовий показник внеску різних видів у функціонування екосистем беремо вуглецевий баланс.

Згадані повидові оцінки первинної продуктивності та редукованості, як найбільш універсальні, пропонуються також для визначення рівня біорізноманітності екосистеми (використовуючи їх значення у формулах як показник рясності видів). Для спрощення польових досліджень необхідно визначити градацію цих показників у балах, що відображатимуть інтервали абсолютних значень. Ці бали можна буде визначати за таблицями або формулами, в які закладатиметься проєктивне покриття, вік, чисельність, трапляння, висота, життєвість (або бонітет), екоотп. Класифікацію екосистем за повидовою продуктивністю та редукованістю пропонується проводити таким чином. Виявити для кожної досліджуваної екосистеми величини повидової первинної продуктивності ($Psik$) та редукованості ($Rsik$) для екосистеми i та виду k . Тоді загальна продуктивність екосистеми $i1$ буде ($Psi1k$), редукованість — ($Rsi1k$). Потім для всіх екосистем попарно виявити величину спільної (за видовою належністю) первинної продуктивності ($Psi1i2$) і редукованості ($Rsi1i2$). Для подальшого аналізу ці величини можна використовувати як окремо, так і в сумі ($Psi1i2 + Rsi1i2$). Також можна вирахувати процент спільної продуктивності та редукованості екосистеми від суми загальної продуктивності та редукованості для цих екосистем $(Psi1i2 + Rsi1i2) \cdot 100 \% / (Psi1k + Rsi1k + Psi2k + Rsi2k)$. Можна також вирахувати різницю $(Psi1k + Rsi1k + Psi2k + Rsi2k) - (Psi1i2 + Rsi1i2)$. Потім, застосовуючи кластерний аналіз вирахованих величин, побудувати дендрограми різних типів. Одиниці класифікації мають виділятися за збігом гілок дендритів різних типів, отриманих порівнянням різних величин, причому більше значення має надаватися інформативнішим дендритам, виявленим емпірично. Крім того, при цьому слід зважати на результати інших класифікацій, передусім геоботанічних. Першим етапом наближення до створення пропонованої класифікації має бути класифікування складних фацій флористичної класифікації лише за первинною продуктивністю (за оціненими усередненими показниками).

Автори щиро вдячні доценту кафедри зоології біологічного факультету Київського національного університету імені Тараса Шевченка С.О. Лопарьову за обговорення представлених у статті ідей. Особливу подяку висловлюємо доценту факультету біотехнології Київського політехнічного інституту О.А. Ігнатюку за перегляд рукопису та цінні зауваження. Автори щиро вдячні доценту кафедри зоології біологічного факультету Київського університету імені Тараса Шевченка С.О. Лопарьову за обго-

ворення представлених у статті ідей. Особливу подяку висловлюємо доценту факультету біотехнології Київського політехнічного інституту О.А. Ігнатиюку за перегляд рукопису та цінні зауваження.

1. Бяллович Ю.П. Системы биогеоценозов // Пробл. биогеоценол. — М.: Наука, 1973. — С. 37—47.
2. Гортинский Г.Б., Калинина А.В., Понятовская В.М. К уточнению терминологии при изучении первичной биологической продуктивности // Там же. — С. 58—71.
3. Дідух Я.П. Методологічні підходи до створення класифікації екосистем // Укр. ботан. журн. — 2004. — **61**, № 1. — С. 7—17.
4. Дылис Н.В. Межбиогеоценозные связи, их механизмы и изучение // Пробл. биогеоценол. — М.: Наука, 1973. — С. 71—79.
5. Злотин Р.И., Ходашова К.С. Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота // Там же. — С. 105—117.
6. Одум Ю. Экология. — М.: Мир, 1986. — Т. 1. — 328 с. — Т. 2. — 376 с.
7. Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса. — М.: Наука, 1964. — 574 с.
8. Работнов Т.А. Луга как биогеоценозы // Пробл. биогеоценол. — М.: Наука, 1973. — С. 189—197.