**9.1 Потік і трансформація енергії**

*Коротка історична довідка.*Першою концептуальною моделлю потоків   енергії в екосистемі    була схема трофічних шляхів для прерії, запропонована В. Шелфордом у 1913 р. Через 10 років подібну модель для арктичної тундри розробили *Ч.Елтон*65 та В.Саммерхейз. Проте кількісних характеристик енергетичних потоків у цих  схемах не було. По суті, етапною слід вважати працю американського вченого    Р. Ліндемана (1942), який першим кількісно оцінив потік енергії по всій  трофічній структурі екосистеми. Як модельну він обрав екосистему оз. Седар-Бог-Лейк (штат Міннесота). Аналогічні дослідження, але більш точними методами здійснив у 1957 р. Г. Одум   на оз. Сілвер-Спрінгс (штат Флорида). Згодом подібні дослідження виконано і для наземних екосистем (*Ю. Одум*66, I960). В усіх цих схемах описувались далеко не всі енергетичні потоки в екосистемі, а переважно між її біотичними елементами; було встановлено основні закономірності формування структури радіаційного ба­лансу різних типів ландшафтів. Синтетичний напрям аналізу енергетичних потоків, у якому охоплювались як біотичні, так і абіотичні елементи екосистеми, був пов’язаний з моделюванням продуційного процесу, в основі якого лежать потік і трансформація енергії. Першу таку модель запро­понували японські вчені М. Монсі та І.Саекі у 1953 p., а протягом 70-80-х років розроблено багато інших, проте переважно для агроекосистем.

Значний емпіричний матеріал з енергетики геосистем отримано у результаті робіт за Міжнародною біологічною програмою в 70-ті роки ХХ ст. Це дало змогу скласти повні моделі потоків енергії для ос­новних типів природних екосистем. З них найбільш досконалою та широко відомою стала модель екосистеми прерії США (експе­риментальної станції Поні), розроблена під керівництвом  Г. Ван-Дайна та Дж. Інніса.

**Загальна схема**. Основним джерелом енергії для багатьох про­цесів у геосистемі є сонячна. Порівняно з нею енергії до геосистеми від інших джерел надходить дуже мало (теплової енергії з надр Землі – 0,04 % сумарної сонячної радіації, тектонічних рухів – 0,0005 %). При цьому сонячна енергія і використовується в геосистемі найбільш ефективно: вона здатна трансформуватися в інші види енергії (теплову, хімічну, механічну), завдяки їй відбу­вається продукування біомаси, вологообіг, циркуляція повітряних мас тощо.

Загальну схему потоку і трансформації сонячної енергії в геосистемі наведено на рис. А.10 (додаток А). На верхню межу атмосфери надходить 2 кал/см2·хв сонячної енергії. Проходячи крізь атмосферу, вона послаблюється атмосферними газами та пилом. При цьому ступінь послаблення залежить від довжини хвилі (частоти) світла. З екологічної точки зору, найбільш важливими обставинами диференційованого послаблення випромінювання є дві:  1) ультрафіолетове випромінювання (найбільш небезпечне для протоплазми) практично не проходить крізь озоновий шар, що й забезпечує можливість життя на планеті; 2) менше за все послаблюється видиме світло, що необхідне для фотосинтезу, а тому він може відбуватись і в похмурі дні.

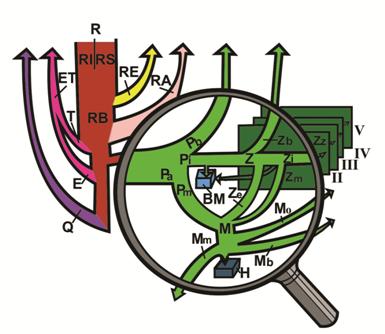


Рисунок А. 10 – Схема  потоку енергії в геосистемі.

Сонячна радіація: R-сумарна, RI-пряма, RS-розсіяна, RA- відбита; RE-ефективне  випромінення; RB-радіаційний баланс; Т-витрати  тепла на транспірацію; Е-те саме на фізичне випаровування; Q-турбулентна  від­дача тепла атмосфері;  Р-енергія  на фотосинтез; Рb-енергія дихання рос­лин;        Рa-чиста первинна продукція; Рm-втрата енергії з опадом;  Рi-енергія у фітомасі; ВМ-енергія, на­копичена в прирості біомаси; Z-енер­гія, що надходить до травоїдних тва­рин (консументів 1-го трофічного рів­ня); Zb-енергія дихання тварин;      Zi-енергія синтезу нової зоомаси; Zm-енергія, що втрачається із заги­беллю тварин; Zz-енергія, що пере­ходить до наступного трофічного рів­ня; М-енергія мортмаси; Mb-енер­гія на дихання сапротрофів; Мс-енергія окиснення мортмаси;Мm — енергія мінералізації мортмаси; H — енергія, накопичена в гумусі

Сумарна радіація (R на рис. А.10, додаток А ) складається з прямої (RI) та розсіяної (RS). Співвідношення між ними залежить від геогра­фічного положення геосистеми, хмарності та інших кліматичних факторів. Це співвідношення визначає ряд похідних ландшафтно-екологічних факторів, зокрема – експозиційний. Чим більша ча­стка прямої радіації в сумарній, тим більше значення має фактор експозиції схилу.

Частина сумарної радіації, досягаючи геосистеми, витрача­ється на ефективне випромінення в атмосферу RE та відбивається поверхнею геосистеми (відбита радіація RA). Величина останнього визначається характером поверхні геосистеми (її аль­бедо) і суттєво змінюється в  різних умовах: у дібровах – 0,14-0,17, степах – 0,20-0,23, на солончаках – 0,35, засніженій  поверх­ні – до  0,95.

Ефективне випромінювання та відбита радіація  втрачаються для геосистеми, а та частина сумарної радіації, що безпосередньо йде на різні процеси в геосистемі, називається її радіаційним  ба­лансом RB. Більша його частина витрачається  на випаровування (фізичне Е і транспірацію Т) та на турбулентну віддачу атмосфе­рі Q, тобто на забезпечення вологообігу та прогрівання повітря геосистеми.

Витрати тепла на фотосинтез Р становлять дуже малу частку радіаційного балансу – в  середньому 1,3 %. Проте її роль у геосистемі надзвичайно велика, оскільки власне вона зумовлює продуційний та інші важливі біотичні процеси. При фотосинтезі використовується фотосинтетично активна радіація – ФАР, частка якої становить близько   45 % сумарної (40 % прямої та 62 % розсіяної). Рослинний покрив поглинає 90% світлової енергії ФАР, проте переважна  його  частина йде на транспірацію та регулювання температури рослин і лише 0,5-1,5 % – на фотосинтез. Ефективність  фотосинтезу визначається гідротермічними умовами геосистем. Найбільша вона при максимальній теплозабезпеченості при оптимальному співвідношенні тепла й вологи. Такі природні умови характерні для екваторіальних лісів, де ефективність фотосинтезу досягає 4,5 % ФАР, або 1,5 % сумарної радіації. У штучних умовах можна довести ефективність фотосинтезу до максимальної – 34 % ФАР.

Енергія Р, що пішла на забезпечення реакції фотосинтезу, витрачається на дихання рослин Рb (близько 50 %), а решта стано­вить чисту первинну продукцію Рa – накопичення енергії в роcлинній біомасі. З цієї енергії деяка її частина Рm з відмиранням рослин або їх окремих органів переходить до мортмаси,  частина Рi залишається у фітомасі й зумовлює її щорічний приріст, части­на Z разом з фітомасою, що поїдається тваринами, переходить до наступного трофічного рівня. Співвідношення між цими статтями енергетичних витрат залежить від багатьох факторів. З них особливо важливі  видовий склад  рослинного угрупування, вікова структура популяцій, їх екологічний стан, характер господарського використання, чисельність та популяційний склад тваринного населення біоценозу.

Енергія Z, що надходить з фітомасою до травоїдних тварин, частково йде на потреби самих цих тварин, а частково переходить до тварин-хижаків. Ці тварини, в свою чергу, поїдаються хижа­ками вищих порядків, а відтак передають частину енергії і їм. Так формується трофічна структура геосистеми. В екології при її дослідженні прийнято виділяти трофічні рівні – сукупність  орга­нізмів, які отримують енергію від рослин через однакове число організмів-посередників. Самі зелені рослини формують перший трофічний рівень – рівень  продуцентів (або автотрофів); траво­їдні тварини (зайці, олені тощо) – другий рівень (первинних консументів, або гетеротрофів 1-го порядку); хижаки – третій (рівень вторинних консументів, або гетеротрофів     3-го порядку) і так далі. Оскільки потік енергії від одного трофічного рівня до вищого супроводжується її втратами (до 95 %), кількість трофічних рівнів  не може бути необмеженою і лише в енергетично багатих екоси­стемах може досягати 5-6 (екваторіальні ліси, морські планкто­нові екосистеми).

Насправді ж у реальних геосистемах трофічні відношення на­багато складніші. Виділяються види, які живляться одночасно на кількох рівнях (наприклад, сови; лисиці, що поїдають не тільки дрібних ссавців, а й плоди рослин); види, що час від часу зміню­ють свій рівень (наприклад, із зміною пір року або в процесі старіння); види, особини яких можуть поїдати одна одну (особ­ливо це розвинуто у павуків та риб), і навіть є рослини, які по­водяться як гетеротрофи, «поїдаючи» деяких тварин  (венерина мухоловка, сарраценія, росичка). Тому більш реалістичне зобра­ження потоку енергії між організмами на основі не трофічних рівнів, а трофічних ланцюгів (синонім – ланцюгів  живлення) – графів[\*\*], вершинами яких є популяції, а орієнтованими ребрами – потоки  енергії, що передається з їжею від однієї популяції до іншої, яка цією популяцією може живитись.

Потік енергії Z від одного організму до іншого супроводжу­ється її втратами, їжа як рослинного, так і тваринного походжен­ня повністю організмом не засвоюється. Частина її виводиться з організму у вигляді екскрементів Ze, частина Zbвитрачається на дихання тварин, а решта енергії Zi може йти на синтез нової біо­маси (точніше – зоомаси) в результаті росту організму та роз­множення. З цієї енергії частина Zmвтрачається популяцією вна­слідок загибелі її особин і далі включається в енергетичні потоки переробки мортмаси, а решта енергії Zz переходить до організмів-консументів вищих рівнів, де структура енергетичних потоків аналогічна. Величина потоку Z залежить насамперед від чи­сельності популяцій тварин та типу біому. Взагалі у трав’яних геосистемах відсоток наземної рослинної продукції, що спожива­ється травоїдними тваринами, більший, ніж у лісових. У хвойних лісах він становить 2-3 %, широколистих – до  3, у степових геосистемах досягає 8-10, саванах Африки 28-60, а на культурних пасовищах США –  30-45 %. Окремі популяції тварин у цьому від­ношенні відрізняються ще більше. Так, деякі насіннєїдні тварини можуть споживати до 100 % придатної для них їжі. Проте в серед­ньому з одного трофічного рівня на наступний переходить не біль­ше 5-15 % енергії. З цієї енергії травоїдні для утворення свого тіла та росту Zi використовують близько 1-10 % Zz, а решту Zb витрачають на дихання з екскрементами Ze та відригуванням Zv, причому частки цих втрат приблизно однакові.

Потоки та трансформація енергії, що міститься у відмерлих частинах рослин Рm, екскрементах консументів Ze та їх трупах Zm ще не з’ясовані до кінця. Сукупність цих потоків прийнято нази­вати детритним циклом геосистеми. Для багатьох типів геосистем роль цього циклу набагато вища, ніж трансформація енергії у їх гетеротрофному блоці. Це пояснюється тим, що частка енергії, яка включається в детритний цикл, становить 90-95 % первинної продукції порівняно з 5-10 %, що надходить від продуцентів до тварин-гетеротрофів.

Деяка  частина  енергії, що міститься у відмерлій  фітомасі, втрачається через її окиснення (переважно фотохімічне), в ре­зультаті чого виділяється СО2. У лучному степу Курського запо­відника, наприклад, ця частка становить 4 % енергії відмерлої надземної фітомаси. У лісових геосистемах спостерігаються втра­ти енергії (10-30%), зумовлені вимиванням дощовою водою ор­ганічних речовин із свіжовпалого листя. У схилових геосистемах значна частина енергії Рm втрачається з винесенням її за межі гео­системи горизонтальними потоками води. Проте більшу роль у трансформації енергії в детритному циклі відіграють не абіотичні фактори, а сапрофаги (синоніми – редуценти, детритні консументи) – живі  організми, що живляться неживим органічним мате­ріалом, який можна метаболізувати для отримання енергії. У наземних геосистемах сапрофаги споживають до 90-95 % усієї чистої первинної продукції. До них належать такі великі тварини, як грифи, ворони, краби, а також черви, кліщі, бактерії та гриби.

Потік енергії між організмами-сапрофагами теж має характер трофічного ланцюга, проте трофічні відношення тут надто своєрідні і склад­ніші, ніж серед гетеротрофних тварин. Деякі організми, як, наприк­лад, дощові черви, безпосередньо споживають мертву органічну речовину, частина якої йде на їх розвиток, частина – на  дихання, частина  переробляється і виводиться з екскрементами, частина подрібнюється і стає більш придатною для їх подальшого розкладання грибами та бактеріями. Екскременти червів, а також інших сап­рофагів знову споживаються – і  представниками інших видів, і того самого. Черви, як і інші тварини-сапрофаги, разом з мертвою органічною речовиною споживають гриби і бактерії, що містяться в ній. Таким чином, трофічні відношення в детритному циклі яв­ляють собою складну мережу, в якій виділити трофічні ланцюги досить складно, а трофічні рівні – практично неможливо.

Більша частина енергії в детритному циклі витрачається сапротрофами на дихання, а решта переходить спочатку в проміжні продукти розкладу органічної речовини та неспецифічну органічну речовину ґрунту. У лучному степу в них залишається не більше 50 % енергії, що надходить з рослинними рештками і екскремен­тами. На наступному етапі трансформації цієї енергії до 70% її втрачається на мінералізацію органічної речовини мікроорга­нізмами та до  25 % на їх дихання. Решта переходить у специ­фічні гумусові речовини – продукти  гуміфікації. Таким чином, у гумус переходить не більше 5-10 % енергії рослинних рештків.

**Антропічні аспекти.** Практично будь-який аспект діяльності людини в геосистемі призводить до зміни у ній інтенсивності енер­гетичних потоків. Причому змінюються величина та співвідношен­ня не тільки внутрішньогеосистемних потоків, а й вхідних та ви­хідних. Через забруднення атмосфери аерозолями дещо збіль­шується відбита радіація, тому до геосистем може надходити мен­ше сумарної радіації. Так, смог здатний зменшити її на 30-40 %. У потоці сумарної радіації збільшується частка розсіяної, що призводить до деякого нівелювання експозиційних відмінностей геосистем схилів.

У агрогеосистемах значне збільшення надходження енергії пов’язане із внесенням органічних добрив. Частина цієї додатко­вої енергії йде на формування врожаю, невелика частина консер­вується в гумусі, а значно більша (на схилах – до  60-70%) не­продуктивно втрачається геосистемою разом з виносом поверхне­вим та ґрунтовим стоком.

Трансформація характеру діяльної поверхні геосистеми вна­слідок розорювання, зведення лісів, меліорації тощо призводить до зміни величини альбедо, а через неї – і  до зміни структури радіаційного балансу. Так, альбедо геосистем із степовою рослин­ністю становить 19-23 %, а свіжозораних агроугідь на їх місці – 5 %; широколистих лісів 12-17 %, а полів зернових культур на їх місці – 22-28 %. Відповідно змінюється і частка відбитої радіації.

Зміни вертикальної структури геосистеми, пов’язані із зведен­ням природної рослинності, призводять до трансформації трофічної структури геосистем, а відтак – і  потоків енергії між біотич­ними елементами. Найсуттєвішими тут є щорічні втрати енергії, накопичені геосистемою у фітомасі. Внаслідок цього зменшується потік енергії, який надходить до детритного циклу – основи  процесу продукування гумусу. Загалом трофічна структура агрогеосистем сильно спрощується, інтенсивність потоків енергії від про­дуцентів до первинних консументів значно зменшується, а сама сітка цих потоків стає менш розгалуженою. Це, зокрема, зумовлює низьку стійкість агрогеосистем порівняно з природними.

**Типологія.**Ю. Одум (1986) запропонував такий поділ екоси­стем за основним джерелом надходження енергії: природні, що  отримують енергію тільки від Сонця; природні, що отримують енергію від Сонця та додаткову енергетичну субсидію від інших природних джерел (заплави, схили, прибережні частини естуаріїв, маршів, конуси виносу тощо); антропізовані, що отримують енергію від Сонця та додаткову субсидію від людини (найбільш типо­ві – агроекосистеми); промислово-міські системи, що отримують енергію палива (урбоекосистеми, індустріальні зони).

За кількістю енергії, яку отримує геосистема, розрізняються такі геосистеми: мегатермні (радіаційний баланс RB>80 ккал/см2 на рік, поширені в екваторіальній зоні); макротермні (RB 50-70, поширені в тропіках); мезотермні (RB 50-70, суб- і середземно­мор’я); субмезотермні (RB 40-50, неморальна зона); субмікротермні (RB 30-40, суббореальна зона); мікротермні (RB 20-30, бореальна зона); нанотермні (RB<20 ккал/см2 на рік, поширені в суб- та арктичній зонах).

Ці градації радіаційного балансу орієнтовні. Не слід вважати, що всі геосистеми певної термозони належать тільки до одного енергетичного типу. Оскільки надходження енергії до геосистеми залежить від експозиції та стрімкості схилу і деяких інших міс­цевих факторів, в одній ландшафтній зоні трапляються геоси­стеми різних енергетичних типів. Наприклад, у лісостеповій – сумікротермні  (на рівнинах, терасах, пологих схилах), мікротермні (на схилах північної) та субмезотермні (південної експозиції).

*За ступенем поглинання сонячної радіації рослинним покривом* (перехопленням світла фітогеогоризонтами та ступенем освітлено­сті поверхні ґрунту) геосистеми можна поділити на: геліоморфні (геосистеми лише з трав’яним покривом чи позбавлені його); субгеліоморфні (чагарники, рідколісся); семігеліоморфні (світло-хвойні, дрібнолисті ліси); сціоморфні (зімкнені темнохвойні та широколисті ліси). Від типу затіненості геосистеми суттєво зале­жать видовий склад, продуктивність, конкурентні відношення та деякі інші ознаки нижніх фітогеогоризонтів.